

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологических проблем Севера
Уральского отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Потапов Григорий Сергеевич

**Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.)
Европейского Севера России**

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Болотов Иван Николаевич

Архангельск – 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Физико-географическая характеристика и границы региона исследований	10
1.1. Геология и палеогеография	10
1.2. Климат	11
1.3. Физико-географическое районирование	13
Глава 2. История изучения шмелей на Европейском Севере России	21
Глава 3. Материалы и методики исследований	30
3.1. Материалы и методики полевых исследований	30
3.2. Методики обработки и статистического анализа данных	34
Глава 4. Зоогеография и зональное распределение шмелей на Европейском Севере России	36
4.1. Таксономический состав фауны шмелей и её происхождение ...	36
4.2. Ареалогический состав фауны шмелей	41
4.3. Зональное распределение видов шмелей	43
Глава 5. Видовое разнообразие и структура населения шмелей в раз- личных экосистемах региона	48
5.1. Структура и разнообразие топических группировок шмелей Европейского Севера России	48

5.2. Анализ экологических факторов, определяющих структуру населения шмелей региона	83
Глава 6. Оценка влияния антропогенной трансформации экосистем на структуру населения шмелей	99
Выводы	106
Список литературы	107
Приложение 1. Аннотированный список видов шмелей Европейского Севера России	124
Приложение 2. Список исследованных местообитаний	141
Приложение 3. Видовой состав шмелей локальных фаун севера Восточно-Европейской равнины	145
Приложение 4. Видовой состав шмелей локальных фаун Восточной Фенноскандии	147

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Шмели относятся к семейству Apidae отряда Hymenoptera и представлены родом *Bombus* Latreille, 1802. По современным данным, основанным на исследовании ДНК, род *Bombus* подразделяется на 15 подродов (Cameron et al., 2007; Williams et al., 2008; Williams, 2013).

В силу того, что шмели адаптированы преимущественно к умеренному и прохладному климату, ареал большинства видов ограничен таёжной зоной, зоной смешанных лесов и горными районами (Hines, 2008). Некоторые виды приурочены, главным образом, к зоне тундры. Их высокие адаптационные возможности в освоении прохладных и холодных местообитаний объясняются наличием однолетних колоний, одиночно зимующих, оплодотворённых самок, факультативной эндотермии, а также особенностями терморегуляции организмов, позволяющими хорошо приспосабливаться к пессимальным климатическим условиям Севера (Пеккаринен, 1988).

В последнее десятилетие заметно активизировалось изучение фауны и экологии шмелей Европейского Севера России (Болотов, Подболоцкая, 2003; Колосова, Болотов, 2004; Болотов, Колосова, 2006, 2007; Колосова, 2007, 2010; Подболоцкая, 2009). Вместе с тем, указанные работы ограничиваются исследованием топических группировок шмелей лишь отдельных районов Европейского Севера. Вопросы зонального распределения видов в регионе до сих пор не рассматривались.

Быстрая реакция шмелей на изменения условий среды позволяет использовать их видовое разнообразие как биоиндикатор для ландшафтного мониторинга (Sepp et al., 2004). Если в странах Западной Европы наблюдается быстрая деградация сообществ шмелей из-за интенсивного ведения сельского хозяйства (Kleefsman, 2002; Celary, 2007; Goulson, 2010), то на Европейском Севере России наблюдается обратная ситуация. С 1990-х годов здесь начался резкий спад сельскохозяйственного производства и развитие естественных сукцессионных процессов на сельскохозяйственных угодьях (Шварцман, Болотов, 2008). Агроэкосисте-

мы, ранее занимавшие большие площади, постепенно зарастают кустарниками и мелколиственными деревьями. Это приводит к изменениям в структуре группировок насекомых-опылителей в процессе восстановительных сукцессий от агро-экосистем до зональных или интразональных сообществ. В пределах бореальной зоны такие изменения ранее не были исследованы.

Цели и задачи. Целью настоящей работы явилось изучение структуры населения шмелей Европейского Севера России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить зоогеографию и зональное распределение шмелей на Европейском Севере России;
- 2) исследовать структуру и видовое разнообразие топических группировок шмелей в различных экосистемах региона;
- 3) выявить роль антропогенной трансформации местообитаний в формировании топических группировок шмелей.

Основные положения, выносимые на защиту.

- 1) На Европейском Севере России вдоль широтного градиента происходят изменения в видовом составе шмелей и комплексе доминирующих видов.
- 2) Неоднородность ландшафтно-климатических условий региона обуславливает существенные различия в структуре населения шмелей. Выделяемые топические группировки отличаются друг от друга видовым составом, соотношением экологических групп видов и комплексом видов-доминантов.
- 3) В большинстве антропогенных местообитаний Европейского Севера России уровень видового богатства в таксоценозах шмелей увеличивается за счёт наличия в них видов более южного происхождения, не свойственных коренным экосистемам тайги.

Научная новизна. Значительно дополнены сведения о видовом составе шмелей отдельных районов Европейского Севера (Кольский п-ов, Северная Карелия, низовья р. Северная Двина, п-ов Канин, Большеземельская тундра, Югорский п-ов, о-в Колгуев). В Мурманской области впервые обнаружены *Bombus distinguendus* и *B. veteranus*; в Ненецком автономном округе – *B. distinguendus*,

B. hortorum, *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. sylvestris* и *B. sichelii*.

Получены оригинальные данные о населении шмелей региона. Установлено, что вдоль широтного градиента происходит изменение набора доминирующих видов при общем снижении видового богатства в направлении от средней тайги к арктической тундре.

Исследованы перестройки в структуре топических группировок шмелей по градиенту антропогенных преобразований экосистем. Установлено, что по мере деградации агрокультурных ландшафтов происходит увеличение уровня видового богатства и разнообразия в таксоценах. В климаксовых сообществах тайги число видов и обилие шмелей становится незначительным.

Практическая значимость. Результаты исследований использованы в работе международного проекта по сохранению биоразнообразия шмелей – International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Species Survival Commission (SSC), Bumblebee Specialist Group (BBSG). В ходе реализации программы получены данные о состоянии населения шмелей Северной Европы и степени уязвимости видов к воздействию антропогенного фактора. Материалы проекта в дальнейшем могут применяться при составлении региональных программ сохранения биоразнообразия и рационального природопользования.

Результаты диссертационного исследования могут быть применены для составления региональных фаунистических сводок, на основе которых можно делать выводы о путях формирования фауны Северной Европы в различных биогеографических исследованиях.

Материалы диссертационного исследования использованы при проведении лекций и лабораторных работ по дисциплине «Энтомология» на кафедре зоологии и экологии Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова.

Личный вклад автора. Автором проанализированы и обобщены собственные, фондовые и литературные материалы по теме диссертационной работы. С 2006 по 2012 годы выполнены полевые экспедиционные работы в Архангельской, Мурманской областях и в Республике Карелия. Собственные сборы автора насчи-

тывают 5636 экземпляров шмелей. В научно-образовательном музейном центре «Биоразнообразие Севера» Института экологических проблем Севера УрО РАН (ИЭПС УрО РАН) и в Северном (Арктическом) федеральном университете им. М.В. Ломоносова (САФУ им. М.В. Ломоносова) изучены коллекционные материалы и проведена инвентаризация данных за полевые сезоны 1993–2013 годов. Суммарно обработано свыше 30 тысяч экземпляров шмелей. Исследованы коллекции Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Зоологического института АН Молдовы (Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei) (Кишинёв). Автор прошёл научную стажировку у ведущего мирового эксперта по группе *Vombini* Пола Вильямса (Dr. Paul H. Williams) – The Natural History Museum, Department of Entomology.

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Исследования выполнены в рамках ФНИР ИЭПС УрО РАН «Структура и динамика компонентов природных и культурных ландшафтов бореальной и субарктических зон Европейской части России в условиях меняющегося климата», а также при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы», гранта Президента РФ МД-4164.2011.5, междисциплинарного проекта Уральского отделения РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», гранта РФФИ №11-04-98817, конкурса научных проектов молодых учёных и аспирантов УрО РАН №11-5-НП-159.

Апробация работы.

Материалы диссертационной работы обсуждались на двенадцати научных конференциях:

- 1) XVII Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии», г. Сыктывкар, 5–9 апреля 2010 г.
- 2) Международный симпозиум «Экология арктических и приарктических территорий», г. Архангельск, 6–10 июня 2010 г.

3) II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, г. Санкт-Петербург, 13–20 сентября 2010 г.

4) Научно-практическая конференция «Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала», г. Сыктывкар, 8–12 ноября 2010 г.

5) XVIII Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии», г. Сыктывкар, 6–8 апреля 2011 г.

6) X ежегодная региональная молодёжная научно-практическая конференция, посвящённая 300-летию со дня рождения М.В. Ломоносова «Ломоносова достойные потомки», г. Архангельск, 15 декабря 2011 г.

7) Всероссийская конференция молодых учёных «Экология: традиции и инновации», г. Екатеринбург, 9–13 апреля 2012 г.

8) Всероссийская конференция с международным участием «Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов», посвящённая памяти чл.-корр. РАН Ф.Н. Юдахина, г. Архангельск, 24–28 сентября 2012 г.

9) X юбилейная Международная научная конференция «Инновации в науке, образовании и бизнесе – 2012», г. Калининград, 17–19 октября 2012 г.

10) II Всероссийская конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере», г. Сыктывкар, 8–12 апреля 2013 г.

11) Conferința a VIII-a Internațională a Zoologilor «Probleme actuale ale protecției și valorificării durabile a diversității limii animale», Молдова, г. Кишинёв, 10–12 октября 2013 г.

12) IX Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии – 2013», Беларусь, г. Гродно, 23–25 октября 2013 г.

По результатам научных исследований автор награждён стипендией Губернатора Архангельской области в 2011 г. Автор является победителем конкурса на лучший доклад, представленный на Всероссийской конференции молодых учёных «Экология: традиции и инновации», г. Екатеринбург, 9–13 апреля 2012 г.

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 работа, из них 12 статей в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Список литературы содержит 188 источников, из них 77 на иностранных языках. Текст изложен на 147 страницах, включая 17 таблиц и 20 рисунков.

Благодарности. Искреннюю признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н. И.Н. Болотову, а также коллегам к.б.н. М.В. Подболоцкой и к.б.н. Ю.С. Колосовой за неоценимую помощь в подготовке диссертации и сборе материала. За предоставление коллекционных материалов автор благодарен к.б.н. Е.Ю. Чураковой, к.г.н. С.А. Игловскому, Ю.С. Радюкиной, Н.А. Зубрий, А.А. Власовой, Н.Г. Скютте. За консультации по вопросам номенклатуры автор признателен Полу Вильямсу (Dr. Paul H. Williams) (The Natural History Museum, London) и М.В. Березину (отдел энтомологии Московского зоопарка). Отдельные благодарности к.б.н. Ю.В. Астафуровой за содействие в изучении коллекций Зоологического института РАН; к.б.н. А.В. Антропову – Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова; д.б.н. В.В. Держанскому, д.б.н. В.С. Стратану – Зоологический институт АН Молдовы (Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei).

ГЛАВА 1

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ГРАНИЦЫ РЕГИОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Регион оригинальных исследований включает северную часть Восточно-Европейской (Русской) равнины и Восточную Фенноскандию (Балтийский щит). На севере омывается водами Белого и Баренцева морей. Западная граница проходит по Балтийскому щиту, а восточная простирается вплоть до Карского моря и Полярного Урала. Южная граница проходит в подзоне средней тайги.

Таким образом, исследуемая территория относится к 4 регионам (названия даны в соответствии с современным административно-территориальным делением Российской Федерации): Мурманская область, Республика Карелия, Архангельская область, Республика Коми, Ненецкий автономный округ.

1.1. Геология и палеогеография

Восточно-Европейская (Русская) равнина простирается от берегов Северного Ледовитого океана до Каспийского и Чёрного морей. Её западная граница проходит по территории Восточной Польши, Западной Украины и Молдовы, с востока ограничена Уральским хребтом (Мильков, Гвоздецкий, 1976).

Черты рельефа Русской равнины предопределены принадлежностью основной её части к древней геологической структуре – Русской платформе (Мильков, Гвоздецкий, 1976). На северо-западе фундамент платформы выходит на поверхность в виде Балтийского щита, к которому относятся Карелия и Кольский п-ов (Исаченко, 1995). Для Балтийского щита характерны множественные тектонические разломы, предопределившие сложный рельеф территории с высокими грядками и глубокими впадинами (Исаченко, 1995). Восточнее, в бассейнах рек Северной Двины и Мезени, преобладают сглаженные водоразделы, разделённые широкими озёрно-ледниковыми низинами (Исаченко, 1995).

Исследуемый регион относится к области плейстоценовых материковых оледенений, и подобласти последнего – поздневалдайского (сартанского) оледенения (Шварцман, Болотов, 2008). Поздневалдайскую эпоху рассматривают как наиболее холодный этап плейстоцена с максимумом похолодания около 20–18 тыс. лет назад (Динамика..., 2002; Шварцман, Болотов, 2008).

По современным данным (Палеогеография..., 1982; Динамика..., 2002), Скандинавский покровный ледник захватывал всю Восточную Фенноскандию и лишь западную часть севера Восточно-Европейской равнины, не продвигаясь на восток далее Пинего-Кулойской низины (Шварцман, Болотов, 2008). Не было валдайского ледникового покрова на п-ове Канин, практически по всему бассейну р. Мезень, в районах о-вов Колгуев, Новая Земля, Вайгач и далее к востоку и юго-востоку (Шварцман, Болотов, 2008).

За последние 20 тыс. лет произошло несколько стадий глобальных потеплений и похолоданий. В итоге, к позднему голоцену (5 тыс. лет назад) в регионе сформировалась зональность близкая к современной (Шварцман, Болотов, 2008).

В целом стадии послеледникового развития биоты и биоценотического покрова материковой части региона близки к таковым в пределах сопредельных территорий севера Европы, поскольку важнейшие климатические события плейстоцена – голоцена имели глобальный характер и чётко проявлялись в пределах всего Северного полушария планеты (Шварцман, Болотов, 2008).

1.2. Климат

Климат Европейского Севера России определяется, главным образом, равнинным рельефом и географическим положением материковой части – в умеренных и субарктических широтах, островов Баренцева моря – в арктических (Мильков, Гвоздецкий, 1976; Исаченко, 1995). Большое значение в формировании климата региона имеет открытость территории воздействию Атлантического океана и его тёплого Северо-Атлантического течения (Мильков, Гвоздецкий, 1976). По этой причине Русская равнина увлажнена лучше, чем Восточная Сибирь, отлича-

ясь сравнительно тёплой зимой и прохладным летом (Мильков, Гвоздецкий, 1976).

Обширность территории севера европейской части России обуславливает существенные климатические различия в регионе. Наиболее отчётливо по широте выражены изменения температурных условий (Исаченко, 1995). Так, на арктических островах средняя температура воздуха самого тёплого месяца года (июль) лишь на несколько десятых долей градуса выше нуля, в приморских районах Архангельской области она повышается до 6–8°C, а на юге (Ленинградская область) – почти до 18°C (Исаченко, 1995).

На температурные условия в значительной степени влияет приток относительно тёплого воздуха с Атлантики, поэтому изменение температуры воздуха заметно проявляется в западно-восточном (меридиональном) направлении (Исаченко, 1995). С приближением к морским побережьям годовой ход температур сглаживается и климат становится менее континентальным (Исаченко, 1995). Так, на п-ове Канин амплитуда средних месячных температур равна 16–18°C; на западном побережье Новой Земли и на Земле Франца-Иосифа она принимает значения немного больше 20°C (Исаченко, 1995). По мере удаления в глубь материка к востоку и северо-востоку амплитуда средних месячных температур быстро увеличивается и достигает 33–34°C (Исаченко, 1995).

Количество атмосферных осадков также имеет тенденцию к зональным изменениям (Исаченко, 1995). Наименьшее количество осадков отмечается в Арктике, где годовая их сумма не превышает 200 мм, наибольшее – в зоне тайги, в основном в пределах 600–700 мм (Исаченко, 1995).

Несмотря на существенные зональные изменения в количестве атмосферных осадков, климат Европейского Севера России является повсеместно избыточно влажным (Мильков, Гвоздецкий, 1976), так как невысокие запасы тепла обуславливают низкую испаряемость. Годовая величина испаряемости с поверхности повсюду в 1,5–2 раза меньше количества атмосферных осадков (Исаченко, 1995). В регионе создаётся избыток влаги, который из-за недостатка тепла не может использоваться растениями на транспирацию и создание биомассы, или непосред-

ственно испариться с поверхности почв (Исаченко, 1995). В силу этого, создаются благоприятные условия для процесса заболачивания.

По замечанию А.Г. Исаченко (1995), «различия в климате, с одной стороны, в рельефе и геологическом строении – с другой, накладывают чёткий отпечаток на другие природные компоненты, в том числе и на органический мир, определяя его разнообразие и закономерное изменение в пространстве Северо-Запада».

1.3. Физико-географическое районирование

Закономерности размещения органического мира вдоль градиента изменения климата обуславливаются, прежде всего, широтной зональностью, которая определяется постепенным увеличением теплообеспеченности в направлении с севера на юг (Исаченко, 1995). На Европейском Севере России выделяют следующие ландшафтные зоны (рисунок 1.1): 1) арктическую (на рисунке не показана, включает архипелаг Новая Земля), 2) субарктическую (с подзонами типичной, южной тундры и лесотундры), 3) таёжную или бореальную (с подзонами северной, средней и южной тайги).

На широтную зональность в тоже время накладывается и другая географическая закономерность – долготная (меридиональная) зональность, обусловленная нарастанием континентальности климата в направлении с запада на восток (Исаченко, 1995). Принимая во внимание континентальность климата, каждую природную зону подразделяют на ландшафтные провинции (Исаченко, 1995). В таёжной зоне региона выделяются пять провинций (рисунок 1.1): Северо-Западная, Двинско-Мезенская, Кольско-Карельская, Тиманская и Печорская. В зоне тундры – Кольская, Канинско-Тиманская, Печорская. Части ландшафтной провинции в пределах отдельной подзоны рассматриваются как подпровинции (например, северотаёжная, среднетаёжная и южнотаёжная Двинско-Мезенские подпровинции) (Исаченко, 1995).

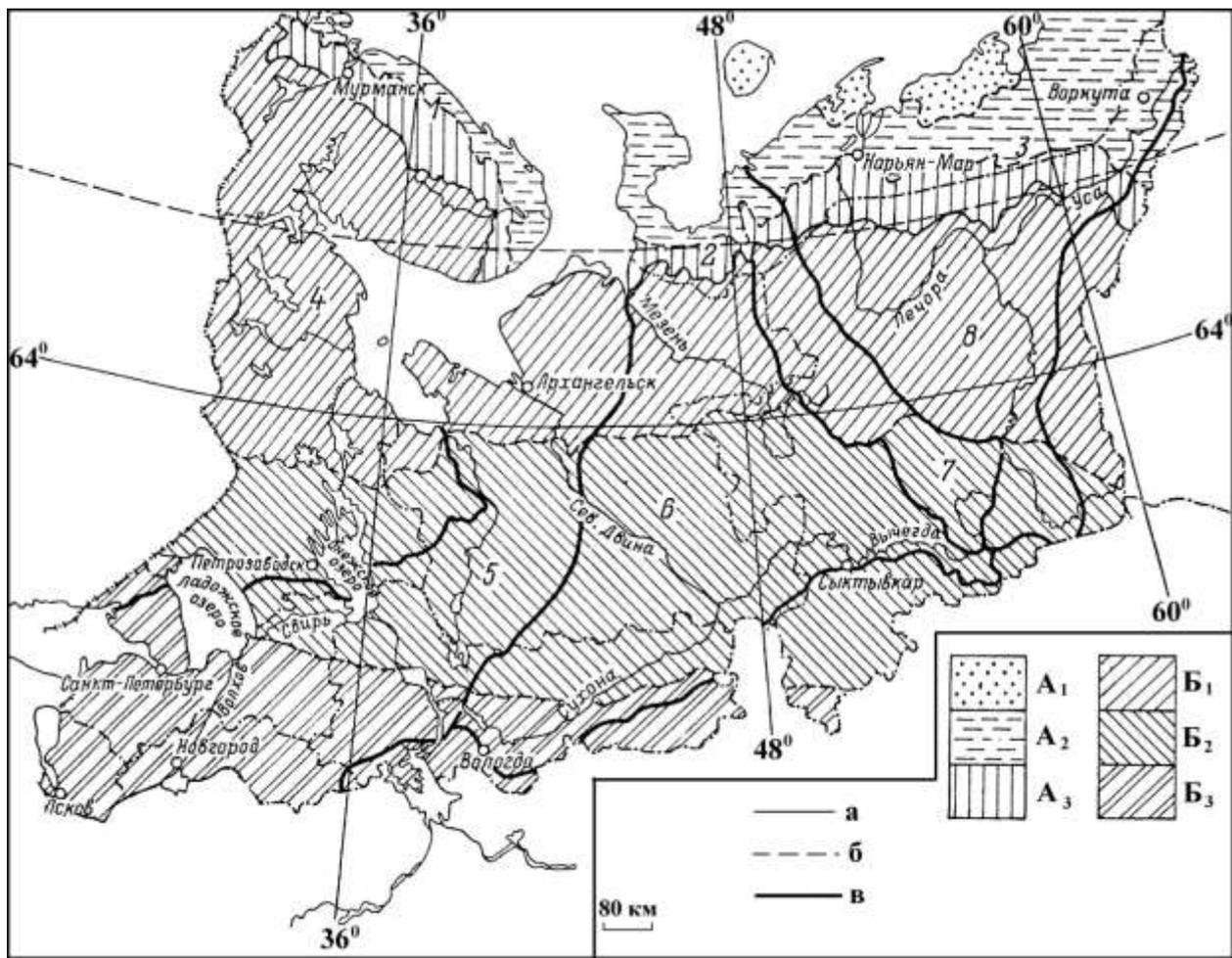


Рисунок 1.1. Физико-географическое районирование Европейского Севера России (Исаченко, 1995). Границы: *a* – зоны, *б* – подзоны, *в* – провинции. Зоны и подзоны: *A* – зоны тундры и лесотундры с подзонами (*A*₁ – типичная тундра, *A*₂ – южная тундра, *A*₃ – лесотундра); *B* – зона тайги с подзонами (*B*₁ – северная тайга, *B*₂ – средняя тайга, *B*₃ – южная тайга). Ландшафтные провинции. Зоны тундры и лесотундры: 1 – Кольская, 2 – Канинско-Тиманская, 3 – Печорская; зона тайги: 4 – Кольско-Карельская, 5 – Северо-Западная, 6 – Двинско-Мезенская, 7 – Тиманская, 8 – Печорская

Подзона **арктической тундры** на Европейском Севере выражена на южной половине Новой Земли, северная половина относится к полярным пустыням (Чернов, 1980). Продолжительность периода со средними суточными температурами выше 5°C меньше 2-х месяцев (Исаченко, 1995). Главная черта ландшафта – распространённость оголённых грунтов (Чернов, 1980).

Растительность относится к тундровому типу, но отсутствует карликовая берёза и преобладают низкорослые кустарнички – дриада, полярная ива (Александрова, 1977; Исаченко, 1995). На поверхности грунта много накипных лишай-

ников. Следует отметить, что криогенные процессы создают разнообразный микрорельеф, среди которого развиваются фитоценозы из злаков, сиверсий, мытников, камнеломок и др. (Чернов, 1980). Вследствие этого, условия обитания в этих типах тундр для насекомых-опылителей могут быть более благоприятны, чем в южных тундрах, где сплошной и однообразный моховой покров создаёт монотонность среды (Чернов, 1980).

Подзона **типичной тундры** выражена на Югорском п-ове, а также на о-вах Вайгач и Колгуев (Чернов, 1980). Средняя температура июля – 6–9°C (Мильков, Гвоздецкий, 1976).

Высота растительности полностью определяется мощностью снежного покрова. Между тем, толщина его в этой подзоне невелика, чаще всего 20–40 см. Заросли ив до 1 м развиты лишь в низинах, долинах ручьёв и по берегам озёр, где скапливается много снега (Чернов, 1980).

Здесь характерна мощная моховая дернина, сплошным слоем покрывающая почву (Чернов, 1980). Травяной ярус образуют в основном осоки, которые являются вторыми по значению в типичных тундрах. Кроме того, в этой подзоне много стелющихся кустарников (ив) и кустарничков (касσιοпея, брусника и др.) (Александрова, 1977; Чернов, 1980; Александрова, Юрковская, 1989). Иногда обильны пушицы, злаки, двудольные растения (камнеломки, грушанки и т.д.). Карликовая берёза появляется только на юге подзоны, притом в стелющейся форме, высотой 20–25 см (Чернов, 1980).

Подзона **южной тундры** охватывает основную часть Большеземельской и Малоземельской тундр, п-ов Канин и северную оконечность Кольского п-ова (Чернов, 1980). Здесь уже выражен непродолжительный (до 40–60 дней) период с устойчивыми среднесуточными температурами выше 10°C (Исаченко, 1995). Атмосферное увлажнение избыточное, в результате чего широко распространено заболачивание, местами болота почти сплошь покрывают поверхность низменных равнин и впадин (Исаченко, 1995).

На основных площадях водоразделов развит кустарниковый ярус высотой около 50 см, иногда до 2 м, который в разных местах образован карликовой берё-

зой (ерником), ивой, ольхой (Чернов, 1980). Под пологом кустарников обильны травянистые растения (осоки, пушицы, различные виды злаков), кустарнички (голубика, брусника, багульник) (Александрова, 1977; Чернов, 1980; Дедов, 2006). Ещё ниже располагается сплошной моховой покров (Чернов, 1980).

Главное проявление арктического климата в южной тундре – отсутствие здесь древесной растительности (Чернов, 1980). Вместе с тем, растительный покров очень разнообразен. На водоразделах перемежаются заросли ив, карликовой берёзы, ольхи и тундры без кустарников со сплошным моховым покровом. В понижениях развиты различные варианты болот – гипновые, сфагновые, плоские и с торфяными буграми (Чернов, 1980; Сергиенко, 1986; Дедов, 2006). Для южных склонов, где скапливается много снега, характерны злаки, бобовые и различные виды сосудистых растений, что создаёт благоприятные условия для антофильных насекомых (Чернов, 1980).

Лесотундра – неширокая (50–80 км) переходная зона между тундрой и тайгой – протянулась через Кольский п-ов, северные районы Архангельской области и Республики Коми (Исаченко, 1995). По сравнению с тундрой теплообеспеченность здесь заметно возрастает. Длительность вегетационного периода достигает 100–120 дней, а период с температурами выше 10°C – 50–60 дней (Исаченко, 1995). Количество осадков несколько увеличивается по сравнению с тундрой. Вследствие этого, избыточное увлажнение приводит к сильному заболачиванию. Типичны бугристые торфяники с мощностью торфа 2–5 м (Исаченко, 1995).

Для растительного покрова лесотундры характерно появление на водоразделах древесной растительности – сначала в виде отдельных угнетённых деревьев, а затем редколесий (Исаченко, 1995). Тундровая растительность (главным образом, ерники) занимает пространство между редколесьями, где образует нижний ярус (Исаченко, 1995). Древесный ярус очень небогат. На Кольском п-ове он образован берёзой извилистой и отчасти сосной обыкновенной, а далее к востоку – елью европейской и сибирской (Исаченко, 1995).

Провинциальные ландшафтные различия наиболее чётко выражены в южной (материковой) части Субарктики Европейского Севера России (Исаченко,

1995). Своеобразие **Кольской ландшафтной провинции** обусловлено, прежде всего, геологическим строением. Поверхность Кольского п-ова представляет собой скалистое плато со средней высотой 150–200 м, расчленённое неглубокими речными долинами (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Во-вторых, своеобразие климатических условий этого региона определяется влиянием частых вторжений влажных атлантических воздушных масс. Здесь самый мягкий для российской Субарктики климат, с относительно тёплой зимой и большим количеством осадков (Исаченко, 1995).

Восточное побережье Кольского п-ова относится к подзоне южной тундры (Королева, 2006). Для неё характерны зональные растительные сообщества с преобладанием вороники и ерников с лишайниковым покровом (Исаченко, 1995; Королева, 2006). Южная тундра переходит в лесотундру – берёзовое редколесье (высота деревьев 3–6 м) преимущественно с лишайниковым покровом, вереском, багульником и др. (Александрова, Юрковская, 1989; Исаченко, 1995).

На остальной материковой части территории Субарктики различаются две ландшафтные провинции – **Канинско-Тиманская** и **Печорская** (Исаченко, 1995). Для первой характерны плоские, сильно заболоченные приморские равнины. Печорской провинции присущ довольно сложный рельеф с чередованием плоских заболоченных низин и увалисто-грядовых возвышенностей (Исаченко, 1995). Здесь хорошо выражены три подзоны: типичная, южная тундра и лесотундра. В Канинско-Тиманской провинции прослеживаются южная тундра и лесотундра, но граница между ними нечёткая (Исаченко, 1995). Водоразделы в лесотундре сплошь заняты болотами, и лишь по долинам рек сюда проникают еловые редколесья (Сергиенко, 1986; Дедов, 2006; Исаченко, 1995).

Особенности климатических условий подзоны **северной тайги** обусловлены достаточно низкой теплообеспеченностью, по сравнению с другими подзонами тайги (Исаченко, 1995). Лето здесь короткое и холодное – средняя температура июля от 13 до 16°C (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Хотя количество осадков здесь на 50–100 мм ниже, чем в южной части таёжной зоны, из-за низкой испаряемости резко выражено избыточное увлажнение (Исаченко, 1995). Вследствие этого, за-

торфованных площадей в этой подзоне значительно больше, чем в средней и южной тайге (Исаченко, 1995).

Северотаёжные еловые леса на большей части Европейского Севера России сложены в основном елью сибирской и гибридами этого вида с елью европейской (Шмидт, 2005). Основные типы ассоциаций представлены ельниками-черничниками, ельниками-брусничниками, ельниками-зеленомошниками, ельниками лишайниково-вересковыми (Шмидт, 2005). Кроме того, в северной тайге сильно развиты ельники сфагновые в связи с заболачиванием почв (Шмидт, 2005). Сосняки широко распространены по песчаным приморским и озёрно-ледниковым низинам (Исаченко, 1995).

Подзоне **средней тайги** свойственны средние показатели климата таёжной зоны. Общая заболоченность здесь уменьшается, по сравнению с северной тайгой, но в отдельных районах болотные комплексы могут доминировать (Исаченко, 1995).

Характерные растительные сообщества – сомкнутые ельники с черникой, сопутствующими видами травяно-кустарничкового яруса (линнея, майник, седмичник, грушанка и др.) и зелёными мхами (Исаченко, 1995; Шмидт, 2005). Подлесок развит слабо (можжевельник, рябина, шиповник). На плохо дренированных местах распространены сфагновые ельники (Исаченко, 1995). Сосновые леса образуют крупные массивы на возвышенных местах по берегам рек (Шмидт, 2005). В древостое преобладает сосна обыкновенная, часто встречается берёза повислая и пушистая (Шмидт, 2005).

В таёжной зоне Европейского Севера России различаются следующие ландшафтные провинции (рисунок 1.1.):

Кольско-Карельская провинция отличается расчленённым рельефом, густой гидросетью с обилием крупных и мелких озёр (Исаченко, 1995). Повсеместно распространены скальные грунты. Более сглаженные водораздельные поверхности прикрыты прерывистой щебнисто-песчанистой мореной и сильно заболочены (Исаченко, 1995). В лесной растительности доминируют сосновые леса. В

горных массивах Кольского п-ова на высоте 250–450 м леса сменяются берёзовым редколесьем, переходящим в горные тундры (Исаченко, 1995).

Северо-Западная провинция примыкает к предыдущей с юга и востока, характеризуется равнинным рельефом и густой сетью рек и озёр (Исаченко, 1995). Характерно частое чередование контрастных ландшафтов: холмисто-моренных возвышенностей, заболоченных котловин, песчаных холмов и др. Климат провинции отличается умеренной континентальностью и неустойчивыми погодными условиями (Исаченко, 1995).

Двинско-Мезенская провинция расположена в центральной части Европейского Севера России (Исаченко, 1995). Типичны возвышенные водоразделы с волнистой поверхностью, разделённые широкими, преимущественно песчаными озёрно-ледниковыми низменностями (Исаченко, 1995). Климат типично таёжный, континентальный. Водораздельные возвышенности покрыты еловыми лесами. На песчаных низинах преобладают сосняки и верховые болота (Исаченко, 1995).

Тиманская провинция приурочена к одноимённому кряжу, сложенному метаморфизированными протерозойскими и осадочными палеозойскими породами (Исаченко, 1995). Рельеф пологоувалистый, местами грядовой с формами ледниковой аккумуляции. Северотаёжная часть кряжа покрыта редкостойными еловыми и берёзово-еловыми лесами, местами вследствие значительной высоты (до 456 м) переходящими в редколесья горного типа. В среднетаёжной части преобладают пихтово-еловые черничные и голубичные леса, заболоченные ельники (Александрова, Юрковская, 1989; Исаченко, 1995).

Печорская провинция совпадает с глубокой впадиной древнего фундамента (Исаченко, 1995). Волнистая и пологохолмистая, местами возвышенная поверхность сложена ледниковыми суглинками и водно-ледниковыми песками. Провинция отличается наиболее континентальным климатом. На песчаных низинах доминируют сосняки, на возвышенностях – ельники северо- и среднетаёжные. Значительна примесь лиственницы, а ближе к Уральскому хребту – сибирской сосны (Исаченко, 1995).

Таким образом, обзор физико-географической специфики района исследования показал, что специфика ландшафтов во многом определена влиянием плейстоценовых материковых оледенений, явившихся, в том числе, и причиной миграционного характера биоты в Северной Европе. Анализ климата региона показал, что специфика климатических параметров и ландшафтных компонентов определяется наложением широтной зональности на меридиональную географическую закономерность, обусловленную увеличением континентальности климата с запада на восток.

ГЛАВА 2

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ШМЕЛЕЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

Первые сведения о фауне шмелей севера европейской части России появились в конце XVIII века в работе I. Cederhjelm (1798), основанной на материалах, собранных в окрестностях г. Санкт-Петербурга. Автором указано 8 видов шмелей. По замечанию А.С. Скорикова (1922б), данная фаунистическая сводка является первой по фауне шмелей России.

В первой половине XIX века систематическое изучение фауны и населения шмелей Европейского Севера продолжалось лишь в странах Скандинавии. Одной из первых таких работ является «Insecta Lapponica» (Zetterstedt, 1838). Автором проводились фаунистические исследования северной части Восточной Фенноскандии на территории современной Финляндии и Норвегии. Были указаны следующие виды (названия даны в соответствии с современной систематикой (Williams, 1998, 2013)): *B. alpinus*, *B. balteatus*, *B. hyperboreus*, *B. lapponicus*, *B. pratorum*, *B. soroeensis*, *B. lapidarius*, *B. pascuorum*. Изучение фауны шмелей отдельных географических пунктов региона продолжилось и во второй половине XIX века. В качестве примера таких работ можно указать на статьи С. Wahlberg (1851, 1854, 1857), в которых приводятся более полные данные о видовом составе шмелей, и даны сведения о видах подрода *Psithyrus*. Впервые был указан *B. cingulatus*, описанный автором в 1854 г. (Løken, 1973; Williams, 2013). Другие исследователи XIX – начала XX веков: О.М. Reuter (1882), О. Schmiedeknecht (1883), А. Handlirsch (1888), Н. Friese (1902), Н. Friese и F. Wagner (1912).

Кроме фаунистических исследований, с середины XIX века началось накопление сведений и по экологии шмелей Северной Европы. Примером таких работ служат уже ранее отмеченные статьи С. Wahlberg (1851, 1854, 1857). Хотя они в основном посвящены изучению видовых признаков и их вариаций у шмелей в Скандинавии, тем не менее, автор приводит данные по высотному распределению

видов в горных системах региона. Например, показаны наиболее характерные места обитания для *V. lapponicus*, *V. balteatus*, *V. hyperboreus*, *V. alpinus* и др.

В конце XIX – начале XX веков началось активное изучение фауны шмелей и на Европейском Севере России.

Например, с 1893 г. появляются материалы по Архангельской области – например, сборы Г.Г. Якобсона, А.А. Бирули, М.Н. Римского-Корсакова и др. (коллекции ЗИН РАН) на Соловецких о-вах. Суммарно выделено 4 вида: *V. pratorum*, *V. jonellus*, *V. pascuorum*, *V. lucorum*. Проводились сборы и в других географических пунктах региона: г. Мезень, бассейн р. Зимняя Золотица, с. Малошуйка, дельта р. Северная Двина (о-ва Мудьюгский и Лапоминский), г. Архангельск, бассейн р. Емца. Выявлены типичные таёжные виды: *V. cingulatus*, *V. hypnorum*, *V. pratorum*, *V. jonellus*, *V. pascuorum*, *V. lucorum*.

Отдельного внимания заслуживают арктические территории. Материалы о фауне шмелей Восточно-Европейской Арктики (Новая Земля и о-в Вайгач) появляются с 1875 г. – экспедиция под руководством А.Е. Nordenskiöld (Holmgren, 1883). Для Новой Земли указаны *V. hyperboreus*, *V. lapponicus*, для Вайгача (южная часть о-ва, мыс Гребень) – *V. nivalis* (подвид *V. balteatus* (Richards, 1927)). По замечанию Ю.И. Чернова (1966), «в результате фаунистического изучения зоны тундр и арктических пустынь, которое началось ещё в первой половине прошлого столетия и было особенно интенсивным в начале XX века, накопилось сравнительно большое количество фаунистических данных по различным группам арктических насекомых, включающим антофильные формы».

В итоге, на Новой Земле выявлено 3 вида шмелей: *V. hyperboreus*, *V. polaris*, *V. lapponicus*. Материалы собраны в период с 1896 по 1926 годы: сборы Г.Г. Якобсона (1899), А.И. Толмачева, В.А. Русанова и др. (коллекции ЗИН РАН, Зоологического музея МГУ, The Natural History Museum).

В это же время А.В. Журавский (1882–1914 гг.) начал активное изучение материковой части Субарктики (Жижева, 2005). Большая часть его научных экспедиций проходила в Большеземельской тундре, так как исследователя интересовало комплексное исследование Приполярья, в том числе и с зоологической точки

зрения. Коллекционные материалы (хранятся в ЗИН РАН) по фауне шмелей охватывают сборы с 1903 по 1910 годы: с. Усть-Цильма, бассейны р. Адзъвы, р. Колвы и р. Сыньи, устье р. Печоры и др. Однако, А.В. Журавским опубликована только краткая заметка о трофических связях *B. lapponicus* в Большеземельской тундре (Журавский, 1904).

Начало XX века отмечено появлением материалов и по фауне шмелей п-ова Канин, в частности, в работах Ф.Ф. Синтениса (1904) и В. Porrius (1908).

Следующий этап в изучении шмелей начинается с работ А.С. Скорикова (1871–1942 гг.) (Willame, 1999; Pesenko, Astafurova, 2003). Наиболее известной его работой является монография «Шмели Палеарктики» (Скориков, 1922а). В первой части работы дана общая характеристика шмелей как опылителей энтомофильных растений и их значение для сельского хозяйства. Автор подчёркивает, что рассматриваемая таксономическая группа является наиболее эффективным опылителем клевера по сравнению с другими антофильными насекомыми.

При анализе распространения шмелей А.С. Скориков, прежде всего, обращает внимание на роль климатического фактора. Он приходит к выводу о больших адаптационных возможностях шмелей к различным климатическим условиям: «Географическое распространение шмелей по земному шару доказывает большую эластичность группы *Bombidae* или, говоря точнее, выдающуюся их приспособляемость» (Скориков, 1922а). Кроме влияния температуры, автор подчёркивает и значение количества атмосферных осадков для жизни шмелей: «Недостаточность их, вызывая засуху, не только сокращает жизнь семьи, но может обуславливать полное отсутствие шмелей в местных энтомофаунах. В данном случае такие результаты достигаются не столько воздействием непосредственно на шмелей, сколько неблагоприятным влиянием на растительность, от которой жизнь шмелей стоит в тесной зависимости» (Скориков, 1922а).

Изучая воздействие хозяйственной деятельности человека на шмелей, А.С. Скориков делает вывод, что антропогенные преобразования ландшафтов привели к неблагоприятным последствиям для рода *Bombus*. По его словам, особенно это ярко выражено в степной зоне, где разрушение естественных местообит-

таний и замена их агроландшафтами ведёт к исчезновению многих энтомофильных растений и, следовательно, отрицательно сказывается на шмелях. Однако, в зоне тайги наблюдается обратный эффект: «С указанной точки зрения, прореживание наших северных лесных массивов рубкою, может, по-видимому, быть благотворным для увеличения шмелиного населения, конечно, если вырубленные участки не превращаются в пахотные земли» (Скориков, 1922а).

В последних частях монографии «Шмели Палеарктики» описывается гипотеза происхождения шмелей, их расселение в геологическом времени, современные ареалы подродов *Bombus*. В частности, А.С. Скориков выдвигает предположение о том, что первичными для шмелей были горные экосистемы, из которых они впоследствии распространились и на равнинные территории. Отмечается факт высокого богатства фауны шмелей в Центральной Азии и Европе, в сравнении с тропическими регионами Южной Америки и юго-восточной Азии, благодаря приуроченности шмелей к умеренному климату.

Если ограничиваться только Европейским Севером России, то из работ А.С. Скорикова интерес представляет монография «Шмели Петроградской губернии» (Скориков, 1922б). Исследования автора основаны на более ранних материалах XIX века, а также собственных сборах по некоторым пунктам окрестностей г. Санкт-Петербурга. С учётом современной систематики (Williams, 1998, 2013), А.С. Скориковым выявлено 18 видов шмелей. На основе полученных данных автор приходит к выводу, что основу фауны составляют бореальные виды с присутствием видов сибирского ареалогического комплекса. Обеднённость видового состава объясняется суровыми климатическими условиями (Скориков, 1922б).

На первую половину XX века приходятся исследования фауны и экологии шмелей Кольского п-ова. С 1893 по 1937 годы был собран объёмный фаунистический материал, охватывающий Хибины, окрестности г. Мурманск, п-ов Рыбачий, о-в Кильдин, берег оз. Имандра, бассейн р. Колы, о-в Харлов, мыс Святой Нос и др. (коллекции ЗИН РАН и Зоологического музея МГУ). Основной массив данных приходится на Хибинский горный массив, на материалы В.Ю. Фридолина (сборы 30-х годов XX века). Собранные им данные опубликованы в монографии «Жи-

вотно-растительное сообщество горной страны Хибин. Биоценотические исследования 1930–1935 гг.» (Фридолин, 1936). Многолетние исследования позволили подробно изучить экологические аспекты населения шмелей Хибинского горного массива, а также их биотопическое распределение, трофические связи, сезонную динамику и т.д.

С 50-х годов XX века изучение шмелей продолжил Д.В. Панфилов. Основной круг его интересов сосредоточился на изучении общих закономерностей структуры населения пчёл Евразии (Панфилов, 1957б, 1968), фауны и экологической характеристики шмелей Европейской части России (Панфилов, 1956, 1957а) и Центральной Азии (Панфилов, 1962а, 1962б). Д.В. Панфилов является одним из авторов серии атласов «Ареалы насекомых европейской части СССР» (Панфилов, 1981, 1982, 1984), где приведены ареалы видов шмелей (в том числе обобщены данные по Кольскому п-ову, Большеземельской тундре, Северу Русской равнины, Новой Земле). Кроме того, им созданы определительные ключи *Vombini* для европейской части СССР (Панфилов, 1978).

В эти же годы были получены интересные данные по трофике шмелей на Югорском п-ове и о-ве Вайгач, собранные в 1957 г. Ю.И. Черновым – выдающимся российским биогеографом и экологом, оказавшим значительное влияние на развитие данных дисциплин в России. Основной круг интересов Ю.И. Чернова был связан с изучением распределения видов и сообществ животных в различных ландшафтно-зональных условиях арктических территорий. По результатам исследований на Вайгаче и Югорском п-ове (Чернов, 1966) им были установлены основные кормовые растения для шмелей в тундровой зоне и сезонные аспекты в их трофических предпочтениях.

Одними из первых работ, систематизирующих ранее накопленные фаунистические данные по Восточной Фенноскандии, являются каталоги R. Elfving (1960, 1968), дающие сводку всех имеющихся на середину XX века материалов по фауне пчёл региона. Исследуемая территория автором была разделена на ряд провинций, для каждой из которых были указаны характерные для неё виды. Однако,

в представленных работах материал по Карелии и Кольскому п-ову незначителен и фрагментарен.

К 70–80-м годам XX века фауна шмелей Восточной Фенноскандии (исключая Карелию и Мурманскую область) была достаточно полно систематизирована. В первую очередь, необходимо указать на работы А. Løken (1973, 1984). Несмотря на то, что они были посвящены преимущественно фауне шмелей Швеции и Норвегии, в них приведён значительный объём данных и по Финляндии. Для каждого вида дана карта ареала с указанием географического пункта сбора конкретной особи. В итоге, для Финляндии и Северной Норвегии автор указывает 31 вид шмелей.

Кроме этого, А. Løken на основе обработки многочисленных материалов составила определительные ключи для рода *Bombus*, в которых описываются морфологические признаки типовых экземпляров. Дополнительно автор представила гипотезу фауногенеза шмелей Скандинавии (Løken, 1973). Указаны возможные миграционные пути проникновения видов на эту территорию.

Однако, в монографии А. Løken (1973) не указан *B. monticola*. А. Løken трактовала его как подвид *B. lapponicus scandinavicus*. В результате дальнейшего изучения морфологии и биохимии *B. monticola* был установлен его видовой статус (Bergström, Svensson, 1973; Svensson, 1973; Svensson, 1979). В современной систематике рода *Bombus* он считается отдельным видом (Williams, 1998, 2013).

Известной работой А. Løken является исследование трофических связей шмелей на аконите северном (*Aconitum lycoctonum* subsp. *septentrionale* (Koelle) Korsch.) в Норвегии (Løken, 1950). По результатам полевых исследований отмечено, что данный вид растений предпочитают *B. consobrinus*, *B. hortorum*. В дальнейшем было высказано предположение, что ареал *B. consobrinus* (в силу его узких трофических предпочтений) определяется распространением аконита в Северной Европе (Løken, 1973; Pekkarinen, Teräs, 1993).

Заслуживает внимания статья А. Løken по особенностям гнездования трёх видов шмелей: *B. polaris*, *B. muscorum*, *B. lucorum* (Løken, 1961). Особый интерес представляют данные по *B. polaris*, о гнездовании которого сведения ранее прак-

тически отсутствовали. Изучив тип кормления личинок, автор установила, что он принадлежит к «видам, делающим карманы»: по терминологии Sladen (1912) – pocket-makers.

Важнейшей работой по фауне шмелей Восточной Фенноскандии является статья «Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus*) in eastern Fennoscandia» (Pekkarinen et al., 1981). Однако, для Карелии и Мурманской области в распоряжении авторов имелись лишь фрагментарные данные конца XIX – начала XX веков. Распространение выявленных 34 видов показано по ареалогическим картам. Зональные различия видового состава объяснены авторами корреляцией с изотермами сумм эффективных температур. Аналогичные данные по фауне шмелей региона даны в более поздних работах (Ranta, 1982; Pekkarinen, Teräs, 1993; Söderman, Leinonen, 2003).

Со второй половины XX века появляется большое число работ по экологии шмелей европейского континента. Изучаются трофические связи шмелей и их биотопическое распределение, роль антропогенного фактора и т.д. В нашем случае мы остановимся преимущественно на научно-исследовательских работах из стран Северной Европы.

Прежде всего, следует упомянуть о монографии I. Teräs (1985), посвящённой изучению трофических связей шмелей в Южной Финляндии. Работа основана на результатах 5-летних исследований. Наблюдения проводились в течение летних сезонов с мая по сентябрь. В итоге, были получены данные о многолетней изменчивости в популяциях шмелей: соотношение между видами по годам, трофические предпочтения, влияние погодных условий и т.д.

В настоящее время актуальной темой в европейской апидологии становится роль антропогенного фактора. Отмечено, что разрушение естественных местообитаний и снижение видового богатства кормовых растений сказывается негативно на населении шмелей, приводя в ряде случаев к сокращению ареалов некоторых видов (Williams, 1982; Carvell et. al., 2006; Goulson et. al., 2006; Benton, 2008; Charman et. al., 2009). Вместе с тем, антропогенное влияние не всегда является однозначно отрицательным фактором. Современные исследования показывают,

что некоторые агроценотические участки благоприятны для шмелей благодаря значительному видовому богатству и обилию энтомофильных растений в таких типах экосистем (McFrederick, LeBuhn, 2006; Ahrné, Bengtsson, 2009).

Европейскими апидологами разработаны меры по сохранению шмелей в агроэкосистемах. Выявлено, что для поддержания шмелиных колоний в стабильном состоянии необходимо наличие, прежде всего, ненарушенных местообитаний в агроценозах (Bäckman, Tiainen, 2002; Mänd et. al., 2004; Alanen, 2009). Даны рекомендации к подсеву клевера в севообороте, который создаёт устойчивый ряд пищевых ресурсов для шмелей в течение летнего сезона (Risberg, 2004).

Однако, на Европейском Севере России исследования по экологии шмелей и систематизации фаун отдельных районов активизировались лишь в конце XX века.

Изучение суточной ритмики шмелей в условиях Субарктики проводилось на Полярном Урале (станция Красный Камень) (Богачева, Шалаумова, 1990). В задачи данного исследования не входило описание видовой принадлежности всех встреченных видов шмелей, авторами осуществлялась регистрация только доминирующих видов: *B. balteatus*, *B. lapponicus*, *B. hypnorum*. Некоторые сведения о видовом составе и экологии шмелей Полярного Урала представлены также в работах М.С. Кайгородовой (1978) и В.Н. Ольшванга (1992).

Начиная с середины XX века, изучается фауна и население шмелей Республики Коми. Изучению трофических связей и особенностей гнездования шмелей в таёжной зоне северо-востока Русской равнины посвящены статьи Л.М. Купчиковой (1954, 1959, 1960). В более поздних работах основное внимание исследователей сосредоточено на инвентаризации фауны шмелей региона. Приводится аннотированный список видов для Республики Коми, указано их распространение и характерные места обитания (Седых, 1974; Долгин, Филиппов, 2010, 2012; Филиппов, Долгин, 2011).

Хорошо изученными являются локальные фауны шмелей отдельных районов Карелии, как например, о-вов Белого моря (Хумала, Полевой, 1999; Хумала,

2003) и юго-востока региона (Яковлев и др., 1999; Хумала, 1997, 2006; Полевой, Хумала, 2005; Полевой и др., 2005; Leinonen et al., 2006; Хумала, Полевой, 2009).

В первой сводке (Подболоцкая, Филиппов, 1996) по фауне шмелей Архангельской области виды разделены на 4 ареалогические группы: широко распространённые в Палеарктике, западнопалеарктические, бореальные, европейско-сибирские, восточноевропейско-казахстанские. Всего указано 36 видов шмелей.

С 2001 года началось многолетнее исследование о-вов Соловецкого архипелага, результаты которого обобщены в ряде работ (Болотов, Подболоцкая, 2003; Природная среда ... 2007; Подболоцкая, 2009; Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013). В них даны сведения о фауне шмелей Соловецких о-вов и путях её формирования, структуре топических группировок, многолетней изменчивости в таксоценах, трофических связях шмелей. Хорошо исследованными являются северотаёжные карстовые ландшафты Русской равнины (Колосова, Болотов, 2004; Болотов, Колосова, 2006, 2007; Колосова, 2007). Эти публикации посвящены исследованию закономерностей формирования топических группировок шмелей в таёжной зоне Европейского Севера.

В заключение литературного обзора по шмелям можно отметить, что фауна и экология шмелей Северной Европы полно исследована лишь в Финляндии, Швеции и Норвегии. Напротив, российская часть региона всё ещё остаётся малоизученной. Имеются большие выборки фаунистического материала только по некоторым районам Кольского п-ова, Архангельской области, Большеземельской тундры и арктическим островам.

Особенности экологии шмелей на Европейском Севере России освещены в небольшом числе статей. В них рассматриваются топические группировки *Vombus* лишь отдельных районов (Хибинский горный массив, о-ва Соловецкого архипелага, северотаёжные карстовые ландшафты Беломорского-Кулойского плато). Остальная же часть территории остаётся практически не изученной.

ГЛАВА 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Материалы и методики полевых исследований

Полевые экспедиционные исследования и сбор материала проводился автором в течение 2006–2012 гг. в Архангельской, Мурманской областях и в Республике Карелия в следующих географических пунктах: пос. Печенга, бассейн р. Титовка и р. Западная Лица, станция Магнетиты, г. Оленегорск, г. Апатиты, Хибинны, г. Кандалакша, берег оз. Паанаярви, пос. Пушной, г. Сегежа, д. Пяльма, д. Абакумово, Соловецкие о-ва, окрестности г. Архангельск, с. Холмогоры, пос. Луковецкий (приложение 1, приложение 2). Всего собрано 5636 экземпляров шмелей.

В ходе выполнения работы изучены коллекционные материалы научно-образовательного музейного центра «Биоразнообразие Севера» Института экологических проблем Севера УрО РАН и Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова. Суммарно обработано свыше 30 тыс. экземпляров шмелей. В итоге, инвентаризированы данные за полевые сезоны 1993–2013 гг.

Кроме того, исследованы коллекции Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва). По результатам их изучения получен фаунистический материал по некоторым районам Кольского п-ова и архипелагу Новая Земля.

Таким образом, настоящее исследование охватывает Мурманскую область, Республику Карелия, Архангельскую область и Ненецкий автономный округ (НАО) (рисунок 3.1). Список материала по диссертационной работе представлен в приложении 1. Данные по Республике Коми взяты из литературных источников (Седых, 1974; Долгин, Филиппов, 2010, 2012; Филиппов, Долгин, 2011).

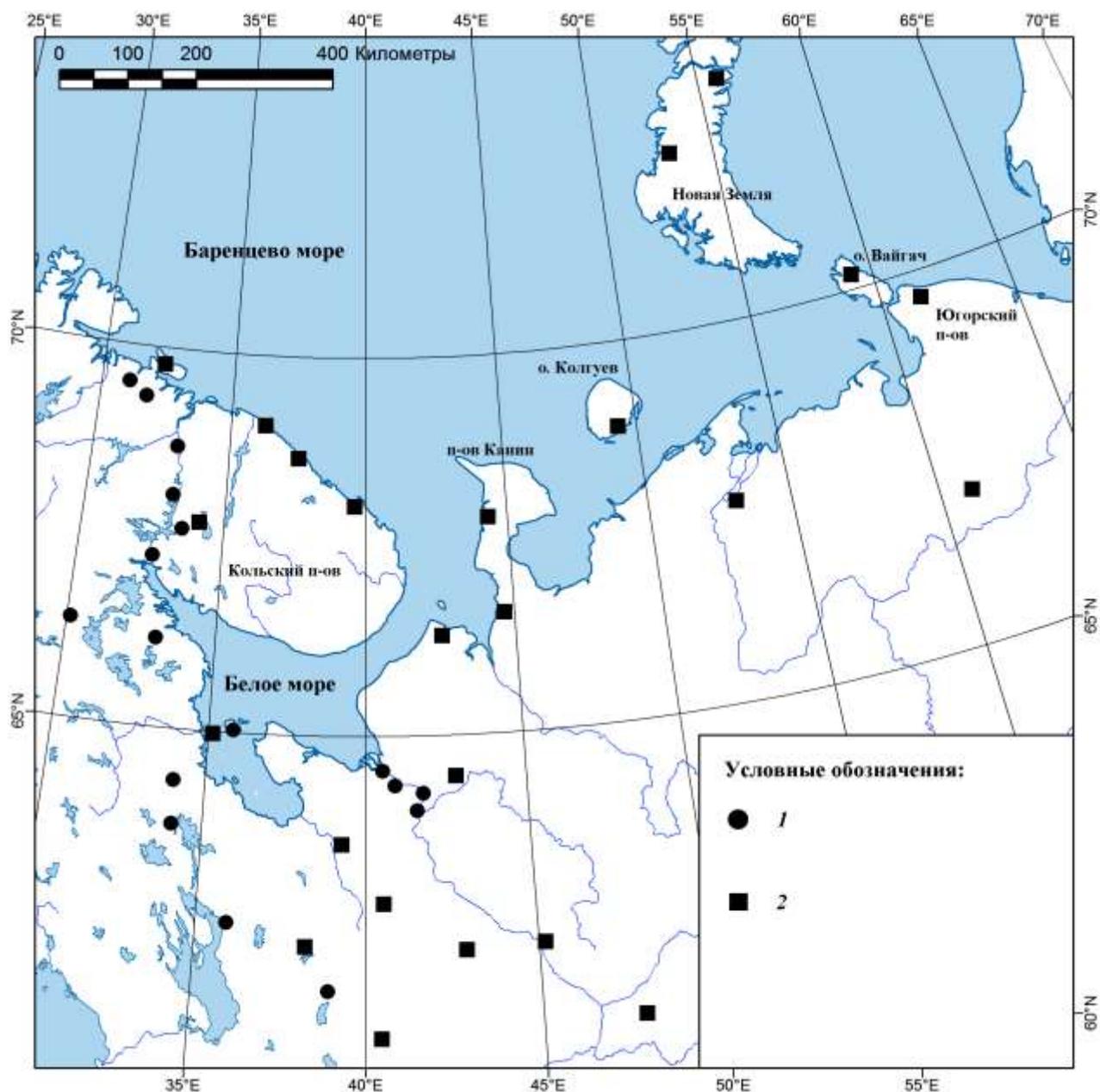


Рисунок 3.1. Карта-схема Европейского Севера России с обозначением основных мест сбора материала: 1 – собственные сборы, 2 – материалы музейных коллекций

Полевой сбор материала проводили путём безвыборочного вылова всех встреченных особей шмелей в исследуемых местообитаниях с помощью энтомологического сачка (Татаринов, Долгин, 2001). Такой сбор насекомых «на исчерпание популяции» (Песенко, 1972) позволяет сделать корректные выводы о соотношениях видов в составе группировок (Татаринов, Долгин, 2001; Подболоцкая, 2009). Указанный метод, благодаря которому можно получить случайные выборки, широко применяется в современных геоэкологических исследованиях (Песен-

ко, 1972, 1982; Татаринов, Долгин, 2001; Болотов, Колосова, 2006). Для корректности последующей математической обработки расчётов число особей в каждой выборке должно быть не менее 100 экземпляров (Песенко, 1982; Подболоцкая, 2009).

Полевые исследования проводили преимущественно в июле-августе – период, на который приходится пик развития шмелиных семей (Sladen, 1912; Alford, 1975; Prÿs-Jones, Corbet, 1987; Радченко, Песенко, 1994). Обычно учёты шмелей проводятся путём отлова особей на трансектах 100×2 м (Песенко, 1972; Alanen, 2009). Основная проблема, которая выявилась в ходе апробации метода – это неоднородность распределения кормовых растений по трансекте. В итоге, таким методом становится невозможно изучить распределение видов шмелей по тем или иным участкам, так как трансекта захватывает несколько растительных ассоциаций, обычно имеющих небольшую площадь. Например, площадь большинства сорно-рудеральных сообществ в наших исследованиях составляла в среднем 25 м^2 . При этом, на представленных энтомофильных растениях в этих сообществах концентрировалось большое число особей шмелей, что делает нецелесообразным проведение учёта шмелей на трансектах.

В результате, сборы шмелей, в большинстве случаев, проводили на отдельных учётных площадках. Исключением являлись тундровые местообитания, в которых нередко были возможны только маршрутные сборы на трансектах из-за низкого обилия шмелей. Размер учётных площадок зависел от площади растительной ассоциации, на которой производился сбор шмелей. Связь шмелей с энтомофильными растениями регистрировалась путём отлова особей на цветках. Для устранения различий в объёме выборок продолжительность сборов составляла 2 часа. В некоторых случаях, из-за низкой плотности шмелей время сборов увеличивалось.

Фаунистические сборы шмелей проводили без учёта приуроченности к растительным ассоциациям. Фиксировался только тип местообитания.

Растительные ассоциации (приложение 2) описывали в полевых условиях с использованием стандартных геоботанических методик (Воронов, 1973; Баталов и

др., 2005). В большинстве случаев составляли полные видовые списки сосудистых растений с использованием определительных ключей (Талиев, 1941; Скворцов, 2000; Киселёва и др., 2005; Шанцер, 2009). Названия растений приведены в соответствии с современной номенклатурой (Номенклатура ..., 2005; Шмидт, 2005; Annotated Checklist ..., 2013).

Таблица 3.1

Шкала оценки степени нарушенности растительного покрова (Лемеза, Джус, 2008)

Величина свободной от растений площади, %	Характеристика степени нарушенности растительного покрова	Баллы
Менее 2	Практически не нарушен	1
От 2 до 4	Незначительная	2
От 4 до 6	Умеренная	3
От 6 до 10	Повышенная	4
От 10 до 20	Довольно сильная	5
От 20 до 30	Сильная	6
От 30 до 50	Очень сильная	7
Более 50	Деструктивная	8

Для оценки уровня антропогенного преобразования местообитаний использовался показатель степени нарушенности растительного покрова, т.е. величина свободной от растений площади ключевого участка (Лемеза, Джус, 2008) (таблица 3.1). Для шмелей, в связи с особенностями их гнездования, особое значение для успешного развития семей имеет микрорельеф местности. В качестве мест устройства гнёзд шмелями обычно используются заброшенные норы мелких млекопитающих, пустоты под корнями деревьев и пней, небольшие ямки на поверхности почвы и т.д. (Радченко, Песенко, 1994). Закономерно, что урбанизация местности, приводящая к разрушению естественных местообитаний, негативно отражается на населении шмелей (McFrederick, LeBuhn, 2006). В силу этого, применение шкалы степени нарушенности растительного покрова более достоверно отражает влияние антропогенной нагрузки на группировки шмелей, чем использование широко распространённых коэффициентов синантропизации фитоценозов, по значениям которых определяются стадия и фаза антропогенной трансформации (Прокопьев, Рыбина, 2010).

Используемая в диссертационной работе шкала степени нарушенности рас-

тительного покрова (таблица 3.1) (Лемеза, Джус, 2008) дополнена балльными оценками, применяемыми, например, в шкале пастбищной дигрессии (Быков, 1978).

3.2. Методики камеральной обработки и статистического анализа данных

Виды шмелей определяли преимущественно на основе работ А. Løken (1973, 1984) и Д.В. Панфилова (1978). Кроме них использовались определительные ключи В. Pittioni (1939); G. Kruseman (1945); Т. Pawlikowski (1996); В.Г. Svensson (1973, 1979); Р.Н. Williams, L. Hernández (2000); Р.Н. Williams (2013). Определения уточняли по эталонным коллекциям Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Зоологического института АН Молдовы (Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei) (Кишинёв).

Латинские названия видов и подродов *Bombus*, их порядок расположения в тексте работы указаны в соответствии с каталогом мировой фауны Bombini (Williams, 1998, 2013).

Таблица 3.2
Пятибалльная логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов (Песенко, 1982)

Балл, a	Граница классового интервала		Словесная характеристика относительного обилия видов
	нижняя $n(a)_{\min}$	верхняя $n(a)_{\max}$	
1	1	$N^{0.2}$	Единично
2	$N^{0.2} + 1$	$N^{0.4}$	Мало
3	$N^{0.4} + 1$	$N^{0.6}$	Средне
4	$N^{0.6} + 1$	$N^{0.8}$	Много
5	$N^{0.8} + 1$	$N^1 = N$	Очень много

Примечание: N – число особей всех видов

Относительное обилие видов определяли по доле особей в сборах (в %) и по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко (1982) (таблица 3.2). Она позволяет работать с выборками объёмом не менее 100 экземпляров и широко

применяется в современных энтомологических исследованиях (Татаринов, Долгин, 2001; Подболоцкая, 2009). Согласно логарифмической шкале (таблица 3.2), доминирующие виды обладают 4–5 баллами обилия, виды с 3 баллами являются обычными, с 1–2 баллами – малочисленными (Болотов, Подболоцкая, 2003).

Для характеристики видового разнообразия топических группировок шмелей, помимо общего числа видов в выборках (S), применялись расчётные индексы (Мэгарран, 1992). Видовое разнообразие оценивалось с помощью индекса Шеннона (H') (на базе натурального логарифма) (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Кроме него, использовался индекс доминирования Бергера-Паркера (D_{B-P}), характеризующий роль численно преобладающих видов в выборке. Чем выше значения индекса разнообразия и ниже – доминирования, тем больше видовое разнообразие в данной выборке.

В работе применялось построение графиков видового богатства, рассчитанные по методу разрежения (Smith, van Belle, 1984; Мэгарран, 1992). Тестирование связи между числом видов шмелей и степенью нарушенности растительного покрова местообитаний проводили с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (Ивантер, Коросов, 2011).

Сходство между выборками оценивали на основе кластерного анализа. Исходные данные по числу особей шмелей в сборах предварительно подвергали струнной трансформации (chord transformation) (Legendre, Gallagher, 2001). Кластерный анализ проводили на основе евклидовой метрики, построение дендрограммы осуществляли методом Варда (Ward's method) (Пузаченко, 2004).

Для оценки общности между региональными фаунами применяли кластерный анализ методом невзвешенного попарного среднего (UPGA – Unweighted pair-group average) на основе индекса Жаккара ($I_j = a/(a + b)$) (Пузаченко, 2004).

Расчёты выполняли с использованием программных пакетов Past (Version 2.17), BioDiversity (N. McAleese) и Microsoft Excel.

ГЛАВА 4

ЗООГЕОГРАФИЯ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ РОССИИ

4.1. Таксономический состав фауны шмелей и её происхождение

В результате обработки собственных сборов за 2006–2012 гг. и изучения музейных коллекционных материалов на Европейском Севере России выявлено 36 видов шмелей (таблица 4.1) (Потапов, Колосова, 2012; Потапов и др., 2013а), которые относятся к 10 под родам.

Таблица 4.1

Видовой состав шмелей Европейского Севера России

№ п/п	Подрод	Вид	Тип ареала	
			Долготный	Зональ- ный
1	<i>Kallobombus</i> Dalla Torre, 1880	<i>B. (Kl.) soroensis</i> (Fabricius, 1777)	Es	Te
2	<i>Subterraneobombus</i> Vogt, 1911	<i>B. (St.) distinguendus</i> Morawitz, 1869	Tr	Te
3	<i>Megabombus</i> Dalla Torre, 1880	<i>B. (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	Tr	Te
4		<i>B. (Mg.) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	Tr	Te
5	<i>Thoracobombus</i> Dal- la Torre, 1880	<i>B. (Th.) laesus</i> Morawitz, 1875	Es	Sb
6		<i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	Es	Te
7		<i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776)	Es	Te
8		<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	Es	Te
9		<i>B. (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1906	Tr	Te
10		<i>B. (Th.) humilis</i> Illeger, 1806	Es	Sb
11		<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	Es	Te
12		<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	Tr	Bo
13		<i>Psithyrus</i> Lepeletier, 1832	<i>B. (Ps.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	Tr
14	<i>B. (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801)		Tr	Te
15	<i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837		Tr	At
16	<i>B. (Ps.) barbutellus</i> (Kirby, 1802)		Es	Te
17	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852		Tr	Bm
18	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sparre- Schneider, 1918)		Tr	Te
19	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepeletier, 1832)		Es	Te
20	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)		Tr	Te
21	<i>Pyrobombus</i> Dalla Torre, 1880	<i>B. (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)	Es	Ab
22		<i>B. (Pr.) monticola</i> Smith, 1849	Eu	Bm
23		<i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	Tr	Te

24		<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	Es	At
25		<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	Tr	At
26		<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854	Si	Bo
27	<i>Alpinobombus</i> Skorikov, 1914	<i>B. (Al.) polaris</i> Curtis, 1835	Ca	Ar
28		<i>B. (Al.) alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	Eu	Aa
29		<i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832	Ca	Ab
30		<i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1809	Ca	Ar
31	<i>Bombus</i> (sensu stricto) Dalla Torre, 1880	<i>B. (Bo.) sporadicus</i> Nylander, 1848	Si	Bo
32		<i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	Tr	At
33		<i>B. (Bo.) patagiatus</i> Nylander, 1848	Si	Bo
34	<i>Melanobombus</i> Dalla Torre, 1880	<i>B. (Ml.) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	Eu	Te
35		<i>B. (Ml.) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	Tr	Te
36	<i>Cullumanobombus</i> Vogt, 1911	<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skorikov, 1910	Si	Bo

Примечания. Используемые сокращения: Ca – циркумполярный, Tr – транспалеарктический, Eu – европейский, Es – евро-сибирский, Si – сибирский, Ar – арктический, Aa – аркто-альпийский, Ab – аркто-бореальный, At – аркто-температный, Bo – бореальный, Bm – борео-монтанный, Te – температурный, Sb – суббореальный.

Наибольшее число видов в фауне региона зарегистрировано из подродов *Thoracobombus* Dalla Torre, 1880 и *Psithyrus* Lepeletier, 1832 – по 8 видов в каждом. Шестью видами представлен подрод *Pyrobombus* Dalla Torre, 1880, четырьмя – *Alpinobombus* Skorikov, 1914. В подроде *Bombus* (sensu stricto) Dalla Torre, 1880 – 3 вида. По 2 вида входят в состав подродов *Megabombus* Dalla Torre, 1880 и *Melanobombus* Dalla Torre, 1880. Из подродов *Kallobombus* Dalla Torre, 1880, *Subterraneobombus* Vogt, 1911 и *Cullumanobombus* Vogt, 1911 в регионе исследований известно по одному виду. В целом, фауна шмелей Европейского Севера России составляет 30 % от фауны Палеарктики. Всего в Палеарктике насчитывается 120 видов шмелей (Williams, 2013).

Для определения общности фауны Европейского Севера России с другими регионами Северной и Восточной Европы проведено сравнение на основе коллекционных материалов и опубликованных фаунистических списков (таблица 4.2). Исследуемый регион подразделяется на 3 крупных физико-географических выдела (Исаченко, 1995). Первый включает северо-восток Русской равнины (в соответствии с административным делением принадлежит Республике Коми и Ненецкому автономному округу), который ограничен с востока

Уральским хребтом, а с запада – Тиманским кряжем (Татаринов, Долгин, 2001). Северо-запад Русской равнины (Архангельская область) начинается от Тиманского кряжа и тянется на запад вплоть до Балтийского щита. Третий выдел – Восточная Фенноскандия, соответствует Карелии, Финляндии и Мурманской области. Для сравнения выбраны хорошо изученные фауны Скандинавии, а также ряда регионов Восточной Европы – центра Русской равнины (Московская и Ярославская области) и востока Балтийской гряды вместе с Полесской низменностью (Литва, Беларусь, северные области Украины).

Таблица 4.2.

Фаунистический материал по регионам Северной и Восточной Европы

Регион	Число видов	Источники информации
северо-восток Русской равнины	33	Седых, 1974; Долгин, Филиппов, 2010, 2012; Колосова, Потапов, 2010а, 2010б, 2011а; Филиппов, Долгин, 2011; коллекционные материалы.
северо-запад Русской равнины	32	Болотов, Подболоцкая, 2003; Колосова, Болотов, 2004; Болотов, Колосова, 2006, 2007; Колосова, 2007; Природная среда ... 2007; Подболоцкая, 2009; Колосова, Подболоцкая, 2010; Потапов, 2010; Колосова, Потапов, 2011б; Колосова и др. 2011, 2012; Потапов, Колосова, 2012; Болотов и др., 2013; Потапов и др., 2013а; коллекционные материалы.
Восточная Фенноскандия	35	Фридолин, 1936; Elfving, 1960, 1968; Løken, 1973, 1984; Pekkarinen et al., 1981; Хумала, 1997, 2003, 2006; Яковлев и др., 1999; Хумала, Полевой, 1999, 2009; Söderman, Leinonen, 2003; Полевой и др., 2005; Полевой, Хумала, 2005; Leinonen et al., 2006; Потапов, Колосова, 2011; коллекционные материалы.
Скандинавский п-ов	36	Løken, 1973, 1984.
центр Русской равнины	37	Скориков, 1925; Левченко, 2009, 2010.
восток Балтийской гряды, Полесская низменность	27	Дабратворскі, 1928а, 1928б 1928в, 1929; Monsevičius, 1995; Мороз, 2009; Konovalova, 2010.

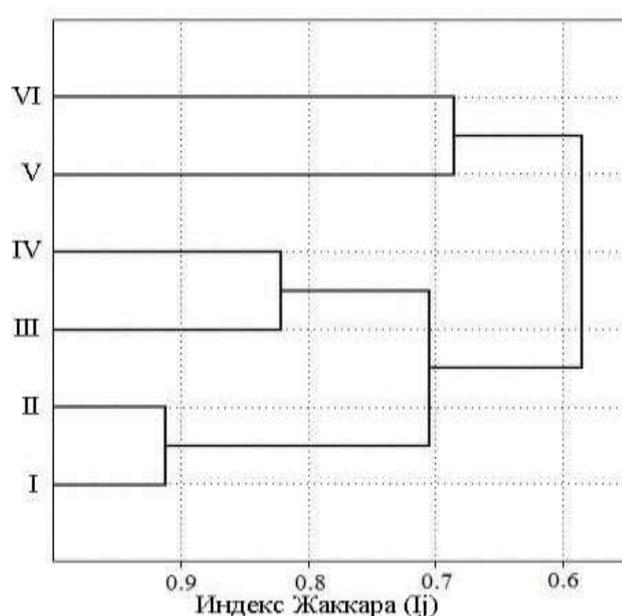


Рисунок 4.1. Дендрограмма сходства региональных фаун шмелей (метод UPGA): *I* – северо-запад Русской равнины, *II* – северо-восток Русской равнины, *III* – Восточная Фенноскандия, *IV* – Скандинавский п-ов, *V* – центр Русской равнины, *VI* – восток Балтийской гряды, Полесская низменность

Дендрограмма сходства региональных фаун шмелей (рисунок 4.1) указывает на общность ($I_j = 0,7$) между фаунами Европейского Севера России и Скандинавии. Фауны Литвы, Беларуси, Московской и Ярославской областей выделяются в отдельный кластер.

Близость фауны шмелей Европейского Севера России к скандинавской фауне обусловлена общей историей формирования биоты, увязанной с геологическими процессами. Видовой состав шмелей региона является отражением закономерностей фауногенеза в Северной Европе, для которого определяющим фактором было наличие Скандинавского покровного ледника, обусловившего миграционный характер биоты (Шварцман, Болотов, 2008).

Различия между североевропейскими региональными фаунами заключаются в следующем:

1) В Восточной Фенноскандии *B. subterraneus* и *B. sylvarum* отмечены только на юге Финляндии и Карельском перешейке (Söderman, Leinonen, 2003). По свидетельствам финских авторов (Pekkarinen et al., 1981), эти виды впервые

здесь зафиксированы в конце 1930-х годов. Их появление связывается с интенсивной культивацией *Trifolium pratense* L. в XX веке, способствовавшей распространению *B. subterraneus* и *B. sylvarum* в Восточную Фенноскандию через Карельский перешеек.

2) В тундровых экосистемах северо-востока Русской равнины закономерно отсутствие *B. monticola* и *B. alpinus*, ареал которых в регионе ограничен горными системами Скандинавии и Кольского п-ова (Løken, 1973; Svensson, 1979).

3) На Европейском Севере западная граница ареала *B. schrencki* не простирается дальше юго-востока Карелии, Карельского перешейка и юго-востока Финляндии (Хумала, 2006; Leinonen et al., 2006; Хумала, Полевой, 2009; Söderman, Leinonen, 2003). В остальных частях Карелии и Финляндии вид отсутствует (Söderman, Leinonen, 2003). Однако в Архангельской области и Республике Коми *B. schrencki* широко распространён (Болотов, Колосова, 2006; Потапов, Колосова, 2012; Потапов и др., 2013а). Сходное распространение в Северной Европе имеет целый ряд видов животных и растений, что, видимо, обусловлено особенностями послеледникового формирования их ареалов (Шварцман, Болотов, 2008).

Главные иммиграционные маршруты, которые сформировали фауну шмелей Европейского Севера России, являются следствием постгляциальных процессов (Løken, 1973). По современным данным (Шварцман, Болотов, 2008), в позднем плейстоцене (поздневалдайская ледниковая эпоха) Скандинавский покровный ледник не продвигался на восток далее Пинево-Кулойской низины. Не было ледникового покрова на п-ове Канин, в современной Малоземельской и Большеземельской тундре, в районах о-вов Колгуев, Новая Земля, Вайгач (Шварцман, Болотов, 2008). Характерной чертой позднего плейстоцена была общая регрессия Арктического океана. В итоге, вся мелководная часть шельфа была осушена, и береговая линия отступила на сотни километров к северу (Шварцман, Болотов, 2008). Свободный от Скандинавского ледника район был занят перигляциально-тундровой растительностью с кустарничково-моховыми

тундрами на севере, а также сочетанием тундровых группировок с берёзовым редколесьем на юге (Динамика..., 2002; Шварцман, Болотов, 2008).

Вероятнее всего, фауна шмелей Колгуева, Вайгача и Новой Земли сформировалась тогда, когда эти территории представляли собой часть суши. На этот же период, возможно, пришлось проникновение в регион циркумполярных видов шмелей (Колосова, Потапов, 2011а).

Эпоха потепления, связанная с интенсивной дегляциацией в Северном полушарии, определила повышение уровня океана, который достиг близких к современным значений (Шварцман, Болотов, 2008). Очевидно, произошла изоляция островных топических группировок шмелей от материковой части. К позднему голоцену в регионе сформировалась природная зональность, близкая к современной (Динамика..., 2002; Шварцман, Болотов, 2008).

4.2. Ареалогический состав фауны шмелей

Анализ ареалогического состава фауны шмелей проведён на основе материалов финских энтомологов (Pekkarinen, Teräs, 1993), базирующихся на классификации К.Б. Городкова (1984). В некоторых случаях применялись данные ряда работ отечественных авторов (Ефремова, 1991; Бывальцев, 2009).

Выявлено (рисунок 4.2, таблица 4.1), что по долготной составляющей в региональной фауне преобладают транспалеарктические виды (15 видов или 41,7 % фауны), на втором месте представлены евро-сибирские (11 видов, 30,6 %), 4 вида – сибирских (11,1 %), по 3 вида – циркумполярных и европейских (соответственно 8,3 % и 8,3 %) (Потапов и др., 2013а).

В широтном аспекте (рисунок 4.2, Таблица 4.1) 50 % фауны составляют виды с температурным распространением (18 видов). Меньше представлены бореальные (5 видов) и аркто-температные виды (4 вида) (13,8 % и 11,1 % соответственно). По 2 вида (5,6 %) – арктических, аркто-бореальных, борео-монтанных и суббореальных. Один вид аркто-альпийский (2,7 %).

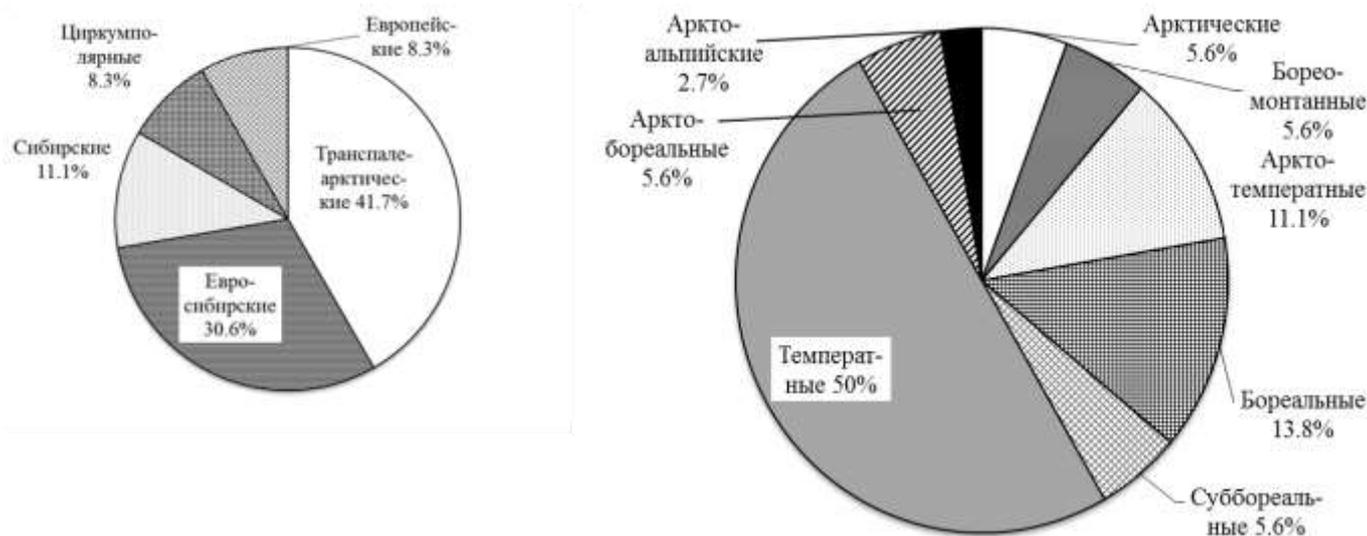


Рисунок 4.2. Распределение видов шмелей Европейского Севера России по типам ареалов

Основу фауны шмелей Европейского Севера России составляют виды, имеющие широкие ареалы. Их соотношение близко к таковому в Северной Европе (Pekkarinen, Teräs, 1993), что указывает на общность фаун. Различия связаны, прежде всего, в большей доле в скандинавской фауне европейских и суббореальных видов за счёт проникновения в Фенноскандию южного фаунистического элемента. В целом, результаты зоогеографического анализа являются отражением ландшафтно-зональной специфики изучаемой территории, протянувшейся широкой полосой от арктической тундры до границ средней тайги.

Обращает на себя внимание наличие в региональной фауне бореомонтанных *B. flavidus*, *B. monticola* и аркто-альпийского *B. alpinus*, приуроченных преимущественно к горным экосистемам. Ареалы *B. monticola* и *B. alpinus* в Северной Европе охватывают горные ландшафты Скандинавии и Кольского п-ова, а единственный район равнинной тундры, где они отмечены – это северная оконечность Кольского п-ова (Løken, 1973). *B. flavidus* кроме хвойных лесов пояса среднегорья, широко распространён и в материковой тайге.

Известно, что ареал наземных организмов характеризуется широтной, долготной и высотной составляющими (Городков, 1984). Например, *B. lapponicus*, кроме равнинных тундр, обычен и в горных системах Евразии (в Шотландии,

Португалии, Испании, Скандинавских странах, на Балканском п-ове, Апеннинах, в Альпах, Алтае, Памире, Тянь-Шане) (Dalla Torre, 1877; Pittioni, 1942; Løken, 1973). *B. balteatus*, *B. hyperboreus*, *B. polaris* встречаются в горных массивах Скандинавии, а *B. balteatus* ещё и в горах северо-запада Монголии (Pittioni, 1942; Løken, 1973).

Особенности ареалов тундровых видов обусловлены как определённым ландшафтным сходством равнинных и горных тундр, так и историческими связями их фаун (Чернов, Татарин, 2006). Эти сведения отражают исторические пути происхождения арктических видов шмелей, миграционные маршруты которых были приурочены к высокогорьям, и затем в силу сходства горных и равнинных тундр расселившихся в Субарктике (Скориков, 1922а; Pittioni, 1943; Hines, 2008).

Полизональные виды проявляют свою эврибионтность и в горах, заселяя их от подножья до высокогорий, поэтому высотная составляющая их ареала в этом случае не подчёркивается (Городков, 1984).

4.3. Зональное распределение видов шмелей

На Европейском Севере России при продвижении с юга на север достоверно прослеживается снижение уровня видового богатства с 30 видов шмелей в средней тайге до 3 видов в арктической тундре (приложение 3). Указанный тренд укладывается в общие закономерности зонального распределения наземных животных (Чернов, 1975).

Однако, обеднённость фаун шмелей типичной и арктической тундр на Европейском Севере вызвана ещё и островной изоляцией. Сходный эффект наблюдается, например, в Гренландии, где зафиксировано всего 2 вида шмелей: *B. hyperboreus*, *B. polaris* (Richards, 1927; Skorikov, 1937; Løken, 1973; Krombein, Hurd, 1979; Pape, 1986). Закономерно, что на материковой части Европейской Субарктики видовое богатство характеризуется большими величинами. Фауна шмелей типичных тундр Югорского п-ова (пос. Амдерма) богаче, чем фауна о-ва Вайгача и архипелага Новая Земля, и включает 9 видов (приложение 3).

По мнению Ю.И. Чернова и Л.Д. Пенева (1993), «такой дискретный показатель, как видовое богатство конкретных сообществ, флор и фаун, подвержен большому числу факторов, имеет стохастический характер и поэтому в гораздо меньшей степени пригоден для прогнозирования реакции биоты на широтное изменение климата. Если же при этом привлекаются и данные по количественной представленности видов в сообществах, то степень влияния не климатических факторов (биотопические особенности, популяционная динамика, биоценотические взаимодействия и др.) чрезвычайно возрастает». Лучше всего отражает пространственную изменчивость климата видовой состав конкретной таксономической группы (Чернов, Пенев, 1993).

Полученные нами материалы указывают на существование различий в видовом составе шмелей природных подзон. Сравнимые конкретные фауны (терминология Ю.И. Чернова (1975)) подразделяются на 3 группы (рисунок 4.3). Первая объединяет фауны средней и северной тайги, вторая – лесотундры и южной тундры, третья – типичной и арктической тундры.

Для построения дендрограммы использовались следующие материалы (приложение 3):

1) Средняя тайга: с. Ильинско-Подомское, с. Верхняя Тойма, г. Шенкурск, Геобиосферный стационар (ГБС) Ротковец, Кенозерский национальный парк, г. Мирный.

2) Северная тайга: низовья р. Северная Двина, Пинежский государственный заповедник, с. Большой Бор, Соловецкие о-ва.

3) Лесотундра: с. Несь, г. Нарьян-Мар.

4) Южная тундра: с. Койда, пос. Шойна, урочище Пымвашор.

5) Типичная тундра: пос. Амдерма, о-в Колгуев, о-в Вайгач.

6) Арктическая тундра: архипелаг Новая Земля.

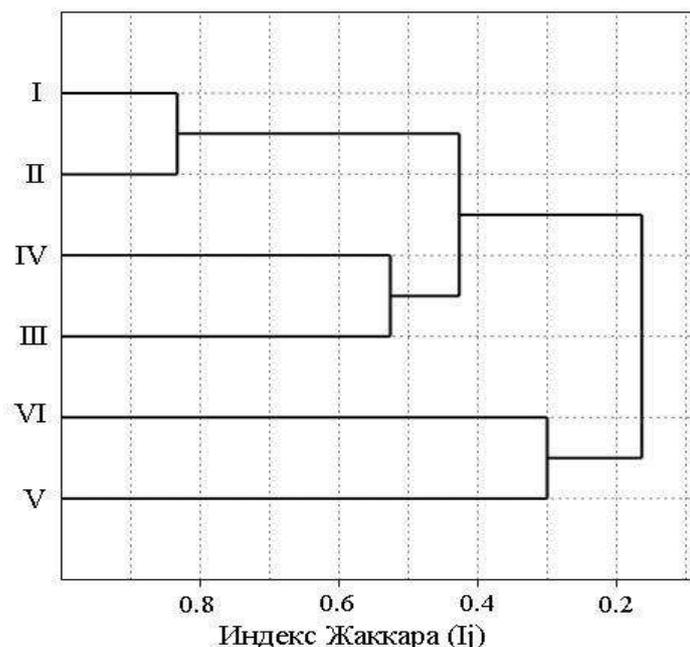


Рисунок 4.3. Дендрограмма сходства видового состава шмелей в 6 природных подзонах севера Восточно-Европейской равнины (метод UPGA): I – средняя тайга, II – северная тайга, III – лесотундра, IV – южная тундра, V – типичная тундра, VI – арктическая тундра

На уровне сходства $I_j = 0,2$ выделяется два кластера: 1-й объединяет конкретные фауны шмелей типичной и арктической тундр, а 2-й – остальных подзон. Данное распределение объясняется, главным образом, обеднённостью арктических фаун.

Вместе группируются на дендрограмме ($I_j = 0,53$) фауны южной тундры и лесотундры (рисунок 4.3). Их объединение закономерно из-за проникновения в эти подзоны большого числа видов из зоны тайги: *B. distinguendus*, *B. hortorum*, *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. schrencki*, *B. bohemicus*, *B. flavidus*, *B. norvegicus*, *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, *B. cingulatus*, *B. sporadicus*, *B. lucorum*, *B. sichelii*.

В северной и средней тайге отсутствуют представители тундровой фауны: *B. balteatus*, *B. polaris*, *B. hyperboreus*, *B. lapponicus*. Сходство видового состава шмелей между северной и средней тайгой на уровне $I_j = 0,83$ (рисунок 4.3). В северную тайгу не проникают *B. laesus*, *B. deuteronymus* и *B. campestris*, которые приурочены к южной тайге (Колесова, 2010).

В формировании климатических особенностей Европейского Севера России большое значение имеет воздействие Атлантического океана и его тёплого Северо-Атлантического течения (Мильков, Гвоздецкий, 1976), приводящее к изменению средней температуры воздуха в западно-восточном (меридиональном) направлении. Поэтому на широтную зональность накладывается другая географическая закономерность – меридиональная, обусловленная нарастанием континентальности климата в общем направлении с запада на восток (Исаченко, 1995). В итоге, в Восточной Фенноскандии граница таёжной зоны смещена на север, а тундровая зона занимает лишь узкую северо-восточную окраину Кольского п-ова, что является результатом влияния частых вторжений влажных атлантических воздушных масс и незамерзающего Баренцева моря (Исаченко, 1995).

Меридиональная дифференциация в распространении шмелей Европейского Севера России проанализирована с использованием метода широтных интервалов (Винарский и др., 2012). Территория региона была разделена на 4 широтных интервала, начиная от 62° и заканчивая 69° с.ш. В первый интервал вошли сборы с г. Мирный (62°45'N) и с. Пяльма (62°24'N), второй – с. Холмогоры (64°13'N) и пос. Пушной (64°23'N), третий – с. Несь (66°36'N) и пос. Лоухи (66°04'N), четвёртый – пос. Амдерма (69°45'N) и пос. Печенга (69°28'N). Видовой состав шмелей в представленных географических пунктах приведён в приложениях 3 и 4.

В первых двух широтных интервалах присутствуют только полизональные виды и виды, приуроченные к таёжной зоне. Отличия обнаруживаются, начиная с широты с. Несь – пос. Лоухи. Только в с. Несь зарегистрированы тундровые *B. lapponicus*, *B. balteatus*, что указывает на смещение на север зоны тайги в Восточной Фенноскандии.

Подводя итог проведённому этапу исследования можно отметить, что фауна шмелей Европейского Севера России, выявленная нами, насчитывает 36 видов. Количественно виды по административно-территориальным единицам распреде-

ляются следующим образом: Мурманская область – 19 видов, Республика Карелия – 29 видов, Архангельская область (без архипелага Новая Земля) – 31 вид, Ненецкий автономный округ – 20 видов, Новая Земля – 3 вида.

В региональной фауне преобладают транспалеарктические виды (41,7 % фауны), на втором месте представлены евро-сибирские (30,6 %), незначительно – сибирские (11,1 %), циркумполярные (8,3 %) и европейские (8,3 %). В широтном отношении 50 % фауны составляют виды с температурным распространением, меньше представлены бореальные (1,8 %) и аркто-температные виды (11,1 %), единичными видами – арктические, аркто-альпийские, аркто-бореальные, бореомонтанные и суббореальные.

Близость фауны шмелей Европейского Севера России к скандинавской фауне обусловлена общей геологической историей. Видовой состав шмелей региона является отражением закономерностей фауногенеза в Северной Европе, для которого определяющим фактором было наличие Скандинавского покровного ледника, обусловившего миграционный характер биоты.

Можно отметить, что вывлен отчётливый тренд уменьшения видового богатства шмелей в направлении от средней тайги к арктической тундре, который укладывается в общие закономерности зонального размещения наземных животных. Отмечены различия в видовом составе шмелей вдоль зонального градиента, проявляющиеся в изменении соотношения тундровых и таёжных видов в конкретных фаунах.

ГЛАВА 5

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ШМЕЛЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ РЕГИОНА

5.1. Структура и разнообразие топических группировок шмелей Европейского Севера России

Кольский полуостров

Выборки шмелей с Кольского п-ова были сделаны в 4-х географических пунктах (таблица 5.1). На каждом из участков было собрано от 109 до 161 экз. шмелей (всего 492 экз.) (таблица 5.2).

Таблица 5.1

Код и характеристика исследованных участков

Код	Район	Растительная ассоциация
I	пос. Печенга	Клеверник кульбабный
II	станция Магнетиты	Иван-чайников клеверно-пырейный
III	г. Оленегорск	Клеверник очанковый
IV	г. Апатиты	Клеверник льнянко-подорожниковый

Клеверник кульбабный (I). Находится в окрестностях пос. Печенга. Граничит с ивняками в долине р. Печенга, которые представляют собой типичные для северной части Кольского п-ова интразональные сообщества в гидроморфных условиях (Королева, 2006). Участок располагается у обочины грунтовой дороги на окраине песчаного карьера.

Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий (*Trifolium repens* L.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), кульбаба осенняя (*Scorzoneroidea autumnalis* (L.) Moench).

Иван-чайников клеверно-пырейный (II). Участок расположен у моста через р. Колу, в окрестностях станции Магнетиты. Окружён ивняками. Представляет собой иван-чайный луг на отвалах строительных отходов рядом с клеверным сообществом вдоль грунтовой дороги. Основные кормовые растения для шмелей: иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub), клевер ползучий.

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей в выборках на Кольском п-ове

Виды	Участки*							
	I		II		III		IV	
	<i>Id</i>	<i>B</i>	<i>Id</i>	<i>B</i>	<i>Id</i>	<i>B</i>	<i>Id</i>	<i>B</i>
<i>B. (St.) distinguendus</i>	-	-	-	-	-	-	0,9	1
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	-	-	-	-	-	-	0,9	1
<i>B. (Th.) veteranus</i>	-	-	-	-	-	-	1,8	1
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	10,5	3	0,9	1	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	0,6	1	-	-	0,9	1	-	-
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	1,9	1	-	-	15,2	3	-	-
<i>B. (Pr.) lapponicus</i>	2,5	2	3,7	2	1,8	1	-	-
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	0,6	1	4,6	2	-	-	0,9	1
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	0,6	1	2,8	1	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	55,9	5	49,1	5	58,0	5	1,8	1
<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	-	-	36,1	4	0,9	1	-	-
<i>B. (Al.) alpinus</i>	1,9	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Al.) balteatus</i>	1,9	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	3,7	2	0,9	1	0,9	1	3,7	1
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	19,9	4	1,9	1	22,3	4	90,0	5
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	161		109		112		110	
Число видов	11		8		7		7	
Индекс Шеннона, нит	1,42		1,24		1,14		0,46	
Индекс Бергера-Паркера, %	56		49		58		90	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.1; *Id* – доля особей вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

Клеверник очанковый (III). Участок (суходольный луг) находится на окраине г. Оленегорска в пределах старой промышленной зоны у обочины дороги. На современном этапе высокая антропогенная нагрузка, связанная с деятельностью предприятий, прекращена. Воздействие человека сводится только к пылевому загрязнению от проезжающего транспорта. Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, клевер луговой.

Клеверник льнянко-подорожниковый (IV). Участок расположен на окраине г. Апатиты и граничит с вторичными березняками. Антропогенная нагрузка связана с воздействием автотранспорта, т.к. исследуемое сообщество находится вблизи автодороги. Участок сильно антропогенно преобразован, имеет сложный микрорельеф за счёт образования искусственных насыпей. Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, клевер луговой, иван-чай узколистый.

Изученные таксоцены шмелей насчитывают от 7 до 11 видов (таблица 5.2). Графики видового богатства, рассчитанные по методу разрежения, показывают (рисунок 5.1), что уровень видового богатства сходен для группировок в местообитаниях юга и центра Кольского п-ова (II–IV), тогда как на севере (I) он оказался несколько выше. Значения индекса Шеннона во всех случаях достаточно низкие и не превышают 1,42 (таблица 5.2). Для материковой таёжной зоны это невысокие показатели (Болотов, Колосова, 2006). Доля наиболее обильного вида (индекс Бергера-Паркера) 49–90 %, что свидетельствует о наличии в составе таксоценов видов-супердоминантов (*B. jonellus*, *B. lucorum*).

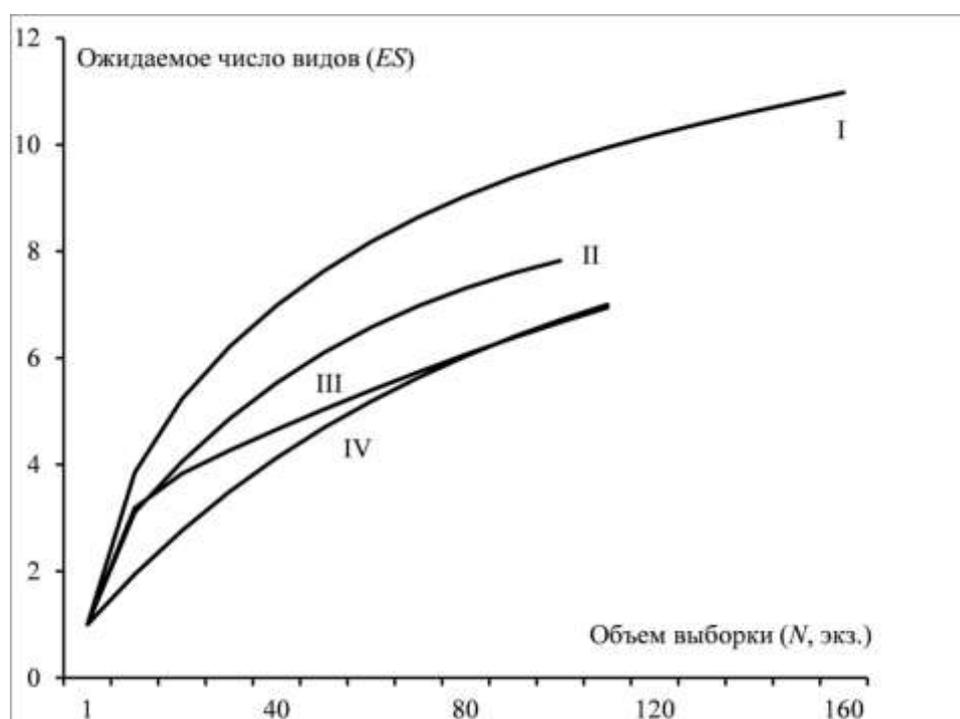


Рисунок 5.1. Кривые видового богатства таксоценов шмелей в экосистемах Кольского п-ова, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.1)

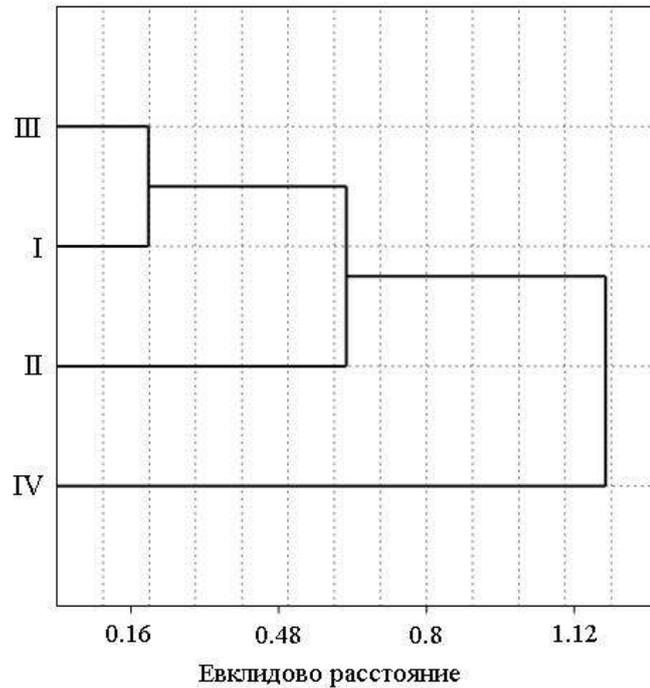


Рисунок 5.2. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксоценов шмелей в экосистемах Кольского п-ова (метод Варда) (обозначения участков см. в Таблице 5.1)

Дендрограмма (рисунок 5.2) объединяет группировки шмелей пос. Печенга (I), станции Магнетиты (II) и г. Оленегорск (III) за счёт доминирования в таксоценох *B. jonellus*. Своеобразна группировка в окрестностях г. Апатиты (IV) с резким преобладанием в таксоценое *B. lucorum* (90,0 % численного обилия).

На первом участке (клеверник кульбабный (I), пос. Печенга) насчитывается 11 видов шмелей. Преобладают *B. jonellus* и *B. lucorum* (5-й и 4-й баллы обилия соответственно), 75,8 % всех особей в сборах. К обычным видам с 3-м баллом обилия относится *B. pascuorum*. Редкие виды представлены единичными экземплярами *B. lapponicus*, *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. alpinus*, *B. balteatus*, *B. sporadicus*, а также клептопаразитическими *B. bohemicus*, *B. flavidus*. Суммарное обилие шмелей-кукушек в сборах менее 3 %.

На иван-чайновике клеверно-пырейном (II), станция Магнетиты выявлено 8 видов шмелей. Доминирующими являются 2 вида – *B. jonellus* (5-й балл обилия) и *B. cingulatus* (4-й балл), суммарно на них приходится 85,2 % численного обилия.

Обычные виды (3-й балл) отсутствуют. Остальные виды в группировке редкие, шмели-кукушки не зафиксированы.

Набор доминирующих видов на 3-м участке (клеверник очанковый (III), г. Оленегорск, всего в группировке 7 видов шмелей) идентичен таковому на 1-ом – *B. jonellus* и *B. lucorum*, на них приходится 80,3 % всех особей. Обычным является *B. flavidus* (3-й балл обилия). *B. bohemicus*, *B. lapponicus*, *B. cingulatus*, *B. sporadicus* редкие (1-й балл). Обилие клептопаразитических видов 16,1 %.

На клевернике льянко-подорожниковом (IV), г. Апатиты резко доминирует *B. lucorum* (90,0 % собранных особей). Остальные виды являются редкими, шмели-кукушки не встречены. В составе группировки 7 видов шмелей.

Карелия

Выборки шмелей были сделаны в 6 географических пунктах (таблица 5.3). На каждом из участков было собрано от 108 до 361 экз. шмелей (всего 1008 экз.) (таблица 5.4).

Таблица 5.3

Код и характеристика исследованных участков

Код	Район	Растительная ассоциация
I	д. Пяльма	Иван-чайниковик васильковый
II	г. Сегежа	Бодячник подорожниковый
III	пос. Пушной	Иван-чайниковик малиновый
IV	пос. Лоухи	Бодячник крапивный
V	оз. Паанаярви	Сосняк вересково-вороничный
VI	о-в Русский Кузов	1) Березняк марьяниково-вороничный 2) Овсяничник чиновый

Иван-чайниковик васильковый (I). Находится в пределах д. Пяльма. Располагается на берегу р. Пяльма на месте разрушенных строений. Участок граничит с влажным злаково-разнотравным лугом и вторичным берёзово-осиновым лесом. Антропогенная нагрузка выражается в основном в виде воздействия транспорта (запыление). Основные кормовые растения для шмелей: иван-чай узколистный, василёк луговой (*Centaurea jacea* L.).

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей
в выборках из Карелии

Виды	Участки*											
	I		II		III		IV		V		VI	
	<i>Id</i>	<i>B</i>										
<i>B. (Kl.) soroeensis</i>	0,3	1	-	-	0,9	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (St.) distinguendus</i>	-	-	5,6	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	-	-	0,9	1	0,9	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) ruderarius</i>	1,9	2	2,8	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) veteranus</i>	4,4	3	7,4	3	0,9	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	26,3	4	8,3	3	8,8	3	1,5	1	6,3	3	21,4	4
<i>B. (Th.) schrencki</i>	1,9	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	7,5	3	29,6	4	-	-	3,8	2	-	-	0,6	1
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	-	-	0,9	1	-	-	-	-	-	-	3,0	2
<i>B. (Ps.) norvegicus</i>	-	-	1,9	1	-	-	-	-	0,8	1	-	-
<i>B. (Ps.) sylvestris</i>	1,7	2	0,9	1	-	-	-	-	0,8	1	-	-
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	-	-	2,8	1	0,9	1	-	-	12,6	3	0,6	1
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	1,7	2	-	-	-	-	-	-	8,7	3	1,8	1
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	1,4	2	1,9	1	-	-	5,3	2	8,7	3	62,5	5
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	2,8	2	9,3	3	34,5	4	13,8	3	14,9	4	-	-
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	44,6	5	26,8	4	53,1	5	75,6	5	47,2	5	10,1	3
<i>B. (Ml.) lapidarius</i>	3,6	3	0,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Cu.) semenoviellus</i>	1,9	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	361		108		113		131		127		168	
Число видов	13		14		7		5		8		7	
Индекс Шеннона, нит	1,70		2,01		1,09		0,83		1,57		1,09	
Индекс Бергера-Паркера, %	45		30		53		76		47		63	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.3; *Id* – доля особей вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

Бодячник подорожниковый (II). Находится на окраине г. Сегежа. Участок примыкает к агрокультурным ландшафтам. Представляет собой разнотравно-злаковое сообщество по обочине грунтовой дороги, на свалке бытовых отходов. Основное кормовое растение для шмелей: бодяк полевой.

Иван-чайниковик малиновый (III). Участок располагается на месте разрушенных построек зверосовхоза пос. Пушной. Граничит с вторичным березняком. В настоящее время на участке сформировался достаточно стабильный и однородный растительный покров (площадь более 100 м²) с доминированием иван-чая. Основное кормовое растение для шмелей: иван-чай узколистый.

Бодячник крапивный (IV). Представляет собой разнотравно-злаковое сообщество по краю картофельного поля. Участок располагается вблизи пос. Лоухи на берегу оз. Паново. Основное кормовое растение для шмелей: бодяк полевой.

Сосняк вересково-вороничный (V). Участок располагается на территории Национального парка Паанаярви (берег оз. Паанаярви). Испытывает слабую рекреационную нагрузку. Представляет собой коренной таёжный ландшафт с преобладанием хвойных лесов. Основное кормовое растение для шмелей: вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hull).

Остров Русский Кузов (VI). Сборы проводились на 2-х участках:

1) Березняк марьянниково-вороничный занимает периферию острова на скальных породах. Подобные типы биоценозов (берёзовые криволесья) являются преобладающими на малых беломорских островах (Природная среда ..., 2007). Основные кормовые растения для шмелей: марьянник лесной (*Melampyrum sylvaticum* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.).

2) Овсяничник чиновый граничит с берёзовым криволесьем. Представляет собой приморский луг. В составе растительности доминирует овсяница овечья (*Festuca ovina* L.), чина приморская, льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* L.). Основные кормовые растения для шмелей: чина приморская (*Lathyrus maritimus* Bigel.), вероника длиннолистная (*Veronica longifolia* L.).

Таксоцены шмелей насчитывают от 5 до 14 видов (таблица 5.4). Судя по кривым видового богатства (рисунок 5.3), его уровень сходен для группировок III–VI, тогда как в группировках I и II он оказался несколько выше. Значения индекса Шеннона, как и в выборках с Кольского п-ова, довольно низкие (таблица 5.4). Значения индекса Бергера-Паркера составляют 30–76 %, что говорит о наличии в составе таксоценов видов-супердоминантов (*B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. jonellus*, *B. sporadicus*, *B. lucorum*).

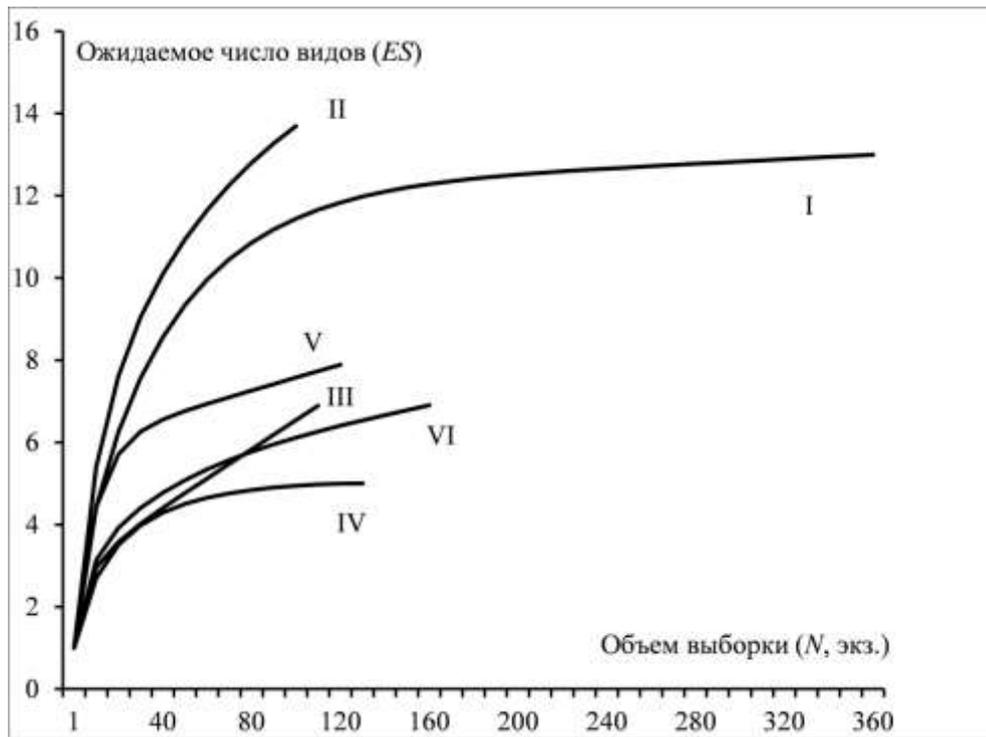


Рисунок 5.3. Кривые видового богатства таксоценов шмелей в экосистемах Карелии, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.3)

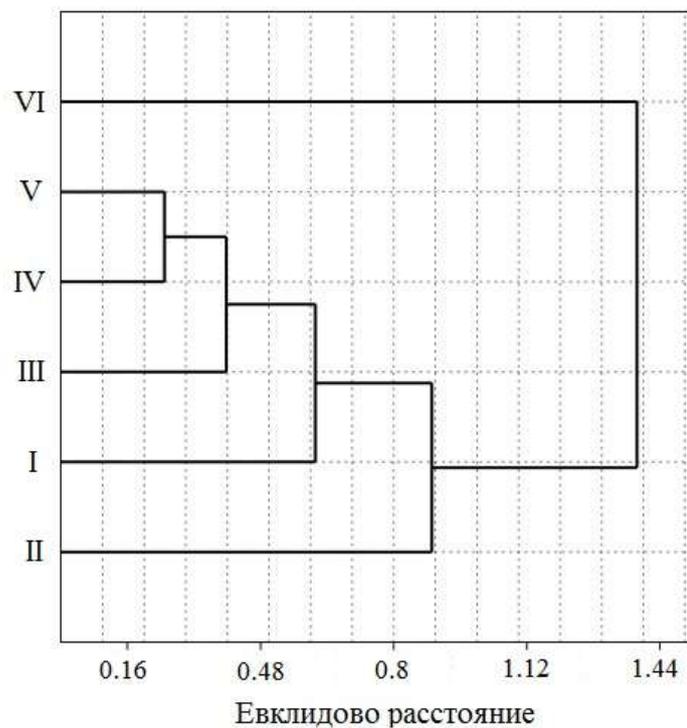


Рисунок 5.4. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксоценов шмелей в экосистемах Карелии (метод Варда) (обозначения участков см. в Таблице 5.3)

По результатам кластерного анализа (рисунок 5.4) выявлено, что среди изученных выборок специфична группировка шмелей о-ва Русский Кузов (VI) из-за доминирования *B. jonellus*, *B. pascuorum*. Остальные таксоны (доминант *B. lucorum*) объединяются во 2-й кластер, где наибольшее сходство выявлено между местообитаниями Северной Карелии (IV и V) (рисунок 5.4).

Иван-чайновик васильковый (I) (д. Пяльма) – насчитывается 13 видов шмелей. Доминируют *B. lucorum* и *B. pascuorum* (5-й и 4-й баллы обилия соответственно), на них приходится 70,9 % всех особей в сборах. Обычны *B. lapidarius*, *B. bohemicus*, *B. veteranus* (3-й балл). Остальные виды являются редкими. Отмечено 2 клептопаразитических вида: *B. bohemicus*, *B. sylvestris*, их суммарное относительное обилие 9,2 %.

На 2-ом участке (бодячник подорожниковый в окрестностях г. Сегежа) зарегистрировано 14 видов. В составе группировки преобладают *B. bohemicus* и *B. lucorum*, на каждый приходится 26–30 % суммарного обилия (4-й балл). Обычные виды в таксоценозе: *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. sporadicus*. Остальные малочисленны. Из шмелей-кукушек представлены *B. bohemicus*, *B. flavidus*, *B. norvegicus*, *B. sylvestris*, причём *B. bohemicus* входит в состав доминирующих видов. Их суммарное обилие довольно высокое и составляет 33,3 %.

Иван-чайновик малиновый (III), пос. Пушной – отмечено 7 видов. Доминируют эвритопные виды *B. lucorum*, *B. sporadicus* (суммарно 87,6 % обилия). Обычным является *B. pascuorum*, редкими видами – *B. soroeensis*, *B. hortorum*, *B. veteranus*, *B. hypnorum*. Шмели-кукушки отсутствуют.

На бодячнике крапивном, пос. Лоухи (IV) резко доминирует *B. lucorum* (75,6 %). Всего насчитывается 5 видов. *B. sporadicus* обычен (3-й балл обилия). *B. pascuorum*, *B. jonellus* – редкие, как и клептопаразитический вид *B. bohemicus* (3,8 %).

По набору доминирующих видов местообитание V (сосняк вересково-вороничный в Национальном парке Паанаярви) сходно с 3-м участком – *B. lucorum*, *B. sporadicus* (5-й и 4-й баллы соответственно). Отмечено 8 видов. К обычным видам с 3-м баллом обилия относятся *B. pascuorum*, *B. hypnorum*,

B. pratorum, *B. jonellus*. К редким относятся только 2 вида шмелей-кукушек: *B. norvegicus*, *B. sylvestris*. Суммарно доля клептопаразитов составляет менее 2 %.

На острове Русский Кузов (VI) (7 видов) доминируют *B. jonellus* и *B. pascuorum*, на них приходится 83,9 % суммарного обилия (5-й и 4-й баллы). *B. lucorum* относится к категории обычных видов. Редкими являются *B. hypnorum*, *B. pratorum*, а также клептопаразиты *B. bohemicus*, *B. flavidus*. Доля клептопаразитов составляет 3,6 %.

Северо-запад Русской равнины

Выборки шмелей на северо-западе Русской равнины сделаны в 5 географических пунктах (таблица 5.5). На каждом из участков было собрано от 128 до 205 экз. шмелей (всего 883 экз.) (таблица 5.6). Местообитания низовьев р. Северная Двина рассмотрены отдельно.

Таблица 5.5

Код и характеристика исследованных участков

Код	Район	Растительная ассоциация
I	д. Дуплиха	Клеверник васильково-ястребинковый
II	оз. Святое	Овсянничник ежово-тминовый
III	г. Мирный	Бодячник клеверно-короставниковый
IV	г. Мирный	Иван-чайновик гераниевый
V	станция Илес	Клеверник ястребинковый

Клеверник васильково-ястребинковый (I). Располагается в окрестности д. Дуплиха, в 100 м от грунтовой дороги. Участок представляет собой суходольный разнотравно-злаковый луг, с доминированием клевера среднего (*Trifolium medium* L.), василька лугового, ястребинки зонтичной (*Hieracium umbellatum* L.), ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.). Воздействие человека сводится только к пылевому загрязнению от проезжающего транспорта. Основные кормовые растения для шмелей: василёк луговой, клевер средний (*Trifolium medium* L.).

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей
в выборках на северо-западе Русской равнины

Виды	Участки*									
	I		II		III		IV		V	
	<i>Id</i>	<i>B</i>								
<i>B. (Kl.) soroeensis</i>	7,8	3	10,5	3	12,5	3	3,3	2	-	-
<i>B. (St.) distinguendus</i>	1,0	1	-	-	6,3	3	0,4	1	2,3	2
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	-	-	3,0	2	3,1	2	0,4	1	0,6	1
<i>B. (Mg.) consobrinus</i>	0,5	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) muscorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	2
<i>B. (Th.) ruderarius</i>	7,8	3	15,7	4	1,6	1	-	-	-	-
<i>B. (Th.) veteranus</i>	18,0	4	15,7	4	3,1	2	-	-	-	-
<i>B. (Th.) deuteronymus</i>	-	-	11,2	3	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) humilis</i>	0,5	1	3,0	2	1,6	1	-	-	-	-
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	1,5	1	5,2	2	18,0	4	19,0	4	34,1	4
<i>B. (Ps.) rupestris</i>	13,6	4	0,7	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) campestris</i>	1,0	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	0,5	1	-	-	0,8	1	8,6	3	4,6	2
<i>B. (Ps.) barbutellus</i>	0,5	1	-	-	0,8	1	3,3	2	-	-
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	0,5	1	0,7	1	-	-	-	-	2,3	2
<i>B. (Ps.) norvegicus</i>	-	-	-	-	-	-	0,8	1	0,6	1
<i>B. (Ps.) quadricolor</i>	0,5	1	-	-	0,8	1	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	-	-	3,0	2	15,5	4	9,1	3	4,6	2
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	-	-	-	-	6,3	3	45,2	5	12,1	3
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	0,5	1	-	-	-	-	0,4	1	16,8	4
<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	-	-	-	-	-	-	2,1	2	7,5	3
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	4,4	3	0,7	1	5,5	2	0,4	1	1,2	1
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	19,0	4	11,2	3	8,6	3	6,2	3	8,7	3
<i>B. (Ml.) sichelii</i>	5,9	3	6,7	3	-	-	-	-	2,3	2
<i>B. (Ml.) lapidarius</i>	10,6	3	11,2	3	14,7	4	0,8	1	-	-
<i>B. (Cu.) semenoviellus</i>	5,9	3	1,5	1	0,8	1	-	-	-	-
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	205		134		128		243		173	
Число видов	19		15		16		14		14	
Индекс Шеннона, нит	2,34		2,38		2,36		1,75		2,07	
Индекс Бергера-Паркера, %	19		16		18		45		34	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.5; *Id* – доля особей вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

Овсянничник ежево-тминовый (II). Располагается вблизи оз. Святое. Основу травостоя исследуемого участка (суходольный разнотравно-злаковый луг) составляет ежа сборная, овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), тмин обыкновенный (*Carum carvi* L.). Антропогенное воздействие не выражено. Основные

кормовые растения для шмелей: бодяк полевой, василёк луговой, горошек мышиный (*Vicia cracca* L.).

Бодячник клеверно-короставниковый (III). Участок находится в окрестности г. Мирный. Представляет собой суходольный злаково-разнотравный луг у оз. Плесцы вблизи агрокультурных ландшафтов. Основные кормовые растения для шмелей: бодяк полевой, клевер луговой, клевер ползучий.

Иван-чайновик гераниевый (IV). Участок располагается по краю ельника травяного в окрестности г. Мирный, на противоположной от города стороне оз. Плесцы. Антропогенное воздействие сводится к слабой рекреационной нагрузке. Основные кормовые растения для шмелей: иван-чай узколистный, герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.).

Клеверник ястребинковый (V). Участок (на станции Илес) расположен по краю вторичного березняка. Опущечный луг, находится у грунтовой дороги, антропогенное воздействие сводится к слабой рекреационной нагрузке. Основные кормовые растения для шмелей: клевер луговой, клевер ползучий, ястребинка обыкновенная (*Hieracium vulgatum* Fries).

Исследованные группировки шмелей насчитывают от 14 до 19 видов (таблица 5.6). Графики видового богатства, рассчитанные по методу разрежения, показывают (рисунок 5.5), что наиболее высокий уровень видового богатства отмечен для группировки I, тогда как для других изученных группировок (II–V) он несколько ниже. По сравнению с выборками из Кольского п-ова и Карелии характерны достаточно высокие значения индекса Шеннона (I–III) (таблица 5.6), что связано с большим числом отмеченных здесь видов и их высокой выравненностью по обилию. Исключением являются таксоцены IV и V.

Наличие видов-супердоминантов (*B. pratorum*, *B. pascuorum*) обнаруживается только в окрестности г. Мирный (участок IV) и станции Илес (участок V), для остальных изученных участков это не выявлено (значения индекса Бергера-Паркера: 16–19 %).

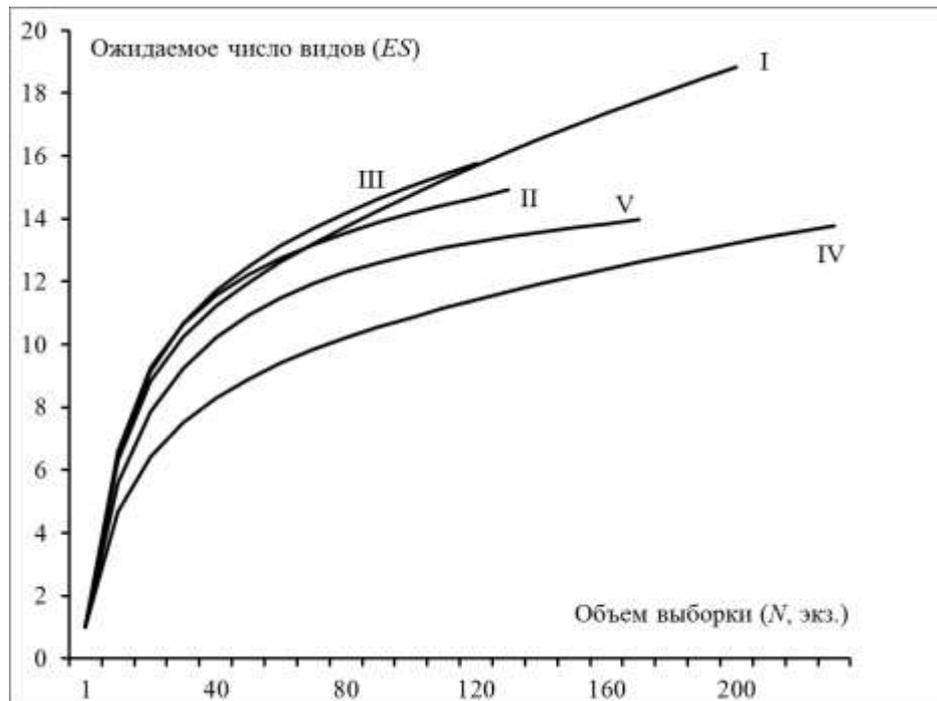


Рисунок 5.5. Кривые видового богатства таксоценов шмелей в экосистемах северо-запада Русской равнины, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.5)

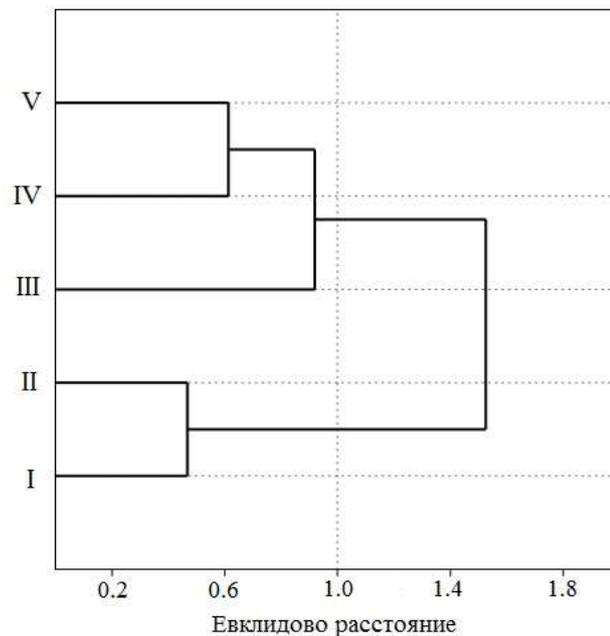


Рисунок 5.6. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксоценов шмелей в экосистемах северо-запада Русской равнины (метод Варда) (обозначения участков см. в Таблице 5.5)

Изученные группировки шмелей северо-запада Русской равнины распределяются на два кластера (рисунок 5.6): в 1-й входят топические группировки юга Архангельской области (Коношский р-он: д. Дуплиха (I) и оз. Святое (II)), 2-й объединяет группировки шмелей центра и севера региона: г. Мирный (III, IV), станция Илес (V).

На 1-ом из исследованных участков (клеверник васильково-ястре-бинковый, д. Дуплиха) отмечено 19 видов шмелей. Доминируют *B. lucorum*, *B. veteranus* и клептопаразит *B. rupestris* (каждый с 4-м баллом обилия, суммарно на них приходится 50,6 % всех особей в сборах). К обычным видам с 3-м баллом обилия относятся *B. soroeensis*, *B. ruderarius*, *B. sporadicus*, *B. sichelii*, *B. lapidarius*, *B. semenoviellus*. Остальные виды шмелей малочисленны. К ним относятся и шмели-кукушки, за исключением *B. rupestris*, входящего в состав доминирующих видов в составе группировки. Суммарно доля клептопаразитов составляет 16,6 %.

На 2-ом участке (овсяничник ежево-тминовый, берег оз. Святое) насчитывается 15 видов. В составе группировки преобладают *B. ruderarius* и *B. veteranus* (4-й балл, на них приходится 31,4 % суммарного обилия). Обычными видами являются *B. soroeensis*, *B. deuteronymus*, *B. lucorum*, *B. sichelii*, *B. lapidarius*. Мало-численны *B. hortorum*, *B. humilis*, *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. sporadicus*, *B. semenoviellus*, а также 2 клептопаразита (*B. rupestris*, *B. flavidus* – суммарное обилие менее 1,5 %).

Бодячник клеверно-короставниковый (III) – отмечено 16 видов. Доминанты *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. lapidarius* (4-й балл обилия для каждого вида), сум-марно на них приходится 48,2 % всех особей в сборах. К обычным видам относят-ся *B. soroeensis*, *B. distinguendus*, *B. pratorum*, *B. lucorum*. Редкими являются *B. hortorum*, *B. ruderarius*, *B. veteranus*, *B. humilis*, *B. sporadicus*, *B. semenoviellus* и 3 вида шмелей-кукушек – *B. bohemicus*, *B. barbutellus*, *B. quadricolor*. Доля *Psithyrus* в сборах составляет 2,4 %.

Иван-чайновик гераниевый (IV) – на участке зарегистрировано 14 видов шмелей. В группировке доминируют *B. pratorum* (5-й балл) и *B. pascuorum* (4-й балл), 64,2 % всех особей в сборах. Обычны *B. hypnorum*, *B. lucorum* и клептопа-

разит *B. bohemicus*. Остальные виды шмелей малочисленны. За исключением *B. bohemicus*, шмели-кукушки редки – *B. barbutellus*, *B. norvegicus*. Суммарное обилие клептопаразитов в сборах 12,7 %.

На 5-ом участке (клеверник ястребинковый, станция Илес) насчитывается 14 видов шмелей. Преобладают 2 вида – *B. pascuorum* и *B. jonellus*, каждый с 4-м баллом обилия, суммарно на них приходится 50,9 % всех особей в сборах. К категории обычных видов относятся *B. pratorum*, *B. cingulatus*, *B. lucorum*. Редкими являются все остальные виды в таксоцено, в том числе и клептопаразитические *B. bohemicus*, *B. flavidus*, *B. norvegicus*. Доля клептопаразитов составляет 7,5 %.

Низовья реки Северная Двина

Выборки шмелей в низовьях р. Северная Двина сделаны на 18 участках (таблица 5.7). На каждом из них было собрано от 100 до 181 экз. шмелей (всего 2456 экз.) (таблица 5.8).

Исследованные растительные ассоциации низовьев р. Северная Двина на основе геоботанических описаний подразделены на несколько типов: клеверные луга (I–IV), разнотравные луга (V–IX), иван-чайные залежи (X–XII), агрокультурные ландшафты (XIII–XVI), малонарушенные сообщества (XVII, XVIII) и вырубка на участках лесопользования (XIX).

Таксоцены шмелей клеверных лугов

Клеверные луга представлены в низовьях Северной Двины на антропогенно-нарушенных участках ландшафта, чаще всего, в местах бывшего сельскохозяйственного природопользования. Основу травостоя составляют клевер ползучий и клевер луговой.

Код и характеристика исследованных участков

Код	Район	Растительная ассоциация
I	с. Холмогоры	Клеверник чертополохово-подорожниковый
II	с. Холмогоры	Клеверник подорожниковый
III	о-в Куростров	Клеверник бедреницевый
IV	о-в Тиноватик	Клеверник погремковый
V	дорога на Усть-Пинегу	Василёчник овсяницевый
VI	о-в Кего	Бодячник пырейный
VII	пос. Талаги	Бодячник крапивно-тимофеевковый
VIII	пос. Рикасиха	Бодячник чистецово-тимофеевковый
IX	о-в Кего	Лядвенечник клеверный
X	о-в Краснофлотский	Иван-чайновик пижмовый
XI	о-в Тиноватик	Иван-чайновик тимофеевко-пырейный
XII	о-в Чубола	Иван-чайновик щучковый
XIII	о-в Острова	Бодячник чистецово-мятный
XIV	о-в Андрианов	Бодячник осотово-пырейный
XV	станция Илес	—
XVI	г. Архангельск	Недотроговник крапивный
XVII	о-в Кулья	Мятник ивняковый
XVIII	1) о-в Чубола, 2) пос. Беричёво, 3) пос. Талаги, 4) пос. Рикасиха, 5) о-в Острова	Осоковник дербенниковый
XIX	пос. Луковецкий	Клеверник мятликовый

Примечание: знаком «—» отмечен агроценоз станции Илес, где проводились маршрутные сборы.

Клеверник чертополохово-подорожниковый (I). Находится при въезде в с. Холмогоры. Представляет собой злаково-разнотравный луг небольшой площади вдоль обочины поселковой дороги. Участок имеет сложный микрорельеф. Антропогенная нагрузка сводится к воздействию автотранспорта (запыление) и вытаптыванию. Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, клевер луговой.

Клеверник подорожниковый (II). Расположен при въезде в с. Холмогоры, на небольшом расстоянии от автомагистрали. Участок представляет собой суходольный клеверный луг, сформировавшийся в результате сельскохозяйственной деятельности (находится по краю картофельного поля). Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, клевер луговой.

Клеверник бедреницевый (III). Находится на о-ве Куростров (Холмогорский район Архангельской области), в 1 км от с. Ломоносово. Участок располо-

жен вдоль обочины грунтовой дороги. Представляет собой открытый суходольный луг. Воздействие человека выражено только в виде пылевого загрязнения от проезжающего транспорта. Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, клевер луговой.

Клеверник погремковый (IV). Располагается на берегу о-ва Тиноватик (дельта р. Северная Двина), в окрестностях пос. Нижнее Рыболово, вдоль грунтовой дороги. Несмотря на прибрежное положение участка, исследуемый фитоценоз не является естественным пойменным лугом, а представляет собой суходольный луг (переходный к сорно-рудеральному сообществу), сформировавшийся в результате хозяйственной деятельности человека. Основные кормовые растения для шмелей: клевер ползучий, погремок малый (*Rhinanthus minor* L.).

Таксоцены шмелей клеверных лугов насчитывают от 6 до 14 видов (группировки I–IV, Таблица 5.8). Графики видового богатства показывают (рисунок 5.7), что уровень видового богатства сходен для группировок I, III и IV, тогда как для таксоцены II он оказался почти в 2 раза ниже. Кроме того, для таксоцены II выявлено наиболее низкое среди группировок шмелей клеверных лугов значение индекса Шеннона (0,43) и высокое Бергера-Паркера (91 %) (таблица 5.8), свидетельствующее о резком доминировании в составе таксоцены *B. lucorum*. В целом, по сравнению с северо-западом Русской равнины, для выборок шмелей клеверных лугов низовьев Северной Двины характерны достаточно низкие значения индекса Шеннона.

Клеверник чертополохово-подорожниковый (I) (с. Холмогоры) – насчитывается 14 видов шмелей. Доминируют *B. hypnorum*, *B. sichelii* и клептопаразит *B. rupestris* (4-ые баллы обилия), суммарно на них приходится 42,6 % всех особей в сборах. Обычные виды (3-й балл) – *B. soroeensis*, *B. bohemicus*, *B. lucorum*. Остальные виды редкие. Отмечено 4 вида шмелей-кукушек – *B. rupestris*, *B. bohemicus*, которые входят в состав массовых видов в группировке, тогда как *B. barbutellus*, *B. flavidus* малочисленны. Суммарное обилие клептопаразитических видов – 24,8 %.

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей в выборках из низовьев р. Северная Двина

Виды	Участки*																	
	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX	
	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B	Id	B
<i>B. (Kl.) soroeensis</i>	8,9	3	-	-	11,7	3	-	-	7,4	3	1,0	1	12,4	3	-	-	0,9	1
<i>B. (St.) distinguendus</i>	1,2	1	0,9	1	-	-	1,4	1	0,6	1	-	-	7,1	3	3,7	2	1,8	1
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	4,7	2	-	-	-	-	12,5	3	0,6	1	1,0	1	-	-	41,1	5	2,7	1
<i>B. (Mg.) consobrinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	1	-	-
<i>B. (Th.) muscorum</i>	-	-	-	-	-	-	0,7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) ruderarius</i>	2,4	2	3,5	2	4,2	2	-	-	0,6	1	-	-	-	-	-	-	1,8	1
<i>B. (Th.) veteranus</i>	1,8	1	1,8	1	3,3	2	9,0	3	-	-	5,0	2	10,0	3	14,0	3	1,8	1
<i>B. (Th.) humilis</i>	-	-	-	-	0,8	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	-	-	-	-	1,7	1	2,1	1	-	-	-	-	1,2	1	11,2	3	1,8	1
<i>B. (Th.) schrencki</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	1	-	-
<i>B. (Ps.) rupestris</i>	17,1	4	-	-	33,3	4	-	-	18,2	4	3,0	1	-	-	1,0	1	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	5,9	3	-	-	15,0	3	0,7	1	19,3	4	10,0	3	2,4	2	6,5	3	-	-
<i>B. (Ps.) barbutellus</i>	0,6	1	-	-	6,7	3	-	-	0,6	1	-	-	-	-	1,9	1	-	-
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	1,2	1	-	-	-	-	-	-	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) quadricolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	17,1	4	0,9	1	0,8	1	0,7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	-	-	-	-	-	-	0,7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	0,6	1	-	-	-	-	1,4	1	-	-	1,0	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,7	1	-	-	1,8	1	-	-	-	-
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	6,5	3	91,2	5	3,3	2	50,0	5	22,7	4	33,0	4	47,3	5	2,8	1	87,4	5
<i>B. (Ml.) sichelii</i>	28,4	4	1,7	1	15,9	4	20,8	4	23,8	4	43,0	5	15,4	4	9,3	3	1,8	1
<i>B. (Cu.) semenoviellus</i>	3,6	2	-	-	3,3	2	-	-	3,9	2	3,0	1	2,4	2	6,5	3	-	-
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	169		114		120		144		176		100		169		107		111	
Число видов	14		6		12		11		12		9		9		12		8	
Индекс Шеннона, нит	2,11		0,43		1,99		1,49		1,84		1,46		1,62		1,89		0,62	
Индекс Бергера-Паркера, %	28		91		33		50		24		43		47		41		87	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.7; Id – доля особей вида в сборах, %; B – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

Таблица 5.8 (продолжение)

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей в выборках из низовьев р. Северная Двина

Виды	Участки*																			
	X		XI		XII		XIII		XIV		XV		XVI		XVII		XVIII		XIX	
	<i>Id</i>	<i>B</i>																		
<i>B. (Kl.) soroeensis</i>	6,6	3	4,8	2	0,8	1	2,8	1	1,8	1	-	-	-	-	3,3	2	12,1	3	-	-
<i>B. (St.) distinguendus</i>	4,9	3	21,4	4	2,4	1	2,8	1	-	-	-	-	-	-	0,7	1	3,4	2	-	-
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	-	-	7,1	3	9,6	3	29,6	4	-	-	15,1	4	97,2	5	0,7	1	12,9	3	-	-
<i>B. (Mg.) consobrinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,9	1	-	-
<i>B. (Th.) muscorum</i>	-	-	-	-	3,2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,6	1	-	-
<i>B. (Th.) ruderarius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) veteranus</i>	30,9	4	9,5	3	0,8	1	13,0	3	-	-	1,2	1	-	-	3,3	2	18,1	4	-	-
<i>B. (Th.) humilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	1	-	-	-	-
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	-	-	3,2	2	-	-	-	-	-	-	6,4	3	1,9	1	-	-	19,8	4	3,9	2
<i>B. (Th.) schrencki</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	1
<i>B. (Ps.) rupestris</i>	1,1	1	-	-	-	-	12,0	3	25,9	4	-	-	-	-	26,2	4	1,7	1	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	23,2	4	1,6	1	-	-	2,8	1	5,4	3	-	-	-	-	4,7	2	0,9	1	-	-
<i>B. (Ps.) barbutellus</i>	3,9	2	-	-	-	-	1,9	1	-	-	-	-	-	-	2,0	1	2,6	1	-	-
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	1
<i>B. (Ps.) quadricolor</i>	-	-	-	-	-	-	0,9	1	-	-	-	-	-	-	2,0	1	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) sylvestris</i>	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	0,6	1	4,0	2	1,6	1	-	-	-	-	53,5	5	0,9	1	-	-	1,7	1	-	-
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	-	-	1,6	1	-	-	-	-	-	-	7,5	3	-	-	-	-	-	-	11,7	3
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	0,6	1	3,9	2	4,8	2	-	-	-	-	3,5	2	-	-	-	-	-	-	40,8	5
<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,1	2	-	-	-	-	-	-	27,2	4
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	-	-	-	-	0,8	1	-	-	-	-	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	13,8	4	40,5	5	71,2	5	23,1	4	7,8	3	4,6	2	-	-	7,4	3	10,3	3	12,6	3
<i>B. (Ml.) sichelii</i>	11,0	3	1,6	1	4,0	2	10,2	3	41,6	5	3,5	2	-	-	41,6	5	12,1	3	-	-
<i>B. (Cu.) semenoviellus</i>	2,8	2	0,8	1	0,8	1	0,9	1	17,5	4	-	-	-	-	7,4	3	0,9	1	-	-
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	181		126		125		108		166		172		108		149		116		103	
Число видов	12		12		11		11		6		10		3		12		14		7	
Индекс Шеннона, нит	1,91		1,86		1,16		1,91		1,45		1,58		0,14		1,73		2,21		1,51	
Индекс Бергера-Паркера, %	31		40		71		30		42		53		97		42		20		41	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.7; *Id* – доля особей вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

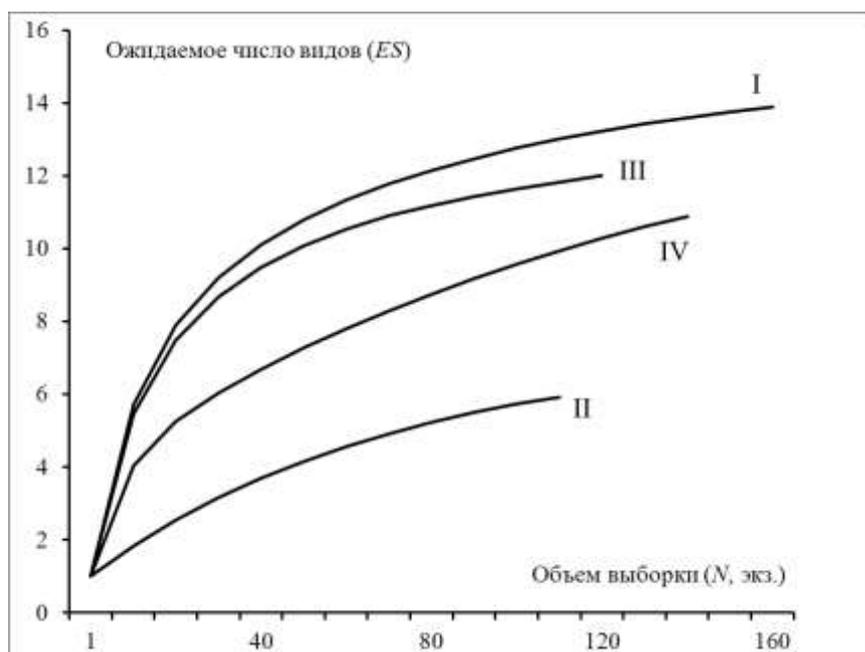


Рисунок 5.7. Кривые видового богатства таксоценов шмелей клеверных лугов в низовьях р. Северная Двина, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

Клеверник подорожниковый (II) (с. Холмогоры) – отмечено 6 видов. В группировке резко преобладает *B. lucorum* (91,2 % обилия, 5-й балл). *B. distinguendus*, *B. ruderarius*, *B. veteranus*, *B. hypnorum*, *B. sichelii* малочисленны. Клептопаразиты отсутствуют.

Клеверник бедренецовый (III) (о-в Куростров) – в группировке 12 видов. Преобладают *B. sichelii* (4-й балл) и клептопаразит *B. rupestris* (4-й балл), суммарно 49,2 % обилия. К категории обычных видов относятся *B. soroeensis*, *B. bohemicus*, *B. barbutellus*. Остальные виды малочисленны. Шмели-кукушки (3 вида) являются массовыми в составе таксоценов, на них приходится 55 % всех особей в сборах.

Клеверник погремковый (IV) (о-в Тиноватик) – насчитывается 11 видов. Доминируют 2 вида – *B. lucorum* и *B. sichelii* (5-й и 4-й балл соответственно), 70,8 % обилия. Обычные виды – *B. hortorum*, *B. veteranus*. Остальные виды редкие, в том числе и один клептопаразитический вид – *B. bohemicus* (менее 1 % суммарного обилия).

Таксоцены шмелей разнотравных лугов

Луга этого типа являются наиболее распространёнными в низовьях Северной Двины. Чаще всего, представлены небольшими по площади сообществами вдоль обочин дорог. Основу травостоя обычно составляют бодяк полевой и василёк луговой.

Василёчник овсяницевый (V). Находится по дороге на Усть-Пинегу, вдоль протока Северной Двины (рукав Быстрокурка) (Холмогорский район Архангельской области). Участок представляет собой злаково-разнотравный луг вдоль обочины грунтовой дороги. Со стороны протока окружён ивняком. Антропогенное воздействие сводится к пылевому загрязнению от проезжающего автотранспорта. Основное кормовое растение для шмелей: василёк шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.).

Бодячник пырейный (VI). Располагается в центральной части о-ва Кего (дельта р. Северная Двина). Открытый суходольный луг. Участок ровный, расположен вдали от населённых пунктов. Центральная часть о-ва Кего относительно однородна – доминируют злаковые луга. Основное кормовое растение для шмелей: бодяк полевой.

Бодячник крапивно-timoфеевковый (VII). Находится в окрестностях пос. Талаги в центральной части поймы протока Северной Двины (рукав Кузнециха). Участок с грунтовым увлажнением. Антропогенное воздействие в настоящее время не выражено. Основное кормовое растение для шмелей: бодяк полевой.

Бодячник чистецово-timoфеевковый (VIII). Расположен по берегу Никольского рукава Северной Двины в окрестностях пос. Рикасиха. Окружён ивняком. Фитоценоз представлен небольшими фрагментами на заброшенных огородах. Сельскохозяйственная деятельность в настоящее время не ведётся. Участок представляет собой переходный фитоценоз от разнотравных лугов к сорно-рудеральным сообществам. Основные кормовые растения для шмелей: чистец болотный (*Stachys palustris* L.), бодяк полевой.

Лядвенечник клеверный (IX). Располагается на участке вблизи побережья, на о-ве Кего. Фитоценоз находится на антропогенно-нарушенном участке на месте отходов лесопильного производства. Травостой очень низкий, представлен отдельными куртинами лядвенца (доминирует в сообществе), клевера и злаков. К границам участка примыкают ивняки. Как и участок VIII, исследуемый луг представляет собой переходный фитоценоз от разнотравных лугов к сорно-рудеральным сообществам. Участок подвергается сильному антропогенному воздействию. Основные кормовые растения для шмелей: лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus* L.), клевер ползучий.

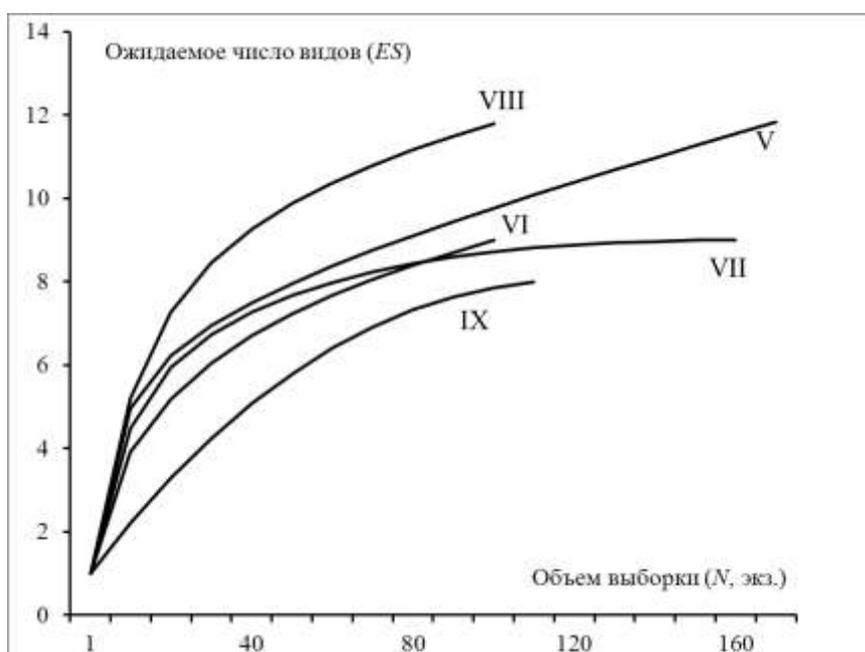


Рисунок 5.8. Кривые видового богатства таксоценозов шмелей разнотравных лугов в низовьях р. Северная Двина, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

Таксоцены шмелей разнотравных лугов насчитывают от 8 до 12 видов (группировки V–IX, Таблица 5.8). Графики видового богатства, рассчитанные по методу разрежения, показывают (рисунок 5.8), что более высокий уровень видового богатства зарегистрирован для группировок на василёчнике овсяницево-бодячничек (V) и бодячничек чистецово-тимофеевков (VIII). Для таксоцена IX выявлено наиболее низкое среди группировок шмелей разнотравных лугов значение индекса Шеннона (0,62) и высокое Бергера-Паркера (87 %) (таблица 5.8), связанное с до-

минированием в таксоцене *B. lucorum*. Значения индекса Шеннона довольно низкие, как и в выборках шмелей с клеверных лугов.

Василёчник овсяницевый (V) (дорога на Усть-Пинегу) – отмечено 12 видов шмелей. Доминанты (4-е баллы обилия) – *B. lucorum*, *B. sichelii* и 2 клептопаразита *B. rupestris*, *B. bohemicus*. На долю доминантов приходится 84 % суммарного обилия. К категории обычных видов (3-й балл) относится только *B. soroeensis*. Остальные виды шмелей малочисленны. Зафиксировано 4 вида клептопаразитов, 2 из них доминанты в составе группировки, а *B. barbutellus*, *B. flavidus* редкие. Доля клептопаразитов составляет 38,7 %.

Бодячник пырейный (VI) (о-в Кего) – 9 видов. Преобладают *B. sichelii* (5-й балл) и *B. lucorum* (4-й балл), на их долю приходится 76 %. В составе группировки отмечены клептопаразиты – *B. bohemicus* (3-й балл), *B. rupestris* (1-й балл), суммарно шмелей-кукушек в выборке 13 %. Остальные виды шмелей редкие.

Бодячник крапивно-тимофеевковый (VII) (пос. Талаги) – зафиксировано 9 видов. Доминируют 2 вида – *B. lucorum* и *B. sichelii* (5-й и 4-й балл соответственно), 62,7 % обилия. Обычные виды (3-й балл) – *B. soroeensis*, *B. distinguendus*, *B. veteranus*. Малочисленны *B. pascuorum*, *B. sporadicus*, *B. semenoviellus*, в том числе и клептопаразитический *B. bohemicus* (2,4 %).

Бодячник чистецово-тимофеевковый (VIII) (пос. Рикасиха) – встречено 12 видов шмелей. Доминант *B. hortorum* (5-й балл, 41,1 %). К обычным видам относятся *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. sichelii*, *B. semenoviellus* и клептопаразитический *B. bohemicus*. Остальные виды шмелей-кукушек малочисленны (1-й балл) – *B. rupestris*, *B. barbutellus*. Доля клептопаразитов в выборке 8,9 %.

На лядвенечнике клеверном (IX) (о-в Кего) резко преобладает *B. lucorum* (5-й балл, 87,4 % обилия). Остальные виды шмелей в группировке редкие (1-й балл), всего в выборке насчитывается 8 видов. Клептопаразиты отсутствуют.

Таксоцены шмелей иван-чайных залежей

Площади таких фитоценозов обычно небольшие, чаще всего они приурочены к различным искусственным насыпям (например, свалки бытовых отходов, разрушенные постройки и т.д.), антропогенно-нарушенным участкам в местах сельскохозяйственного природопользования, лесным гарям. Основу травостоя составляет иван-чай узколистый.

Иван-чайновик пижмовый (X). Находится на о-ве Краснофлотский (дельта р. Северная Двина). Участок занимает свалку бытовых отходов, расположенную на открытом участке суходольного злакового луга в южной части о-ва. Антропогенное воздействие не выражено (свалка бытовых отходов в настоящее время не используется). Основное кормовое растение для шмелей: иван-чай узколистый.

Иван-чайновик тимофеевко-пырейный (XI). Располагается в центральной части о-ва Тиноватик (дельта р. Северная Двина), в окрестностях пос. Нижнее Рыболово. Фитоценоз находится на месте заброшенных огородов, не используемых в настоящее время. Окружён злаковым лугом. Основное кормовое растение для шмелей: иван-чай узколистый.

Иван-чайновик щучковый (XII). Располагается в центральной части о-ва Чубола (дельта р. Северная Двина), в окрестностях пос. Чубола. Сходен с предыдущим из описанных участков (XI) – занимает заброшенные огороды, находится на открытом участке злакового луга. Основное кормовое растение для шмелей: иван-чай узколистый.

Таксоцены шмелей иван-чайных лугов насчитывают 11–12 видов (группировки X–XII, Таблица 5.8). По графикам видового богатства видно (рисунок 5.9), что исследованные биоценозы сходны по этому показателю. Для таксоцена XII зарегистрировано высокое значение индекса Бергера-Паркера (71 %), вызванное резким доминированием в составе таксоцена *B. lucorum*. Значения индекса Шеннона во всех случаях достаточно низкие.

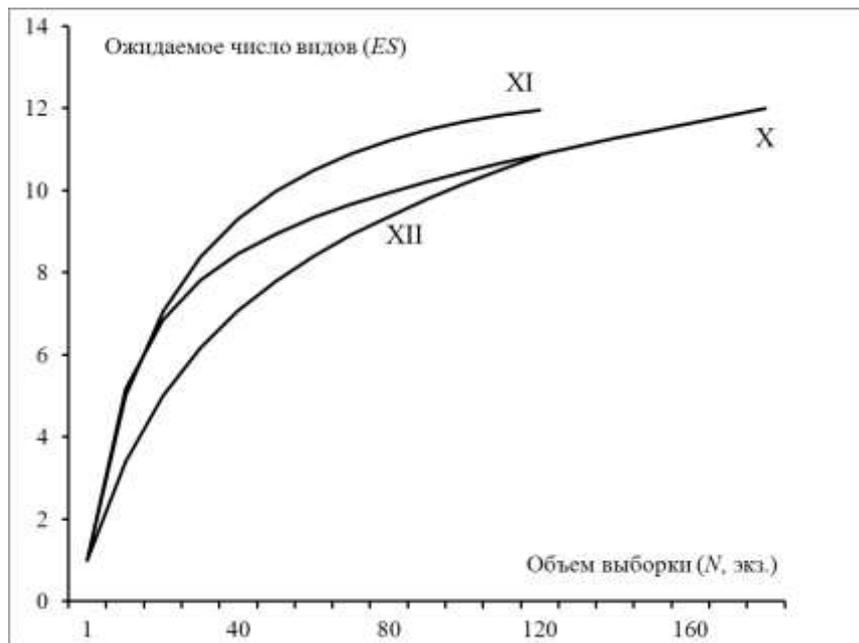


Рисунок 5.9. Кривые видового богатства таксоценов шмелей иван-чайных лугов в низовьях р. Северная Двина, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

Иван-чайновик пижмовый (X) (о-в Краснофлотский) – отмечено 12 видов шмелей. Доминанты (4-й балл обилия) *B. veteranus*, *B. lucorum* и клептопаразит *B. bohemicus*, их суммарная доля составляет 67,9 %. Обычные виды – *B. soroeensis*, *B. distinguendus*, *B. sichelii*. Остальные виды редкие. В выборке зафиксировано 4 вида шмелей-кукушек – *B. bohemicus* (4-й балл), *B. barbutellus* (2-й балл), *B. rupestris* (1-й балл), *B. sylvestris* (1-й балл), всего 28,8 % обилия.

Иван-чайновик тимофеевко-пырейный (XI) (о-в Тиноватик) – насчитывается 12 видов. Доминируют *B. lucorum* и *B. distinguendus* (5-й и 4-й баллы обилия соответственно), на них приходится 61,9 % от числа всех особей в выборке. К обычным видам относятся *B. hortorum*, *B. veteranus*. Все остальные малочисленны, в том числе и клептопаразит *B. bohemicus* (1,6 %).

На иван-чайновике щучковом (XII) (о-в Чубола) резко преобладает *B. lucorum* (5-й балл, 71,2 %). Из категории обычных видов представлен только *B. hortorum*, остальные редкие. Шмели-кукушки не зафиксированы. Всего в выборке 11 видов шмелей.

Таксоцены шмелей агрокультурных ландшафтов

Данные типы экосистем близки к ранее рассмотренным разнотравным лугам (основу травостоя обычно составляет бодяк полевой), с той разницей, что агрокультурные сообщества развиваются в местах активной сельскохозяйственной деятельности. Отдельно выделяются агроценозы и селитебные ландшафты, где основными кормовыми растениями для шмелей являются культурные растения.

Бодячник чистецово-мятный (XIII). Находится на о-ве Острова вблизи пос. Острова. Представляет собой сорно-рудеральное сообщество, занимающее картофельное поле. Ограничен с запада и севера ивняками, расположен вдоль грунтовой дороги, примыкает непосредственно к посёлку. Основные кормовые растения для шмелей: бодяк полевой, чистец болотный, мята полевая (*Mentha arvensis* L.).

Бодячник осотово-пырейный (XIV). Расположен на о-ве Андрианов в окрестностях пос. Студименское. Участок (сорно-рудеральное сообщество) окружён злаковым лугом, занимает картофельное поле. Основное кормовое растение для шмелей: бодяк полевой.

Агроценоз (XV). От ранее рассмотренных агрокультурных ландшафтов XIII и XIV отличается тем, что представляет собой садовый участок в посёлке (станция Илес). Основными кормовыми растениями для шмелей служат культурные растения: шиповник собачий (*Rosa canina* L.), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), аконит клобучковый (*Aconitum napellus* L.). Границей посёлка является зональная тайга.

Недотроговник крапивный (XVI). Исследуемый участок располагается в районе деревянной городской застройки и складских строений г. Архангельска. Представляет собой посадки недотроги железистой (*Impatiens glandulifera* Royle) вдоль зданий и обочин дорог. *Impatiens glandulifera* является единственным кормовым растением для шмелей в районе исследований. Характерна высокая антропогенная нагрузка, приводящая к деградации сообщества до деструктивной стадии.

Таксоцены шмелей агрокультурных ландшафтов насчитывают от 3 до 11 видов (группировки XIII–XVII, Таблица 5.8). По графикам видового богатства видно (рисунок 5.10), что в выборке на участке XIV кривая выходит на плато, т.е. показывает максимально возможный уровень видового богатства для таксоцены. Уровень видового богатства сходен для группировок XIII и XV, тогда как для таксоцены XIV он оказался почти в 2 раза ниже, а для XVI – ниже в 3 раза. Значения индекса Шеннона довольно низкие. Минимально зафиксированное значение индекса (0,14) среди выборок в низовьях Северной Двины отмечено для группировки XVI. Значения индекса Бергера-Паркера составляют 30–97 %, что говорит о наличии в составе таксоценов видов-супердоминантов (*B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. sichelii*, *B. hypnorum*).

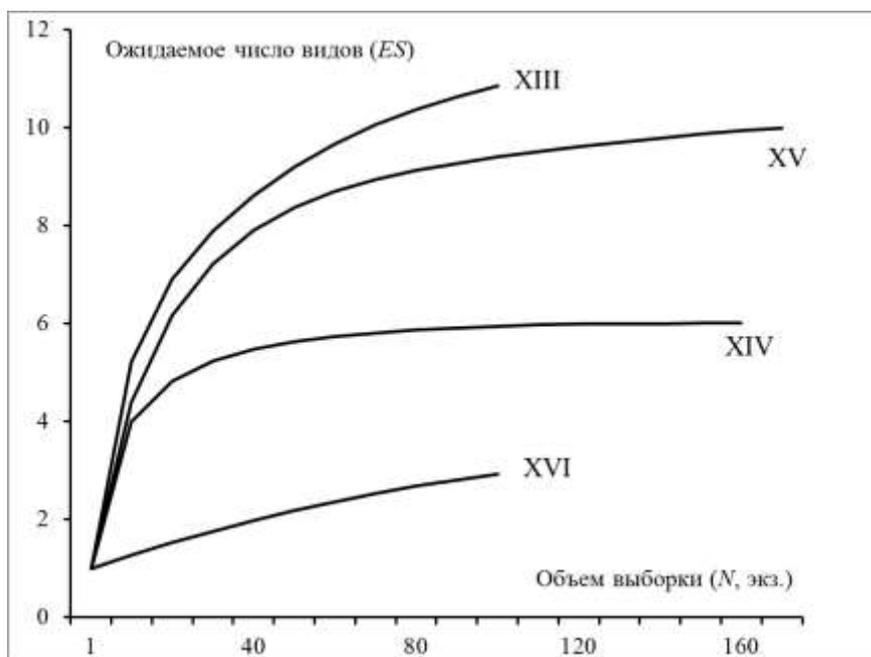


Рисунок 5.10. Кривые видового богатства таксоценов шмелей агрокультурных ландшафтов в низовьях р. Северная Двина, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

Бодячник чистецово-мятный (XIII) (о-в Острова) – насчитывается 11 видов шмелей. Доминируют 2 вид (4-й балл) – *B. hortorum* и *B. lucorum*, на долю доминантов приходится 52,7 % суммарного обилия. К обычным видам относятся *B. veteranus*, *B. sichelii* и клептопаразитический *B. rupestris*. Редкие виды – *B. soroensis*, *B. distinguendus*, *B. semenoviellus*, а также 3 вида шмелей-кукушек:

B. bohemicus, *B. barbutellus*, *B. quadricolor*. Доля клептопаразитов в выборке составляет 17,6 %.

Бодячник осотово-пырейный (XIV) (о-в Андрианов) – всего 6 видов. Доминанты *B. sichelii* (5-й балл), *B. semenoviellus* (4-й балл) и клептопаразит *B. rupestris* (4-й балл), они составляют 85 % собранных особей. Обычные виды – *B. lucorum* и *B. bohemicus*. Редкий – в выборке *B. soroensis*. Суммарное обилие шмелей-кукушек в сборах 31,3 %.

Агроценоз (XV) (Илес) – отмечено 10 видов. В группировке преобладают *B. hypnorum* (5-й балл) и *B. hortorum* (4-й балл), суммарная доля доминантов 68,6 %. К категории обычных видов относятся *B. pascuorum*, *B. pratorum*. Остальные малочисленны. Шмели-кукушки на агроценозе не зарегистрированы.

Недотроговник крапивный (XVI) (Архангельск) – насчитывается всего 3 вида шмелей. В таксоценозе резко доминирует *B. hortorum* (5-й балл), *B. pascuorum* и *B. hypnorum* малочисленны.

Таксоцены шмелей малонарушенных сообществ и вырубки
на участке лесопользования

Площадь малонарушенных сообществ в дельте р. Северная Двина невелика. Они представлены естественными пойменными лугами в виде узкой полосы по побережью малых островов и материковой зоны, а также ивняками. За пределами дельты типичны вырубки на участках лесопользования, сформировавшиеся в зональной тайге в результате хозяйственной деятельности человека.

Мятник ивняковый (XVII). Расположен по берегу о-ва Кулья. Представляет собой мятное сообщество в ивняке. Антропогенная нагрузка не прослеживается. Основное кормовое растение для шмелей: мята полевая.

Осоковник дербенниковый (XVIII). Представляет собой естественный пойменный луг, сформировавшийся в виде узкой полосы по побережью в зоне непосредственного воздействия приливов. Выборки были сделаны с пяти участков (о-в Чубола, пос. Беричёво, пос. Талаги, пос. Рикасиха, о-в Острова), из-за

низкой численности особей шмелей на каждом из них. Антропогенная нагрузка не выражена. Основное кормовое растение для шмелей: дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.).

Клеверник мятликковый (XIX). Является вырубкой на участке лесопользования в окрестностях пос. Луковецкий. Фитоценоз представляет собой злаково-разнотравное сообщество (с доминированием клевера лугового) вдоль обочины лесной дороги. Антропогенное воздействие в настоящее время не выражено. Основные кормовые растения для шмелей: клевер луговой, иван-чай узколистый.

Таксоцены шмелей участков XVII–XIX насчитывают от 7 до 14 видов (таблица 5.8). По графикам видового богатства видно (рисунок 5.11), что этот показатель минимален в группировке XIX, а максимален в XVIII. Виды-супердоминанты (*B. sichelii*, *B. rupestris*, *B. jonellus*) отмечены на участках XVII и XIX, о чём свидетельствуют значения индекса Бергера-Паркера (41–42 %).

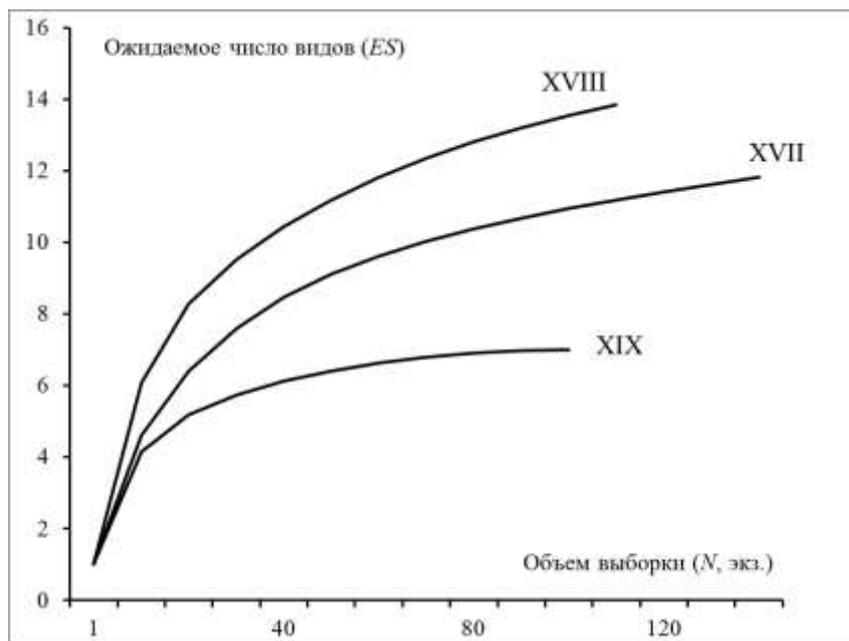


Рисунок 5.11. Кривые видового богатства таксоценов шмелей малонарушенных сообществ и вырубки на участке лесопользования в низовьях р. Северная Двина, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

Мятник ивняковый (XVII) (о-в Кулья) – отмечено 12 видов шмелей. В группировке доминируют 2 вида – *B. sichelii* и клептопаразит *B. rupestris* (5-й и 4-й баллы соответственно, суммарно 67,8 %). К обычным видам относятся *B. lucorum*

и *B. semenoviellus*. Остальные редкие. Зафиксировано 4 вида шмелей-кукушек – *B. rupestris*, *B. bohemicus*, *B. barbutellus*, *B. quadricolor*. Доля клептопаразитов в выборке составляет 34,9 %.

Осоковник дербенниковый (XVIII) – насчитывается 14 видов. Доминанты (4-й балл) *B. veteranus*, *B. pascuorum*, на их долю приходится 37,9 %. Обычные виды – *B. soroensis*, *B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. sichelii*. Все остальные виды имеют незначительное обилие, в том числе и шмели-кукушки *B. rupestris*, *B. bohemicus*, *B. barbutellus*. Обилие клептопаразитических видов 5,2 %.

Клеверник мятликовый (XIX) (пос. Луковецкий) – 7 видов. Преобладают *B. jonellus* и *B. cingulatus* (5-й и 4-й баллы обилия соответственно, суммарно их доля составляет 68 %). Обычны *B. pratorum* и *B. lucorum*. Редкими являются *B. pascuorum*, *B. schrencki* и клептопаразит *B. flavidus* (1,9 %).

Исследованные таксоцены шмелей низовьев р. Северная Двина разбиваются на 3 кластера (рисунок 5.12):

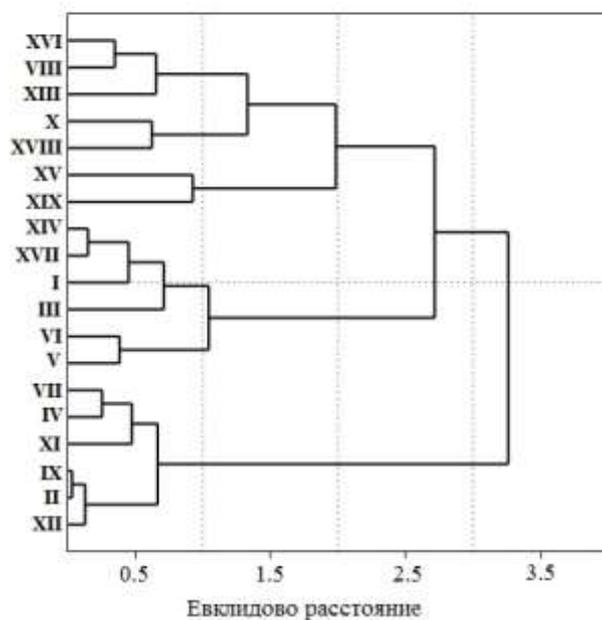


Рисунок 5.12. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксоценов шмелей в экосистемах низовьев р. Северная Двина (метод Варда) (обозначения участков см. в Таблице 5.7)

1) В первый кластер входят группировки шмелей XII, II, IX, XI, IV, VII, характеризующиеся доминированием *B. lucorum*. Они приурочены к клеверным и разнотравным лугам, иван-чайным залежам.

2) Второй кластер образуют группировки V, VI, III, I, XVII, XIV – доминирует *B. sichelii*. Такого рода таксоцены выявлены на клеверных и разнотравных лугах, агрокультурных ландшафтах и малонарушенных сообществах.

3) Третий кластер включает в себя группировки XIX, XV, XVIII, X, XIII, VIII, XVI, с доминированием *B. hypnorum*, *B. jonellus*, *B. hortorum*, *B. veteranus*. Данная группа неоднородна и подразделяется на 3 подгруппы:

– Группировки шмелей агроценоза станции Илес – XV и вырубки на участке лесопользования в пос. Луковецкий – XIX). Доминируют эвритопные *B. hypnorum*, *B. jonellus*, зарегистрирована относительно высокая численность лесных видов *B. cingulatus*, *B. pratorum*.

– Группировки шмелей с высокой численностью *B. hortorum* (бодячник чистецово-тимофеевковый – VIII, бодячник чистецово-мятный – XIII, недотроговник крапивный – XVI).

– Группировки с доминированием *B. veteranus* – выявлены на иван-чайновике пижмовом (X) и осоковнике дербенниковом (XVIII).

Восточноевропейские тундры

Выборки шмелей были сделаны в 5 географических пунктах (таблица 5.9). На каждом из участков было собрано от 110 до 232 экз. шмелей (всего 1080 экз.) (таблица 5.10).

Пос. Шойна (I). Местообитания окрестностей пос. Шойна относятся к подзоне южной тундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980). Согласно классификации циркумполярной растительности Арктики – мелкокустарниковая тундра (low-shrub tundra) (CAVM Team, 2003). Широко развиты приморские луга и ерниково-травяно-кустарничковые тундры в комплексе с пушицево-осоково-сфагновыми плоскобугристыми болотами (Атлас..., 1976).

Таблица 5.9

Код и характеристика исследованных участков

Код	Район	Местообитания
I	пос. Шойна	1) Ерниковая тундра 2) Приморский луг
II	с. Несь	1) Ерниковая тундра 2) Смешанно-крупнотравный луг
III	г. Нарьян-Мар	Разнотравный луг
IV	пос. Бугрино (о-в Колгуев)	1) Ивняково-луговинная тундра 2) Кустарничково-моховая тундра
V	урочище Пымвашор	Ивняк в долине ручья Пымвашор
VI	пос. Амдерма	1) Кустарничково-моховая тундра 2) Злаково-разнотравный луг

Таблица 5.10

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей в выборках из восточноевропейских тундр

Виды	Участки*											
	I		II		III		IV		V		VI	
	<i>Id</i>	<i>B</i>										
<i>B. (St.) distinguendus</i>	-	-	1,8	1	0,4	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Mg.) hortorum</i>	-	-	6,4	2	-	-	-	-	2,2	2	-	-
<i>B. (Mg.) consobrinus</i>	-	-	3,6	2	1,0	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) veteranus</i>	-	-	0,9	1	0,4	1	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) pascuorum</i>	6,5	3	14,6	3	1,8	2	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Th.) schrencki</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	1	-	-
<i>B. (Ps.) bohemicus</i>	4,3	3	0,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) flavidus</i>	-	-	5,5	2	-	-	-	-	53,6	5	1,6	1
<i>B. (Ps.) norvegicus</i>	-	-	-	-	0,4	1	0,7	1	-	-	-	-
<i>B. (Ps.) sylvestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	1	-	-
<i>B. (Pr.) lapponicus</i>	-	-	20,0	4	-	-	19,2	4	2,7	2	22,0	4
<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	-	-	-	-	1,0	1	-	-	2,2	2	0,5	1
<i>B. (Pr.) pratorum</i>	-	-	2,7	1	0,4	1	-	-	15,9	4	-	-
<i>B. (Pr.) jonellus</i>	27,6	4	13,6	3	4,0	2	0,7	1	12,0	3	6,0	3
<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3,3	2	0,5	1
<i>B. (Al.) polaris</i>	-	-	-	-	-	-	56,1	5	-	-	24,7	4
<i>B. (Al.) balteatus</i>	9,0	3	11,8	3	17,0	4	23,3	4	4,4	2	5,4	3
<i>B. (Al.) hyperboreus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37,7	5
<i>B. (Bo.) sporadicus</i>	-	-	0,9	1	1,0	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. (Bo.) lucorum</i>	52,6	5	16,4	4	72,6	5	-	-	2,7	2	1,6	1
<i>B. (Ml.) sichelii</i>	-	-	0,9	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего, %	100,0		100,0		100,0		100,0		100,0		100,0	
Объем выборки, экз.	232		110		223		146		183		186	
Число видов	5		14		11		5		11		9	
Индекс Шеннона, нит	1,22		2,22		0,96		1,05		1,55		1,56	
Индекс Бергера-Паркера, %	53		20		73		56		54		38	

Примечание: * – обозначения участков см. в Таблице 5.9; *Id* – доля особей вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Песенко (1982), баллы.

С. Несь (II). Относится к зоне лесотундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980), осоково-мохово-мелкокустарниковая тундра (sedge, moss, low-shrub wetland) (CAVM Team, 2003). Преобладают ерниково-кустарничковые, ерnikово-лишайниковые и ерниковые сообщества, часто с редкостойными низкорослыми деревьями (берёза извилистая, ель, лиственница). Болота в основном плоскобугристые, с ерниково-кустарничковыми ассоциациями, пушицево-сфагновыми мочажинами и термокарстовыми озёрками. Местами развиты мохово-кустарничковые криволесья из берёзы извилистой. Притеррасные поймы р. Несь и её притоков заняты разнотравными типами леса с преобладанием ивняков, березняков и ольшаников. В центральной пойме преобладают смешанно-крупнотравные и крупнозлаковые луга, близкие к таёжным лугам (Болотов, 2011).

Г. Нарьян-Мар (III). Принадлежит к зоне лесотундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980), осоково-мохово-мелкокустарниковая тундра (sedge, moss, low-shrub wetland) (CAVM Team, 2003). Широко развита ивняково-лугово-кустарничковая пойменная растительность в дельте р. Печоры, а также зеленомошно-лишайниковые редколесья (Атлас ..., 1976).

Пос. Бугрино (IV). О-в Колгуев относится к подзоне типичной тундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980), южная половина о-ва (окрестности пос. Бугрино) по классификации растительности Арктики является мелкокустарниковой тундрой (low-shrub tundra) (CAVM Team, 2003). Преобладают ерниково-травяно-кустарничковые тундры в комплексе с пушицево-осоково-сфагновыми плоскобугристыми болотами, осоково-пушицево-гипновые болота (Атлас..., 1976).

Урочище Пымвашор (V). Термальные источники Пымвашор расположены в юго-восточной части Большеземельской тундры в бассейне р. Адзвы – правого притока р. Усы (Болотов и др., 2012). Территория располагается в пределах подзоны южной тундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980), по классификации CAVM Team (2003) – мелкокустарниковой тундры (low-shrub tundra). Разгрузка тёплых вод влияет не только в непосредственной близости от источников, но и оказывает согревающий эффект на прилегающие территории, формируя растительность более южного облика. В урочище произрастают два вида хвойных: ель сибирская

(*Picea obovata* Ledeb.) и можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.). Насаждения ели тянутся узкой лентой на всём протяжении термальной долины и примыкающих к ней участков по береговым откосам ручья Пымвашор, формируя редкостойные древостои. Можжевельник образует небольшие заросли вдоль береговой кромки, по склонам долины произрастает одиночно или куртинами, выступая в качестве подлеска в елово-берёзовых редколесьях; на верхней террасе при выходе в тундру, как и ель, чаще растёт одиночно (Функционирование..., 2011).

Пос. Амдерма (VI). Местообитания окрестностей пос. Амдерма относятся к подзоне типичной тундры (Атлас..., 1976; Чернов, 1980). Согласно классификации циркумполярной растительности Арктики – мелкокустарничковая тундра (erect dwarf-shrub tundra) (CAVM Team, 2003). Преобладают разнотравно-осоково-моховые тундры (Атлас..., 1976).

Изученные таксоцены шмелей насчитывают от 5 до 14 видов (таблица 5.10). По графикам видового богатства видно (рисунок 5.13), что высокие уровни видового богатства для группировок шмелей восточноевропейских тундр зафиксированы в окрестностях с. Несь (II) (14 видов), окрестностях г. Нарьян-Мар (III) (11 видов), урочище Пымвашор (V) (11 видов) (таблица 5.10). Значения индекса Шеннона низкие, кроме группировки в с. Несь (2,22). Доля наиболее обильного вида (индекс Бергера-Паркера) свидетельствует о наличии видов-супердоминантов в группировках I, III–VI (значения от 38 до 73 %).

Изученные таксоцены шмелей восточноевропейских тундр распределяются на 2 кластера (рисунок 5.14): в 1-й входят группировки пос. Шойны (I), г. Нарьян-Мара (III), с. Несь (II), урочища Пымвашор (V); 2-й объединяет группировки шмелей типичных тундр о-ва Колгуев (IV) и пос. Амдерма (VI).

Шойна (I) – насчитывается 5 видов шмелей. В группировке преобладают *B. lucorum* и *B. jonellus* (5-й и 4-й баллы обилия соответственно), 80,2 % всех особей в сборах. К обычным видам (3-й балл) относятся *B. pascuorum*, *B. balteatus* и клептопаразит *B. bohemicus* (4,3 % обилия).

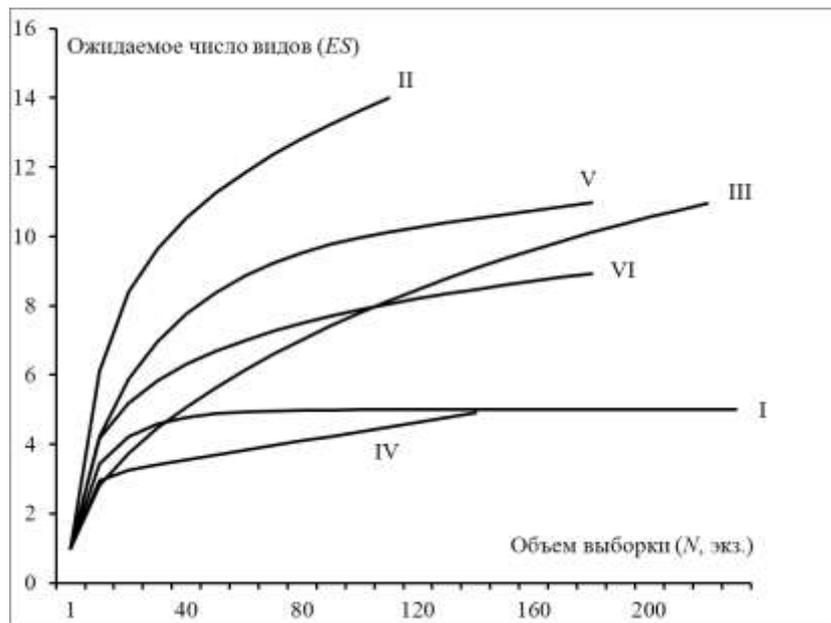


Рисунок 5.13. Кривые видового богатства таксоценов шмелей в экосистемах восточноевропейских тундр, рассчитанные по методу разрежения (обозначения участков см. в Таблице 5.9)

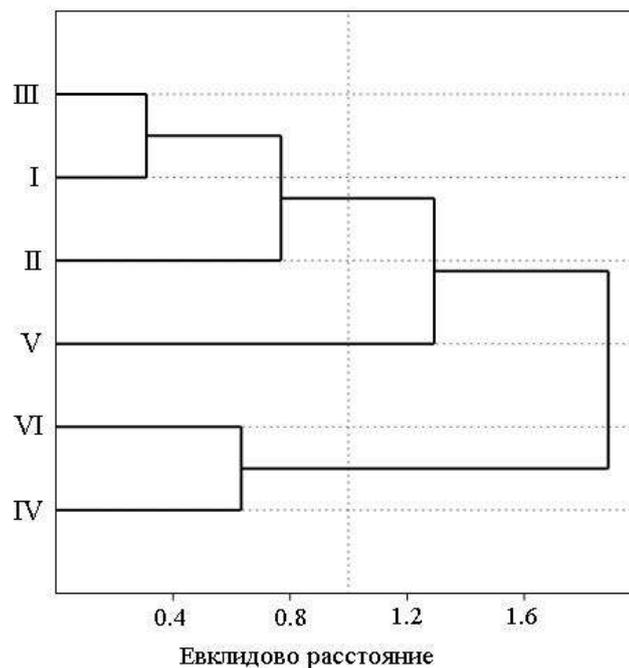


Рисунок 5.14. Дендрограмма кластерного анализа сходства таксоценов шмелей в экосистемах восточноевропейских тундр (метод Варда) (обозначения участков см. в Таблице 5.9)

Несь (II) – отмечено 14 видов. Доминируют *B. lucorum* и *B. lapponicus* (каждый с 4-м баллом обилия, суммарно на них приходится 36,4 % всех особей в сборах). Обычны *B. pascuorum*, *B. jonellus*, *B. balteatus*. Малочисленны все остальные

виды в таксоцене, а также 2 вида шмелей-кукушек: *B. bohemicus*, *B. flavidus* (их суммарное обилие составляет 6,4 %).

Нарьян-Мар (III) – 11 видов шмелей. Доминанты в таксоцене – *B. lucorum* (5-й балл) и *B. balteatus* (4-й балл), суммарно – 89,6 %. Обычные виды не представлены. Редкими являются *B. distinguendus*, *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, а также клептопаразитический вид *B. norvegicus* (менее 1 % собранных экземпляров).

Бугрино, о-в Колгуев (IV) – насчитывается 5 видов шмелей. Преобладают *B. polaris* (5-й балл), *B. balteatus* (4-й балл), *B. lapponicus* (4-й балл). Суммарно на долю доминирующих видов приходится 98,6 % обилия. Единичными экземплярами представлены *B. jonellus* и *B. norvegicus*.

Пымвашор (V) – зарегистрировано 11 видов. В таксоцене доминирует клептопаразитический вид *B. flavidus* (5-й балл, 53,6 % суммарного обилия). Высока численность *B. pratorum* (4-й балл, 15,9 %) и *B. jonellus* (3-й балл, 12 %). Остальные виды малочисленны, в том числе и шмель-кукушка *B. sylvestris* (0,5 %).

Амдерма (VI) – встречено 9 видов шмелей. В группировке преобладают *B. hyperboreus* (5-й балл), *B. polaris* (4-й балл), *B. lapponicus* (4-й балл), суммарно на долю этих видов приходится 84,4 % обилия. К категории обычных видов относятся *B. jonellus* и *B. balteatus*. Редкими являются *B. hypnorum*, *B. cingulatus*, *B. lucorum*, а также клептопаразит *B. flavidus* (1,6 %).

5.2. Анализ экологических факторов, определяющих структуру населения шмелей региона

Представленные в предыдущем разделе (5.1) материалы по структуре населения шмелей Европейского Севера России позволяют проанализировать закономерности формирования топических группировок шмелей региона.

Предварительно необходимо рассмотреть вопрос о топической приуроченности видов шмелей, т.к. в литературе на этот счёт существуют различные мнения (Панфилов, 1956, 1957а; Väickman, Tiainen, 2002; Болотов, Семушин, 2003; Боло-

тов, Колосова, 2006). По мнению И.Н. Болотова и Ю.С. Колосовой (2006), топическая приуроченность шмелей «может иметь географическую изменчивость в связи с историей формирования биогеоценозов». Преферентность конкретного вида к тем или иным местообитаниям, например, в Европейской части России может не соответствовать таковой в Северной Европе. По этой причине, для каждого региона, по-видимому, целесообразно составлять собственные списки экологических групп видов (таблица 5.11).

К группе лесных видов шмелей в регионе относятся *B. consobrinus*, *B. schrencki*, *B. pratorum*, *B. cingulatus*, *B. sporadicus* (Болотов, Колосова, 2006) (таблица 5.11). Виды заселяют леса различных типов (преимущественно хвойные). Характер пребывания лесных видов шмелей в луговых местообитаниях временный – такие биотопы используются ими как участки для фуражировки (Болотов, Семушин, 2003). Поэтому их численность в луговых биотопах зависит от наличия поблизости лесных массивов (мест гнездования видов) (Болотов, Семушин, 2003).

Вопреки мнению финских авторов (Bäckman, Tiainen, 2002), относящих *B. sporadicus* к группе эвритопных видов (виды-убиквисты), наши материалы показывают, что это типичный лесной вид. Так, высокая численность *B. sporadicus* отмечена в Карелии (исследованные участки располагаются вблизи лесных массивов), а низкая на суходольных лугах низовьев Северной Двины. Таким образом, *B. sporadicus* явно отдаёт предпочтение лесным местообитаниям.

Большинство видов шмелей Европейского Севера России относятся к луговым видам (таблица 5.11). На наш взгляд, к ним же принадлежат и достаточно редкие в регионе *B. laesus*, *B. deuteronymus*, *B. humilis*, *B. barbutellus*, *B. campestris*, *B. quadricolor*, *B. patagiatus*. Они заселяют преимущественно суходольные луга юга Архангельской области и низовьев Северной Двины, но не встречаются на луговых биотопах, пограничных с лесными массивами, а также в коренных таёжных местообитаниях.

Экологические группы видов шмелей Европейского Севера России

№ п/п	Вид	Экологическая группа
1	<i>B. (Kl.) soroeensis</i> (Fabricius, 1777)	Луговой
2	<i>B. (St.) distinguendus</i> Morawitz, 1869	Луговой
3	<i>B. (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	Эвритопный
4	<i>B. (Mg.) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	Лесной
5	<i>B. (Ls.) laesus</i> Morawitz, 1875	Луговой
6	<i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	Луговой
7	<i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776)	Луговой
8	<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	Луговой
9	<i>B. (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1906	Луговой
10	<i>B. (Th.) humilis</i> Illeger, 1806	Луговой
11	<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	Эвритопный
12	<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	Лесной
13	<i>B. (Ps.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	Луговой
14	<i>B. (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801)	Луговой
15	<i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837	Эвритопный
16	<i>B. (Ps.) barbutellus</i> (Kirby, 1802)	Луговой
17	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	Эвритопный
18	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918)	Эвритопный
19	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepeletier, 1832)	Луговой
20	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)	Эвритопный
21	<i>B. (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)	Тундровый
22	<i>B. (Pr.) monticola</i> Smith, 1849	Тундровый
23	<i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	Эвритопный
24	<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	Лесной
25	<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	Эвритопный
26	<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854	Лесной
27	<i>B. (Al.) polaris</i> Curtis, 1835	Тундровый
28	<i>B. (Al.) alpinus</i> (Linnaeus, 1758)	Тундровый
29	<i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832	Тундровый

30	<i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1809	Тундровый
31	<i>B. (Bo.) sporadicus</i> Nylander, 1848	Лесной
32	<i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	Эвритопный
33	<i>B. (Bo.) patagiatus</i> Nylander, 1848	Луговой
34	<i>B. (Ml.) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	Луговой
35	<i>B. (Ml.) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	Луговой
36	<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skorikov, 1910	Луговой

Однако, например, *B. humilis* в Московской области относится к лесному виду, «обитая преимущественно на краях сухих сосновых лесов и на полянах в сосновых лесах, особенно в местностях с песчаной почвой» (Панфилов, 1956). Видимо, северотаёжные хвойные леса малопригодны для гнездования *B. humilis* из-за наличия плотного мохового покрова и высокой влажности. В силу этого, вид вынужден заселять в регионе суходольные луга. В целом же, это характерный пример правила зональной смены стадий в пределах ареала вида: вид, на юге ареала заселяющий леса, на севере переходит в более открытые и прогреваемые местообитания (Бей-Биенко, 1966).

И.Н. Болотовым и Ю.С. Колосовой (2006) высказано предположение, что на Европейском Севере к лесному виду относится *B. semenoviellus*. Однако, наши материалы показывают, что *B. semenoviellus* отмечен преимущественно на открытых суходольных лугах низовьев Северной Двины, а в коренных таёжных местообитаниях он крайне редок. Поэтому *B. semenoviellus* следует относить к луговым видам.

Шмели *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. jonellus*, *B. lucorum* не имеют определённой топической приуроченности и являются эвритопными. Шмели-кукушки *B. bohemicus*, *B. flavidus*, *B. norvegicus*, *B. sylvestris* тесно связаны со своими эвритопными хозяевами (Løken, 1984) и, соответственно, также принадлежат к этой экологической группе.

Отдельно следует остановиться на *B. jonellus*. Вид широко заселяет различные типы местообитаний Северной Европы, такие как коренные таёжные леса, антропогенные сообщества, альпийские луга, тундры (Løken, 1973), и поэтому от-

носится к эвритопным видам. Однако, судя по нашим материалам по Кольскому п-ову, Карелии и северо-западу Русской равнины (раздел 5.1), прослеживается тенденция к тому, что вид имеет приуроченность к лесным типам биоценозов. Высокая численность *B. jonellus* в зоне тайги отмечена на луговых ценозах пограничных с лесными массивами, а также в коренных таёжных местообитаниях, тогда как на суходольных лугах Архангельской области вид достаточно редок (Колосова, 2010; Потапов, 2010; Колосова, Потапов, 2011б; Колосова и др., 2012).

Кольский полуостров

По своей структуре и показателям видового богатства изученные таксоцены шмелей (таблица 5.2) в таёжных экосистемах южной части Кольского п-ова (окрестности г. Апатиты) близки к таковым в агрокультурных ландшафтах Финляндии (Bäckman, Tiainen, 2002), для которых характерно доминирование в составе топических группировок эвритопного, полизонального *B. lucorum*. При освоении антропогенно-нарушенных биотопов преимущество получают виды, обладающие широкой экологической толерантностью, формирующие основу таксоценов шмелей в антропогенных ландшафтах Северной Европы (Risberg, 2004).

Однако, в северной и центральной частях Кольского п-ова доминантом вместо *B. lucorum* является эвритопный, полизональный вид *B. jonellus*, который, хотя и является типичным обитателем лесотундры и кустарничковых тундр (Чернов, 1966), тем не менее, достаточно широко распространён и южнее. *B. jonellus* имеет преимущество над другими видами шмелей из-за малых размеров, позволяющих ему успешно фуражировать на мелких цветках кустарничков – вороники, черники, вереска и др. (Шварцман, Болотов, 2008).

На Кольском п-ове зональный градиент во многом определяет различия по видовому составу между топическими группировками шмелей. Прослеживается исчезновение вдоль широтного трансекта южного фаунистического элемента (*B. distinguendus*, *B. hortorum*, *B. veteranus*). Севернее появляются тундровые виды – *B. balteatus*, *B. alpinus*, *B. lapponicus* (таблица 5.2).

В то же время, тундровые виды продвигаются по горным массивам на юг Кольского п-ова благодаря ландшафтному сходству равнинных и горных тундр (Чернов, Татаринов, 2006). Показательна в этом плане фауна шмелей Хибин (приложение 4), включающая в себя всех представителей тундровой фауны шмелей Европейского Севера (*B. lapponicus*, *B. monticola*, *B. polaris*, *B. alpinus*, *B. balteatus*, *B. hyperboreus*) (Потапов, Колосова, 2011). Однако, уже в окрестностях г. Апатиты, расположенных всего в нескольких километрах от Хибинского горного массива, эти виды не обнаружены (приложение 4). Антропогенные местообитания вблизи г. Апатиты граничат с северотаёжными вторичными березняками, которые тундровые виды шмелей предпочитают избегать (Løken, 1973).

Карелия

Исследованные таксоцены шмелей Карелии (таблица 5.4) близки к группировкам г. Апатиты (таблица 5.2) и агроландшафтам Финляндии (Wäckman, Tiainen, 2002), для которых свойственно доминирование *B. lucorum*. К численно преобладающим видам в изученных местообитаниях Карелии также принадлежат *B. pascuorum* (д. Пяльма), *B. bohemicus* (г. Сегежа), *B. sporadicus* (пос. Пушной) (таблица 5.4).

Как и на Кольском п-ове, зональный градиент достаточно чётко выражен. На юге Карелии значения видового богатства выше за счёт наличия в составе топических группировок видов южного фаунистического элемента (*B. soroeensis*, *B. ruderarius*, *B. lapidarius*, *B. semenoviellus*). Указанные виды на Европейском Севере приурочены преимущественно к суходольным лугам южной и средней тайги (Колосова, 2010; Колосова, 2010; Колосова, Потапов, 2011б).

Местообитание на берегу оз. Паанаярви (V) отличается от ранее упомянутых отсутствием агрокультурного воздействия и относится к ненарушенным таёжным экосистемам. При этом виды-доминанты такие же, как и в местообитаниях пос. Пушной (III) и пос. Лоухи (IV) – *B. lucorum* и *B. sporadicus*. Специфичность группировки шмелей в исследуемой экосистеме заключается в достаточно высо-

ком обилии *V. pratorum* (8,7 %), относящегося к группе лесных видов шмелей (Болотов, Колосова, 2006).

Своеобразная группировка шмелей (VI) выявлена на о-ве Русский Кузов (таблица 5.4). По своей структуре она сходна с таковой на о-вах Соловецкого архипелага (Подболоцкая, 2009; Болотов и др, 2013). Доминантами являются два вида-убиквиста – *V. jonellus* и *V. pascuorum*. Преобладание в выборках *V. jonellus* объясняется развитием на беломорских островах специфических типов растительности – берёзовых криволесий и приморских вороничных тундр (Болотов, Подболоцкая, 2003; Шварцман, Болотов, 2008). *V. jonellus* является типичным представителем комплекса кустарничковых тундр и вересковых пустошей (Sladen, 1912; Løken, 1973).

Таким образом, ядро топических группировок шмелей коренных таёжных экосистем, так и антропогенно-нарушенных местообитаний Кольского п-ова и Карелии, формируют эвритопные полизональные виды, что резко отличает эти таксоцены от группировок шмелей в северотаёжных карстовых ландшафтах Русской равнины, для которых характерно доминирование бореальных *V. schrencki*, *V. consobrinus*, коадаптированных с видами растений евро-сибирского приручейно-горнолугового высокотравья (Болотов, Колосова, 2006). Численное преобладание эвритопных видов шмелей в исследованных экосистемах Кольского п-ова и Карелии, видимо, обусловлено особенностями фитоценозов, формирующихся преимущественно с участием вересковых кустарничков и сорно-рудеральной растительности, и поэтому не создающих возможности для успешного внедрения бореальных видов в состав биоценозов (Потапов и др., 2013б).

Ранее нами было отмечено (Глава 4), что *V. schrencki* отсутствует на большей части территорий Карелии и Финляндии, за исключением юго-востока Карелии, Карельского перешейка и юго-востока Финляндии (Хумала, 2006; Leinonen et al., 2006; Хумала, Полевой, 2009; Söderman, Leinonen, 2003). В свою очередь, *V. consobrinus* достаточно обычен в Северной Европе (Løken, 1973). Есть данные, что за счёт довольно узкой трофической специализации этот вид повторяет в своём распространении дизъюнкции ареала аконита северного (*Aconitum lycoctonum*

subsp. *septentrionale* (Koelle) Korsch.) (Løken, 1973; Пеккаринен, 1988; Болотов, Колосова, 2006). Однако, в некоторых других регионах тесная связь *B. consobrinus* с аконитом не очевидна (Болотов, Колосова, 2006).

Отдельного рассмотрения требует изменение обилия клептопаразитических видов из подрода *Psithyrus*. Очевидно, что их присутствие определяется, прежде всего, наличием в составе топических группировок видов шмелей-хозяев (Болотов, Колосова, 2006). По данным Løken (1984), *B. bohemicus* является гнездовым паразитом *B. lucorum*, *B. flavidus* паразитирует в гнёздах *B. jonellus*. *B. norvegicus* связан с *B. hypnorum*, а *B. sylvestris* с *B. jonellus* и *B. pratorum*. В целом, достаточно чётко прослеживается закономерность между изменением численности видов-хозяев и паразитических видов шмелей. Так, высокое обилие *B. bohemicus* зарегистрировано на участке II (Карелия, г. Сегежа), которое характеризуется доминированием *B. lucorum*. Преобладание *B. flavidus* (относительно других представителей подрода *Psithyrus*) отмечено на о-ве Русский Кузов (таблица 5.4) и в окрестностях г. Оленегорск (таблица 5.2) (доминант *B. jonellus*).

Северо-запад Русской равнины

В целом, для группировок шмелей суходольных разнотравно-злаковых лугов (участки I–III) (таблица 5.6) северо-запада Русской равнины, в отличие от ранее рассмотренных местообитаний Кольского п-ова и Карелии, не характерно резкое доминирование в составе таксоценов одного-двух видов, а свойственна высокая выравненность по обилию в сообществе. Данный факт говорит о наличии более благоприятных условий для развития шмелиных семей в таких типах местообитаний.

Специфична группировка шмелей иван-чайновика гераниевого по краю ельника травяного в окрестностях г. Мирный (участок IV) (таблица 5.6), характеризующаяся доминированием преферента лесных опушек и малонарушенных тяжёлых территорий *B. pratorum* (Колосова, Потапов, 2011б). Численное преобладание вида можно объяснить близким расположением ельника, создающего под-

ходящие условия для гнездования *B. pratorum*. В условиях вторичных мелколиственных лесов (станция Илес) (таблица 5.6) (Колосова и др., 2012) преимущество получает эвритопный *B. pascuorum* – типичный представитель таёжной зоны Северной Европы, характерный как для материковых, так и островных локальных фаун шмелей (Болотов, Подболоцкая, 2003).

Зональные закономерности аналогичны ранее рассмотренным на Кольском п-ове и в Карелии, проявляющиеся в исчезновении в выборках на севере региона видов южного фаунистического элемента: *B. campestris*, *B. lapidarius*.

Низовья реки Северная Двина

На малых островах и по берегам в низовьях р. Северная Двина формируются различные варианты луговых формаций. Прежде всего, в дельте реки представлены естественные пойменные луга, формирующиеся в виде узкой полосы по побережью в зоне непосредственного воздействия приливов. Помимо этого, различные по площади луговые фитоценозы развиты в центральных частях малых островов, а также на материковой зоне. Они имеют антропогенное происхождение и сформированы на месте коренных таёжных лесов. Возраст большинства таких экосистем исчисляется несколькими столетиями, поскольку их появление связано с развитием хозяйственного природопользования в дельте Северной Двины (Шварцман, Болотов, 2008).

Для группировок шмелей клеверных лугов (участки I, III, IV) (таблица 5.8) в низовьях р. Северная Двина характерна высокая численность *B. sichelii* и *B. rupestris*, который является гнездовым паразитом *B. sichelii* (Løken, 1984). Доминирование этих двух видов объясняется тем, что *B. sichelii* и *B. rupestris* относятся к экологической группе видов, приуроченных к открытым луговым биоценозам. На вырубках лесных массивов они практически не представлены.

Характерно отсутствие на клеверных лугах лесных видов *B. consobrinus*, *B. schrencki*, *B. pratorum*, *B. cingulatus*, *B. sporadicus*, т.к. изученные экосистемы расположены на значительном расстоянии от лесных массивов.

Топическая группировка шмелей на участке II (клеверник подорожниковый) отличается от других группировок клеверных лугов резким доминированием эвритопного *B. lucorum*. Причина этого кроется в существенном влиянии сельскохозяйственной деятельности на данном местообитании, что препятствует успешному гнездованию шмелей. В этих условиях преимущество получает *B. lucorum* – типичный доминант сорно-рудеральных местообитаний Северной Европы (Bäckman, Tiainen, 2002).

Для разнотравных лугов (участки V–VII) (таблица 5.8) характерно высокое обилие *B. sichelii* и *B. lucorum*. Специфическим является таксоцен участка VIII (бодячник чистецово-тимофеевковый), где доминантом является эвритопный *B. hortorum*. Преобладание *B. hortorum* связано с наличием в фитоценозе чистеца болотного, который играет роль основного кормового ресурса для данного вида на участке. *B. hortorum*, имеющий длинный хоботок (Вовейков, 1954), предпочитает для фуражировки чистец, обладающий удлинённым венчиком (Флора СССР, 1954). На чистце болотном, кроме *B. hortorum*, отмечен и *B. consobrinus*, который в Северной Европе обычно трофически связан с аконитом северным (Løken, 1973; Пеккаринен, 1988; Болотов, Колосова, 2006).

Группировка шмелей участка IX (лядвенечник клеверный) близка по своей структуре к группировке клеверного сообщества II. Они отличаются резким преобладанием *B. lucorum* при низкой численности преферента суходольных лугов *B. sichelii*, типичного для низовьев р. Северная Двина (Потапов, 2010; Колосова и др., 2011). Остальные виды представлены незначительно, шмели-кукушки не зарегистрированы. В данном случае, это объясняется влиянием антропогенной нагрузки, связанной с лесопильным производством.

Особенности группировок шмелей иван-чайных залежей (таблица 5.8) заключаются в высоком обилии преферентов открытых луговых местообитаний *B. distinguendus* и *B. veteranus* (Болотов, Колосова, 2006), которые концентрируются на иван-чае узколистном. Закономерна высокая численность *B. lucorum*, как и для других сорно-рудеральных местообитаний. Лесные виды (*B. pratorum*, *B. sporadicus*) представлены незначительно. Высокая численность *Psithyrus* отме-

чена только на иван-чайновике пижмовом (участок X) – *V. bohemicus* (гнездовой паразит *V. lucorum*) (Løken, 1984).

Группировки шмелей агрокультурных ландшафтов (участки XIII и XIV) (таблица 5.8) близки к таковым на разнотравных лугах, где основными доминантами являются *V. lucorum*, *V. sichelii*, *V. hortorum*. Как и на участке VIII, наличие в составе травостоя чистеца приводит к высокому обилию в таксоценое XIII *V. hortorum*.

Специфична группировка шмелей агроценоза станции Илес (участок XV) (таблица 5.8). В отличие от ранее рассмотренных таксоценов, приуроченных к открытым суходольным лугам, исследуемый участок граничит с зональной тайгой, что определяет специфичность видового состава – наличие комплекса лесных видов *V. pratorum*, *V. cingulatus*, *V. sporadicus*. Характерно доминирование эвритопа *V. hypnorum* – вида, имеющего надземный тип гнездования (Панфилов, 1956; Панфилов, Зимина, 1962; Løken, 1973), что даёт ему преимущества в заселении поселковых территорий.

В качестве кормовых ресурсов для шмелей выступают культурные растения: шиповник собачий, малина обыкновенная, аконит клобучковый. Причём аконит посещают длиннохоботковый *V. hortorum* и среднехоботковый *V. pascuorum* (Вовейков, 1954) предпочитающие данный вид растения из-за его удлинённого венчика. Остальные виды шмелей концентрируются на шиповнике и малине.

Высокая антропогенная нагрузка в селитебных ландшафтах (участок XVI) приводит к упрощению структуры таксоценоа, соответствующей модели экстремальной среды (Чернов, 2005). При общем уменьшении уровня видового богатства в группировке наблюдается резкий рост численности *V. hortorum*, фуражирующего на недотроге железистой. Численность остальных видов (*V. pascuorum* и *V. hypnorum*) незначительна.

Такая ситуация объясняется особенностями гнездования этих видов. *V. hortorum* устраивает гнёзда в земле, часто под строениями, с длинными, до 2 м и более, ходами (Вовейков, 1954). *V. pascuorum* гнездо строит наземно, но под по-

кровом деревьев и кустарников; *B. hypnorum* имеет надземное гнездование (Вовейков, 1954). Подземный тип гнездования *B. hortorum* существенно уменьшает воздействие антропогенной нагрузки на гнёзда этого вида, препятствуя их разрушению.

Несмотря на широкую протяжённость естественных пойменных лугов (участок XVIII) (таблица 5.8) в дельте Северной Двины, они слабо осваиваются шмелями (Потапов, 2010; Колосова и др., 2011). В их пределах отмечалось незначительное количество особей *Bombus*. Причина этого кроется в бедности и однообразии кормовой базы, так как единственным кормовым растением является дербенник иволистный. Немаловажен и тот факт, что пойменные луга имеют неблагоприятные условия для гнездования шмелей из-за их высокой влажности.

По своим условиям близко к естественным пойменным лугам мятное сообщество в ивняке (участок XVII) (таблица 5.8) по берегу о-ва Кулья, где единственным кормовым растением для шмелей является мята полевая. Доминанты в составе группировки – *B. sichelii* и его гнездовой паразит *B. rupestris* (Løken, 1984).

Клеверник мятликовый (XIX) сформирован на вырубке участка лесопользования. В таксоценозе доминируют эвритоппный *B. jonellus* и лесной *B. cingulatus*. Численное преобладание последнего вида закономерно в зональной тайге в силу его приуроченности к бореальным экосистемам. Как и на Кольском п-ове, зарегистрировано высокое обилие *B. jonellus*, в силу приуроченности этого вида к сообществам с доминированием представителей семейства Ericaceae, широко распространённых в зональных таёжных экосистемах.

Восточноевропейские тундры

В окрестностях пос. Шойна (участок I) (таблица 5.10) резко доминируют эвритоппные *B. lucorum* и *B. jonellus* при небольшой численности в выборке арктобореального *B. balteatus* (Колосова, Потапов, 2010а). *B. lucorum* заселяет, прежде всего, приморские растительные сообщества, с чиной приморской, а *B. jonellus*

приурочен преимущественно к ерниковым тундрам. Благодаря их широкой экологической валентности, они способны успешно заселять беломорское побережье п-ова Канин, отличающееся наличием резко выраженных экстремальных климатических условий (Сергиенко, 1986), которые препятствуют возможности для освоения этой территории большинству видов шмелей.

Исследованные экосистемы окрестностей с. Несь (участок II) (таблица 5.10) различаются по комплексу видов-доминантов. В коренных тундровых сообществах (ерниковая тундра) преобладают тундровые *B. balteatus*, *B. lapponicus* и эвритопный *B. jonellus* (Колосова, Потапов, 2010а). Закономерно присутствие гнездового паразита *B. jonellus* – *B. flavidus* (Løken, 1984).

В смешанно-крупнотравных лугах долины р. Несь изменяется количественное соотношение экологических групп видов (Колосова, Потапов, 2011а). Тундровые виды шмелей здесь уже более малочисленны, массовыми являются эвритопные *B. pascuorum*, *B. lucorum*. Обращает на себя внимание наличие в таксоценозах *B. hortorum* – характерного индикатора сорно-рудеральных сообществ (Болотов, Колосова, 2006). Кроме них, присутствуют и виды шмелей, не типичные для зоны тундры – *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. sichelii*, *B. distinguendus*. Долины рек представляют собой, с одной стороны, миграционные пути для проникновения на Север более южных видов шмелей (как, например, *B. veteranus*), а с другой – экотопы с высокой комплексностью местообитаний и разнообразием энтомофильной растительности, что даёт возможность внедрения этих видов в состав биоценозов (Болотов, Колосова, 2006).

В окрестностях г. Нарьян-Мар (участок III) доминирует *B. lucorum* (таблица 5.10). Высокая численность *B. lucorum* объясняется особенностями местообитаний окрестностей г. Нарьян-Мар, которые относятся к разнотравным лугам с преобладанием в составе ассоциаций клевера лугового и горошка мышиного (Колосова, Потапов, 2010б). Разрушение коренных тундровых местообитаний, вызванное хозяйственной деятельностью человека, привело к изменениям в топических группировках шмелей в сторону доминирования эвритопного вида. Тем не

менее, это не препятствует сохранению в таксоценозах и тундрового вида *B. balteatus* (Колосова, Потапов, 2011а).

Важно отметить, что исследуемые местообитания окрестностей г. Нарьян-Мар находятся в долине р. Печоры. Как ранее указывалось, долины рек представляют собой миграционные пути для проникновения южных видов на Север, что объясняет наличие здесь *B. veteranus*, *B. distinguendus*.

На о-ве Колгуев (пос. Бугрино) (участок IV) (таблица 5.10) доминируют тундровые виды шмелей. Из эвритопных зафиксированы только *B. jonellus*, *B. norvegicus*. Доминантами являются *B. polaris*, *B. balteatus*, *B. lapponicus*. Интересен факт присутствия на о-ве Колгуев *B. norvegicus*, являющегося по данным Løken (1984) гнездовым паразитом *B. hypnorum*, который отсутствует в фауне Колгуева. Видимо, это связано с меньшей специализацией *B. norvegicus* в экстремальных условиях или с недостаточной изученностью биологии этого вида (Колосова, Потапов, 2011а).

Очевидно, что обеднённость фауны шмелей о-ва Колгуев во многом обусловлена изоляцией от материка (75 км), что укладывается в общие закономерности формирования островных фаун этой таксономической группы (Болотов, Подболоцкая, 2003).

Специфична топическая группировка шмелей урочища Пымвашор (участок V) (таблица 5.10). Исследуемый район относится к ландшафтам низменных платформенных моренных равнин в области среднечетвертичного оледенения. Растительность таких ландшафтов представлена кустарниковыми, кустарничковыми и кочкарно-пушицевыми южными тундрами с карликовой берёзой и ивами (Функционирование..., 2011). Небольшие еловые и берёзовые редины формируются преимущественно в долинах рек, но иногда небольшие группы деревьев растут на вершинах и склонах отдельных возвышенностей. В общем же водоразделы полностью безлесны (Функционирование..., 2011).

Характерная черта урочища Пымвашор – термальные источники (Функционирование..., 2011). Закономерно, что разгрузка термальных вод приводит к формированию сообществ более южного, таёжного облика. Ядром урочища является

ручей Пымвашор, принимающий тёплые воды гидротерм, который окаймляют последовательно фация кустарников, лугово-болотная фация и фация еловых редин (Функционирование..., 2011). Берёзовая фация является здесь очень локальной и приуроченной исключительно к выходам тёплых вод. Границей урочища можно считать скальные выходы и крутые склоны, выходящие на водораздельную тундру (Функционирование..., 2011).

Доминантом в составе таксоцены является *B. flavidus* – гнездовой паразит *B. jonellus* (Løken, 1984), обилие которого в выборке меньше в 4,5 раза. Высока численность *B. pratorum* – преферента лесных опушек и малонарушенных таёжных экосистем (Болотов, Колосова, 2006). Обилие же тундровых видов *B. lapponicus*, *B. balteatus* остаётся низким. Таким образом, специфические условия урочища Пымвашор дают возможности для успешного внедрения таёжных видов в состав тундровых группировок шмелей.

Обращает на себя внимание достаточно высокий уровень видового богатства для группировок шмелей окрестностей пос. Амдерма (таблица 5.10) – 9 видов, из них 5 приурочены преимущественно к зоне тайги или являются полизональными: *B. flavidus*, *B. hypnorum*, *B. jonellus*, *B. cingulatus*, *B. lucorum*. Тогда как в типичных тундрах Вайгача отмечено (приложение 3) всего лишь два вида (*B. hyperboreus*, *B. lapponicus*). Закономерно, что на территориях, расположенных на материковой части, видовое богатство характеризуется большими величинами.

Доминантами в составе таксоцены шмелей Амдермы (таблица 5.10) являются арктические *B. hyperboreus*, *B. polaris*, и аркто-бореальный *B. lapponicus* (Pekkarinen, Teräs, 1993). Обилие аркто-бореального *B. balteatus* в топической группировке ниже. Незначительная численность *B. flavidus*, *B. hypnorum*, *B. cingulatus*, *B. lucorum* объясняется влиянием неблагоприятных климатических условий на Югорском п-ове.

Таким образом, результаты исследований позволяют сделать вывод, что зональный градиент в значительной мере определяет особенности топических группировок шмелей. Вдоль широтного трансекта с юга на север прослеживаются перестройки в комплексе доминирующих видов, а также исчезновение видов южного фаунистического элемента и появление видов арктического комплекса.

При этом выявлено, что видовое богатство шмелей максимально в долинах крупных рек и на антропогенных лугах за счёт появления в составе группировок более южных видов, не свойственных зональным тундровым и таёжным ландшафтам.

ГЛАВА 6

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЭКОСИСТЕМ НА СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ ШМЕЛЕЙ

Модельным регионом для изучения экологии шмелей в антропогенных экосистемах были выбраны низовья р. Северная Двина. Биоценозы, характерные для исследованной местности, являются типичными для Европейского Севера России – сочетание хвойных и мелколиственных лесов с антропогенно-нарушенными вырубками, злаково-разнотравными лугами, сорно-рудеральными сообществами и агроценозами.

Таблица 6.1

Характеристика исследованных участков

Степень нарушения раст. покрова, баллы	Число видов шмелей	Район	Участки	№
1	9	пос. Талаги	Бодячник крапивно-тимофеевковый	VII
1	12	о-в Тиноватик	Иван-чайновик тимофеевко-пырейный	XI
1	11	о-в Чубола	Иван-чайновик щучковый	XII
1	12	о-в Куля	Мятник ивняковый	XVI I
2	11	о-в Тиноватик	Клеверник погремковый	IV
2	12	дорога на Усть-Пинегу	Василёчник овсяницевоый	V
2	9	о-в Кего	Бодячник пырейный	VI
2	7	пос. Луковецкий	Клеверник мятликовый	XIX
3	12	о-в Куростров	Клеверник бедреницевоый	III
3	12	пос. Рикасиха	Бодячник чистецово-тимофеевковый	VIII
4	14	с. Холмогоры	Клеверник чертополохово-подорожниковый	I
4	12	о-в Краснофлотский	Иван-чайновик пижмовый	X
5	6	с. Холмогоры	Клеверник подорожниковый	II
6	11	о-в Острова	Бодячник чистецово-мятный	XIII
6	6	о-в Андрианов	Бодячник осотово-пырейный	XIV
7	8	о-в Кего	Лядвенечник клеверный	IX
7	10	станция Илес	Агроценоз	XV
8	3	г. Архангельск	Недотроговник крапивный	XVI

Примечание: обозначение и описание участков см. в разделе 5.1.

Исследованные участки низовьев р. Северная Двина согласно шкале (таблица 3.1) Н.А. Лемезы и М.А. Джус (2008), ранжированы по степени нарушенности растительного покрова (таблица 6.1).

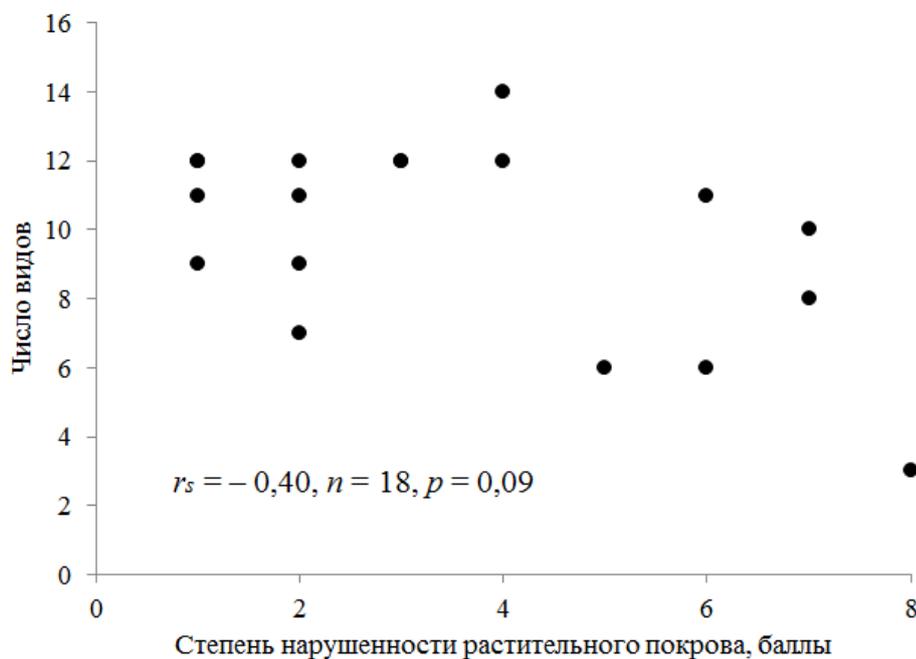


Рисунок 6.1. Диаграмма рассеяния (scatter plot) значений числа видов шмелей и степени нарушенности растительного покрова в исследованных участках (данные по Таблице 6.1)

Зависимость числа видов шмелей от степени нарушенности растительного покрова в исследованных участках оценена на основе рангового коэффициента корреляции Спирмена (Ивантер, Коросов, 2011) (рисунок 6.1). Применение коэффициента Спирмена объясняется использованием в расчётах ранговой шкалы, что не даёт возможности использовать регрессионный анализ и линейную корреляцию.

Полученное значение коэффициента Спирмена (рисунок 6.1) показывает, что связь между изучаемыми признаками статистически незначима. Даже при сильной деградации растительного покрова уровень видового богатства шмелей в выборках достигает высоких значений и близок к таковому в местообитаниях, находящихся под слабым и умеренным антропогенным влиянием.

Данная ситуация обусловлена тем, что шмели для фуражировки удаляются от гнезда на некоторое расстояние и концентрируются на участках цветения рас-

тений-медоносов (Подболоцкая, 2009; Goulson, 2010). Поэтому исследуемые местообитания являются для шмелей кормовыми участками, сами же гнёзда расположены на некотором удалении от них.

Например, *B. schrencki*, *B. sporadicus* и *B. consobrinus* являются типично лесными видами и гнездятся почти исключительно в лесных биотопах (Болотов, Семушин, 2003; Подболоцкая, 2009). Однако, в видовом составе шмелей луга, расположенного рядом с лесным массивом, особи этих шмелей часто весьма многочисленны в сборах (Подболоцкая, 2009). По современным данным, шмели избегают фуражировать на расстоянии менее чем 350–600 м от гнезда (Dramstad, 1996; Подболоцкая, 2009). При этом, дальность фуражировки является видоспецифичной (Walther-Hellwig, Frankl, 2000a, 2000b; Подболоцкая, 2009).

В случае, если площадь антропогенного воздействия на местности достаточно велика, число видов шмелей в выборках снижается до минимума. Наглядным примером, иллюстрирующим данное утверждение, являются селитебные ландшафты (участок XVI) (таблица 6.1). В данной ситуации, разрушение естественных местообитаний на большой площади приводит к резкому снижению числа мест пригодных для гнездования шмелей.

Таблица 6.2

Выборка шмелей из коренных таёжных местообитаний станции Илес

№ п/п	Вид	Число особей в сборах, экз.
1	<i>B. (Th.) pascuorum</i>	7
2	<i>B. (Pr.) hypnorum</i>	1
3	<i>B. (Pr.) pratorum</i>	12
4	<i>B. (Pr.) jonellus</i>	2
5	<i>B. (Pr.) cingulatus</i>	9
6	<i>B. (Bo.) lucorum</i>	4
Всего:		35

В коренных таёжных экосистемах группировки шмелей обладают рядом специфических особенностей (Потапов, 2010). В качестве примера взят участок в окрестностях станции Илес (64°20'36.5"N; 40°36'03.1"E), который представляет собой сосняк бруснично-марьянниковый. Антропогенная нагрузка не выражена. Основные кормовые растения для шмелей: морозка обыкновенная (*Rubus*

chamaemorus L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), марьянник лесной (*Melampyrum sylvaticum* L.). Выборку шмелей не использовали в статистических расчётах из-за её малого объёма (35 экз.) (таблица 6.2).

Исследованная топическая группировка характеризуется низким видовым богатством и обилием шмелей. Такая ситуация объясняется обеднённостью кормовой базы, а также отсутствием непрерывной смены цветущих растений-медоносов в течение летнего сезона. Энтомофильные растения (морозка обыкновенная, брусника, марьянник лесной), которые посещаются шмелями, находятся в фазе полного цветения только в июне и начале июля, а после их отцветания с середины июля шмели здесь больше не встречаются (Потапов, 2010).

Напротив, в большинстве обследованных антропогенных участков в течение летнего сезона образуется непрерывный ряд сменяющих друг друга массово-цветущих кормовых растений, начиная от момента выхода самки с мест зимовки до распада шмелиных семей и массового лёта молодых самцов. В большинстве же малонарушенных местообитаний тайги кормовая база для шмелей обеднена и представлена в основном только представителями семейств Ericaceae, Ranunculaceae, Rosaceae (Шмидт, 2005).

Таким образом, в таёжной зоне Европейского Севера России влияние хозяйственной деятельности человека на топические группировки шмелей не всегда является однозначно отрицательным фактором (Потапов, 2010; Колосова и др., 2011). Большинству антропогенно-нарушенных экосистем сопутствует более высокая комплексность и разнообразие микроландшафтных условий, играющих ключевую роль в успешности гнездования (Радченко, Песенко, 1994; McFrederick, LeVuhn, 2006), и большее видовое богатство энтомофильных растений, чем коренным местообитаниям тайги.

Однако это не значит, что коренные таёжные экосистемы во всех случаях неблагоприятны для шмелей. Например, на пологих склонах отрицательных мезоформ карстового рельефа формируются специфические для таёжной зоны травяные биоценозы – естественные суходольные луга (Шварцман, Болотов, 2008). Здесь представлены ельники крупнотравные с участием аконита северного, бодя-

ка разнолистного, герани лесной и др., что создаёт благоприятные возможности для формирования специфических группировок шмелей, ядро которых составляют преимущественно лесные *B. schrencki* и *B. consobrinus* (Болотов, Колосова, 2006; Шварцман, Болотов, 2008). Сходная ситуация наблюдается в долинах малых таёжных рек, где также формируются крупнотравные сообщества.

Ранее было отмечено (Шварцман, Болотов, 2008), что в условиях антропогенных ландшафтов происходит обогащение фауны видами более южного происхождения, не свойственными коренным местообитаниям северной тайги. К ним относятся *B. ruderarius*, *B. veteranus*, *B. soroeensis*, *B. sichelii* и другие луговые виды (раздел 5.2). В плакорных ландшафтах северной тайги запада Русской равнины эти виды отсутствуют, и в целом они характерны для более южных биомов, чем тайга (Шварцман, Болотов, 2008: по материалам Løken, 1973, 1984). Для малонарушенных местообитаний тайги типичны *B. schrencki*, *B. consobrinus*, *B. cingulatus*, *B. pratorum*, *B. sporadicus* (Шварцман, Болотов, 2008), относящиеся к группе лесных видов (таблица 5.11). Материалы по низовьям р. Северная Двина укладываются в закономерности, полученные по северной тайге запада Русской равнины (Шварцман, Болотов, 2008) – виды южного фаунистического комплекса приурочены в таёжной зоне только к антропогенным ландшафтам.

Таким образом, в антропогенных местообитаниях формируются таксоцены шмелей, которые образуют таёжные виды совместно с видами южного фаунистического комплекса. Коренные экосистемы тайги сформированы типичными для тайги видами. Подобная ситуация наблюдается и в зоне тундры – проникновение таёжных видов в тундровые экосистемы по антропогенно-нарушенным биотопам.

Выявленные в пределах обследованных лугов низовьев Северной Двины 24 вида шмелей составляют порядка 80 % фауны таёжной зоны Европейского Севера России. Этот показатель довольно велик по сравнению с другими регионами. Так, в агроэкосистемах Финляндии отмечается 15 видов шмелей (Bäckman, Tiainen, 2002), Нидерландов – 11 видов (Rond, 2004), Эстонии – всего 8 видов (Mänd et. al., 2004). Различия в видовом богатстве связаны, прежде всего, со степенью преобразования экосистем в ходе агрокультурного воздействия и отчасти с

зональным градиентом. Поэтому в европейских странах наблюдается быстрая деградация сообществ шмелей из-за интенсивного ведения сельского хозяйства.

Напротив, на Европейском Севере России с 1990-х годов начался резкий спад сельскохозяйственного производства и развитие естественных сукцессионных процессов на сельскохозяйственных угодьях (Шварцман, Болотов, 2008). Это приводит к изменениям в группировках шмелей в процессе восстановительных сукцессий от агроэкосистем до зональных сообществ.

По мере зарастания залежей происходит увеличение уровня видового богатства и разнообразия в группировках шмелей благодаря прекращению воздействия антропогенного фактора. На этой стадии сукцессионного развития в состав таксоценов будет успешно внедряться южный фаунистический компонент. При дальнейшей сукцессии луговые биоценозы восстановятся до зональных таёжных экосистем (Работнов, 1992). В этом случае, для топических группировок будут характерны виды шмелей, типичные для зоны тайги.

Таким образом, можно утверждать, что влияние хозяйственной деятельности человека на топические группировки шмелей не всегда является однозначно отрицательным фактором. В зоне тайги большинству антропогенно-нарушенных экосистем сопутствует более высокая комплексность и разнообразие местообитаний, и большее видовое богатство энтомофильных растений, в отличие от коренных таёжных биоценозов. В антропогенных местообитаниях формируются таксоцены шмелей, которые образуют таёжные виды совместно с видами южного фаунистического комплекса (*B. soroeensis*, *B. ruderarius*, *B. sichelii* и др.). Коренные биоценозы тайги сформированы только типичными для тайги видами шмелей.

При интенсивном антропогенном воздействии группировкам шмелей свойственно низкое видовое богатство и резкое преобладание по численности 1–2 эвритопных видов, соответствующее модели экстремальной среды.

Восстановительные сукцессии от агроэкосистем до зональных сообществ на ранних стадиях приводят к увеличению параметров видового богатства и разнообразия в таксоценозах шмелей. В дальнейшем, в климаксовых экосистемах тайги, южный фаунистический компонент исчезнет из состава группировок.

ВЫВОДЫ

1) На Европейском Севере России насчитывается 36 видов шмелей. В Мурманской области зарегистрировано 19 видов, в Республике Карелии – 29 видов, в Архангельской области (без архипелага Новая Земля) – 31 вид, в Ненецком автономном округе – 20 видов, на Новой Земле – 3 вида.

2) Вдоль широтного трансекта с юга на север прослеживаются перестройки в комплексе доминирующих видов, а также исчезновение видов южного фаунистического элемента и появление тундровых видов, т.е. зональный градиент в значительной мере определяет особенности топических группировок шмелей.

3) В количественной структуре большинства группировок шмелей региона присутствуют виды с высоким относительным обилием. Основные доминанты в таёжных экосистемах – *B. lucorum*, *B. jonellus*, *B. pascuorum*, *B. sporadicus*, а в тундровых – *B. lapponicus*, *B. balteatus*, *B. polaris*.

4) На Европейском Севере России к экологической группе луговых видов относятся 16 видов шмелей, 9 видов являются эвритопными, 6 – тундровыми и 5 – лесными.

5) Топические группировки шмелей зональных таёжных лесов отличаются невысоким видовым богатством, для них характерны эвритопные и лесные виды. В тундровых местообитаниях представлены все экологические группы шмелей. Однако, при продвижении на север доля эвритопных, лесных и луговых видов уменьшается.

6) В антропогенных местообитаниях происходит обогащение таксоценов шмелей видами южного происхождения, отсутствующими в коренных местообитаниях тундры и тайги. Однако, при интенсивном антропогенном воздействии, для группировок характерно низкое видовое богатство и резкое преобладание по численности 1–2 эвритопных видов, соответствующее модели экстремальной среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александрова В.Д.* Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 189 с.
2. *Александрова В.Д., Юрковская Т.К.* Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 60 с.
3. Атлас Архангельской области / Под ред. Федорова В.Д. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1976. 72 с.
4. *Баталов А.Е., Шаврина Е.В., Бахматова М.П., Чуракова Е.Ю.* Полевая практика по экологии растений: Учебное пособие. М.: МГУ, 2005. 176 с.
5. *Бей-Биенко Г.Я.* Общая энтомология. М.: Высшая школа, 1966. 496 с.
6. *Богачева И.А., Шалаумова Э.В.* Суточная ритмика активности шмелей на Полярном Урале // Фауна и экология насекомых Урала: Межвузовский сборник научных трудов. Пермь: Пермский государственный университет, 1990. С. 17–26.
7. *Болотов И.Н.* Фауна и экология булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) полуострова Канин и острова Колгуев // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 11. С.1365–1373.
8. *Болотов И.Н., Беспалая Ю.В., Усачева О.В.* Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микроэволюционные процессы // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132. № 1. С. 77–86.
9. *Болотов И.Н., Колосова Ю.С.* Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae: Vombini) в условиях северотаежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // Экология. 2006. № 3. С. 173–183.
10. *Болотов И.Н., Колосова Ю.С.* Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: Vombini) Европейского Севера России: Южный Тиман // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. 2007. № 1. С. 28–39.
11. *Болотов И.Н., Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В., Потанов Г.С., Грищенко И.В.* Механизм компенсации плотностью населения в островных таксоценозах шме-

лей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) и представления о резервных компенсаторных видах // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 3. С. 357–367.

12. *Болотов И.Н., Подболоцкая М.В.* Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России. Соловецкие острова // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. 2003. № 1 (3). С. 74–87.

13. *Болотов И.Н., Семушин А.В.* Охраняемые виды беспозвоночных животных Пинего-Северодвинского междуречья. Эколого-фаунистический кадастр. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2003. 88 с.

14. *Бывальцев А.М.* Шмели (Hymenoptera: Apidae, Bombini) лесостепного и степного юга Западно-Сибирской равнины: фауна и население. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 21 с.

15. *Быков Б.А.* Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с.

16. *Винарский М.В., Андреев Н.И., Андреева С.И., Каримов А.В., Лазуткина Е.А.* Широтная изменчивость разнообразия пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) водоемов Западной Сибири // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 75–83.

17. *Вовейков Г.С.* Разведение шмелей в целях опыления красного клевера. М.-Л.: Академия наук СССР, 1954. 76 с.

18. *Воронов А.Г.* Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.

19. *Городков К.Б.* Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.

20. *Дабратворскі М.* Чмялі-зязюлі (Hymenoptera, Psithyridae) // Наш край. 1928а. № 4. С. 21–23.

21. *Дабратворскі М.* Нашы чмялі // Наш край. 1928б. № 11. С. 21–27.

22. *Дабратворскі М.* Матар'ялы да пазнаньня фаўны чмялёў Беларусі // Матар'ялы да вывучэньня фаўны і флёры Беларусі. Менск: Інстытут Беларускае культуры, 1928в. Т. 2. С. 19–33.

23. *Дабратворскі М.* Матар’ялы да вивучэння фаўны Hymenoptera Беларусі. 1. Psithyridae Менскай акругі // Матар’ялы да вивучэння фаўны і флёры Беларусі. Менск: Інстытут Беларускае культуры, 1929. Т. 4. С. 97–100.
24. *Дедов А.А.* Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар: Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 2006. 160 с.
25. Динамика ландшафтных компонентов внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет. Атлас-монография «Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза». Вып. 2. Общая палеогеография / Отв. ред. Величко А.А. М.: ГЕОС, 2002. 232 с.
26. *Долгин М.М., Филиппов Н.И.* Видовое разнообразие и биотопическое распределение шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Южного Тимана // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2010. № 4. С. 43–47.
27. *Долгин М.М., Филиппов Н.И.* Ландшафтно-зональное распределение шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) северо-востока европейской части России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2012. Т. 117. № 5. С. 25–30.
28. *Ефремова З.А.* Шмели Поволжья. Ульяновск: Ульяновский государственный педагогический институт им. И.Н. Ульянова, 1991. 92 с.
29. *Жижева И.П.* Журавский Андрей Владимирович (1882–1914 гг.) – ученый, основатель Печорской опытной сельскохозяйственной станции. ГУ РК «Национальный архив Республики Коми, 2005 г., ф. Ф-340, оп. 1, л. 1–5.
30. *Журавский А.В.* О западе Большой Земли. Топографический очерк и фауна тундры // Труды Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Отделение зоологии и физиологии. 1904. Т. 35. Вып. 2. С. 65–100.
31. *Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет, 2011. 302 с.

32. *Исаченко А.Г.* Физико-географическая характеристика региона // Состояние окружающей среды Северо-Западного и Северного регионов России. СПб.: Наука, 1995. С. 7–30.
33. *Кайгородова М.С.* Антэкология растений тундр полярного Урала. II. Взаимоотношения между энтомофильными растениями и шмелями // Экология опыления: Межвузовский сборник научных трудов. Пермь: Пермский государственный университет, 1978. Вып. 3. С. 3–13.
34. *Киселёва К.В., Новиков В.С., Октябрёва Н.Б., Черенков А.Е.* Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 175 с.
35. *Колесова Н.С.* Видовое разнообразие и структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*, *Psithyrus*) трансформированных таежных экосистем Вологодской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 18 с.
36. *Колосова Ю.С.* Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) лесных экосистем северной тайги Русской равнины. Дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 149 с.
37. *Колосова Ю.С.* Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombini*) Европейского Севера России: Коношский район Архангельской области // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2010. № 3. С. 57–68.
38. *Колосова Ю.С., Болотов И.Н.* Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombini*) Европейского Севера России: Пинежский государственный заповедник и низовья р. Пинеги // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные и точные науки. 2004. № 2 (6). С. 60–73.
39. *Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В.* Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81 (2). С. 135–141.

40. Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: Vombini) Европейского Севера России: полуостров Канин // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2010а. № 2. С. 53–58.
41. Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Vombini) Европейского Севера России: дельта р. Печоры и о-в Колгуев // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2010б. № 3. С. 69–75.
42. Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Шмели (Hymenoptera, Apidae) лесотундры и тундры на Северо-Востоке Европы // Зоологический журнал. Т. 90. № 8. 2011а. С. 959–965.
43. Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Vombini) Европейского Севера России: окрестности космодрома «Плесецк» Архангельской области // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2011б. №1. С. 45–54.
44. Колосова Ю.С., Потапов Г.С., Подболоцкая М.В. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Vombini) Европейского Севера России: низовья р. Северной Двины // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. 2011. № 3. С. 43–48.
45. Колосова Ю.С., Потапов Г.С., Подболоцкая М.В. Сезонная динамика в популяциях шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Vombus*) в условиях северной тайги // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2012. № 1. С. 71–76.
46. Королева Н.Е. Зональная тундра на Кольском полуострове – реальность или ошибка? // Вестник МГТУ. 2006. Т. 9. № 5. С. 747–756.
47. Купчикова Л.М. Опыление красного клевера шмелями в Коми АССР // Труды Коми филиала АН СССР. 1954. № 2. С. 83–90.
48. Купчикова Л.М. Гнездование шмелей в Коми АССР // Энтомологическое обозрение. 1959. Т.38. Вып. 3. С. 540–545.
49. Купчикова Л.М. Шмели Коми АССР и их питание // Труды Коми филиала АН СССР. 1960. № 9. С. 82–91.

50. *Левченко Т.В.* Зоогеографическая характеристика фауны пчел (Hymenoptera, Apoidea) Московской области // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 2009. Т. 114. Вып. 1. С. 14–21.
51. *Левченко Т.В.* Фауна и экология пчел (Hymenoptera, Apoidea) Московской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2010. 23 с.
52. *Лемеза Н.А., Джус М.А.* Геоботаника: Учебная практика. Минск: Вышэйшая школа, 2008. 255 с.
53. *Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А.* Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М.: Мысль, 1976. 448 с.
54. *Мороз О.Ю.* Сучасний стан популяцій видів джмелів та джмелів-зозуль (Hymenoptera, Apidae, Bombini) на території України // Вісник національного університету водного господарства та природокористування. 2009. Вип. 3 (47). Ч. 1. С. 65–71.
55. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
56. Номенклатура сосудистых растений Архангельской области / Под ред. Е. В. Шавриной. Архангельск: Поморский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 2005. 68 с.
57. *Ольшванг В. Н.* Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. С.53–55.
58. Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет / Отв. ред. Герасимов И.П., Величко А.А. М.: Наука, 1982. 175 с.
59. *Панфилов Д.В.* К экологической характеристике шмелей в условиях Московской области // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В.П. Потемкина. 1956. Т. 61. С. 467–483.
60. *Панфилов Д.В.* Шмели (Bombidae) Московской области // Ученые записки Московского городского педагогического института имени В.П. Потемкина. 1957а. Т. 65. С. 191–219.
61. *Панфилов Д.В.* Опыт реконструкции палеогеографии Северной Евразии в четвертичном периоде по материалам современной фауны шмелей // Вопросы па-

леобиогеографии и биостратиграфии. Труды I сессии палеонтологического общества. М.: Госгеолтехиздат, 1957б. С. 97–106.

62. *Панфилов Д.В.* Особенности биоценотической структуры и географического распространения фауны насекомых Прииссыккуля // В кн.: Исаков Ю.А. (ред.). Исследование географии природных ресурсов животного и растительного мира (К 60-летию со дня рождения А.Н. Формозова). М.: Академия наук СССР, 1962а. С. 162–198.

63. *Панфилов Д.В.* Применение территориальной экологической схемы для исследования местообитаний насекомых (на примере шмелей) // В кн.: Исаков Ю.А. (ред.). Исследование географии природных ресурсов животного и растительного мира (К 60-летию со дня рождения А.Н. Формозова). М.: Академия наук СССР, 1962б. С. 235–241.

64. *Панфилов Д.В.* Общий обзор населения пчелиных Евразии // Исследования по фауне Советского Союза. Труды Зоологического музея МГУ. 1968. Т. 11. М.: МГУ. С. 18–35.

65. *Панфилов Д.В.* Определительные таблицы видов сем. *Apidae* – Пчелиные // Определитель насекомых европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. Т. 3. Ч. 1. С. 508–519.

66. *Панфилов Д.В.* Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 73 – 125. Л.: Наука, 1981. С. 22–28.

67. *Панфилов Д.В.* Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 126 – 178. Л.: Наука, 1982. С. 25–28.

68. *Панфилов Д.В.* Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 179 – 221. Л.: Наука, 1984. С. 28–32.

69. *Панфилов Д.В., Зимина Л.В.* Некоторые данные о гнездовании и поведении шмелей (*Hymenoptera, Bombus*) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 1962. Т. 67 № 3. С. 38–44.

70. *Пеккаринен А.* Евросибирский элемент в фауне шмелей Фенноскандии (*Hymenoptera, Apidae: Bombus* и *Psithyrus*) // Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. Л.: Зоологический институт РАН, 1988. С. 118–126.

71. *Песенко Ю.А.* К методике количественных учетов насекомых-опылителей // Экология. 1972. Т. 3. № 1. С. 88–95.
72. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 182 с.
73. *Подболоцкая М.В.* Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Соловецких островов. Дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 152 с.
74. *Подболоцкая М.В., Филиппов Б.Ю.* Видовой состав шмелей Архангельской области // VIII Ломоносовские чтения: Тезисы докладов. Архангельск: Поморский педуниверситет, 1996. С. 104–105.
75. *Полевой А.В., Хумала А.Э.* Насекомые // Природные комплексы Вепской волости: особенности, современное состояние, охрана и использование. Петрозаводск: Карельский Научный центр РАН, 2005. С. 172–186.
76. *Полевой А.В., Хумала А.Э., Яковлев Е.Б.* Итоги изучения энтомофауны Кижских шхер за десятилетний период (1994–2003 гг.) // Материалы научно-практического семинара «10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Кижский». Петрозаводск: Карельский Научный центр РАН, 2005. С. 101–119.
77. *Потапов Г.С.* Шмели (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) по градиенту антропогенных преобразований ландшафтов в дельте Северной Двины // Труды русского энтомологического общества. 2010. Т.81 (2). С. 153–159.
78. *Потапов Г.С., Колосова Ю.С.* Фауна и зоогеографическая характеристика шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) Хибин // Евразийский энтомологический журнал. 2011. № 10 (4). С. 483–485.
79. *Потапов Г.С., Колосова Ю.С.* Фауна и население шмелей по широтному градиенту на Европейском Севере России // Вестник Тюменского государственного университета. 2012. № 6. С. 55–60.
80. *Потапов Г.С., Колосова Ю.С., Гофаров М.Ю.* Зональное распределение видов шмелей (Hymenoptera, Apidae) на Европейском Севере России // Зоологический журнал. 2013а. Т. 92. № 10. С. 1246–1252.
81. *Потапов Г.С., Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В.* Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Карелии // Вестник Северного (Арк-

тического) федерального университета. Серия: Естественные науки. 2013б. № 4. С. 70–76.

82. Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата / Под ред. Ю.Г. Шварцмана, И.Н. Болотова. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2007. 184 с.

83. *Прокопьев Е.П., Рыбина Т.А.* Опыт мониторинга синантропизации и антропогенной трансформации растительного покрова особо охраняемых природных территорий г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 109–118.

84. *Пузаченко Ю.Г.* Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Издательский центр «Академия», 2004. 416 с.

85. *Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: МГУ, 1992. 352 с.

86. *Радченко В.Г., Песенко Ю.А.* Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). СПб.: Изд-во Зоологического института РАН, 1994. 351 с.

87. *Седых К.Ф.* Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1974. 188 с.

88. *Сергиенко В.Г.* Флора полуострова Канина. Л.: Наука, 1986. 148 с.

89. *Синтенис Ф.Ф.* Diptera и Hymenoptera, собранные Канинской экспедицией // Записки Императорского русского географического общества. 1904. № 41. С. 277–284.

90. *Скворцов В.Э.* Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. М.: Гринпис России, 2000. 587 с.

91. *Скорилов А.С.* Шмели Палеарктики // Известия Северной областной станции защиты растений от вредителей. 1922а. Т. VII. С. 5–160.

92. *Скорилов А.С.* Шмели Петроградской губернии // Фауна Петроградской губернии. 1922б. Т. 2. № 11. С. 26–74.

93. *Скорилов А.С.* К фауне шмелей Ярославской губернии // Труды Ярославского естественно-исторического и краеведческого общества. 1925. № 4. С. 21–25.

94. *Талшев В.И.* Определитель высших растений Европейской части СССР. М.: Сельхозгиз, 1941. 648 с.

95. *Татаринов А.Г., Долгин М.М.* Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
96. *Филиппов Н.И., Долгин М.М.* Зоогеографическая характеристика фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Северо-Востока России // Известия Коми Научного центра УрО РАН. 2011. № 7. С. 55–58.
97. Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. М.-Л.: Академия наук СССР, 1954. 704 с.
98. *Фридолин В.Ю.* Животно-растительное сообщество горной страны Хибин. Биоценологические исследования 1930–1935 гг. // Труды Кольской базы Академии наук СССР. Т.3. М.-Л.: Академия наук СССР, 1936. 295 с.
99. Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период / Под ред. К.Г. Боголицына, И.Н. Болотова. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2011. 252 с.
100. *Хумала А.Э.* К фауне стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Apsocrita) заповедника «Кивач» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. 1997. Вып. 1. С. 50–72.
101. *Хумала А.Э.* Изучение энтомофауны островных экосистем Онежской губы Белого моря // Природное и культурное наследие Северной Фенноскандии. Материалы международной конференции. Петрозаводск: Карельский Научный центр РАН, 2003. С. 83–89.
102. *Хумала А.Э.* К фауне насекомых заповедника «Кивач» // Труды Карельского Научного центра РАН. 2006. Вып. 10. С. 153–159.
103. *Хумала А.Э., Полевой А.В.* К фауне насекомых Карельского побережья и островов Белого моря // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. (Оперативно-информационные материалы). Петрозаводск: Карельский Научный центр РАН, 1999. С. 106–113.
104. *Хумала А.Э., Полевой А.В.* К фауне насекомых юго-востока Карелии // Труды Карельского Научного центра РАН. Серия Биогеография. 2009. Вып. 9. С. 53–75.

105. *Чернов Ю.И.* Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне // Вопросы географии. 1966. № 69. С. 76–97.
106. *Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
107. *Чернов Ю.И.* Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.
108. *Чернов Ю.И.* Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 10. С. 1221–1238.
109. *Чернов Ю.И., Пенев Л.Д.* Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 5. С. 515–531.
110. *Чернов Ю.И., Татаринов А.Г.* Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) в фауне Арктики // Зоологический журнал. 2006. № 10. С. 1205–1229.
111. *Шанцер И.А.* Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 470 с.
112. *Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н.* Пространственно-временная неоднородность таежного биома в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург: Изд-во Уральского отделения РАН, 2008. 302 с.
113. *Шмидт В.М.* Флора Архангельской области. СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, 2005. 346 с.
114. *Якобсон Г.Г.* Насекомые Новой Земли // Записки Императорской академии наук. Физико-математическое отделение. 1899. № 8. С. 1–74.
115. *Яковлев Е.Б., Полевой А.В., Хумала А.Э.* Энтомофауна заказника «Кижские шхеры» // Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Труды Карельского Научного центра РАН. Серия: Биогеография. Петрозаводск: Карельский Научный центр РАН, 1999. С. 87–90.
116. *Ahrné K., Bengtsson J.* Bumblebees (*Bombus* spp.) along a gradient of increasing urbanization // PLoS ONE. 2009. V. 4. № 5. URL: <http://www.plosone.org>.
117. *Alanen E.L.* Bumblebees density in agroecosystems during the starting stage of the colonies and its implications for pollination service. Licentiate thesis in agroecology. Helsinki: University of Helsinki, 2009. 82 p.

118. *Alford D.V.* Bumblebees. London: Davis-Poynter, 1975. 325 p.
119. Annotated Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants / R. Elven (ed.). Oslo: University of Oslo, Natural History Museum, 2013. URL: <http://nhm2.uio.no/paf/>
120. *Bäckman J.-P., Tiainen J.* Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*) // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2002. V. 89. P. 53–68.
121. *Benton T.* *Bombus ruderarius* (Müller, 1776): Current knowledge of its autecology and reasons for decline. West Sussex: Hymettus Ltd., 2008. 26 p.
122. *Bergström G., Svensson B. G.* Characteristic marking secretions of the forms *lapponicus* and *scandinavicus* of *Bombus lapponicus* Fabr. (Hym., Apidae) // Chemica Scripta. 1973. № 4. P. 231–238.
123. *Cameron S.A., Hines H.M., Williams P.H.* A comprehensive phylogeny of the bumblebees (*Bombus*) // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. № 91. P. 161–188.
124. *Carvell C., Roy D.B., Smart S.M., Rywell R.F., Preston C.D., Goulson D.* Declines in forage availability for bumblebees at a national scale // Biological Conservation. 2006. V. 132. P. 481–489.
125. CAVM Team. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1:7500000. Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF). Map №1. Anchorage: U.S. Fish and Wildlife service, 2003.
126. *Cederhjelm I.* Faunae Ingricae. Prodrum Exhibens Methodicam Descriptionem. Insectorum Agri Petropolensis. Praemissa Mammalium, Avium, Amphibiorum, et Piscium Enumerationes. Lipsiae: Impensis Iohann. Fried. Hartknoch., 1798. 348 p.
127. *Celary W.* Sto lat dla pszczół // Panorama Entomologia. 2007. № 1 (9). P. 12–15.
128. *Charman T.G., Sears J., Bourke A.F.G., Green R.E.* Phenology of *Bombus distinguendus* in the Outer Hebrides // The Glasgow Naturalist. 2009. V. 25. P. 35–42.
129. *Dalla Torre K.W.* Bemerkungen zur Gattung *Bombus* Ltr. Die *Bombus*-Arten Tirols // Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereines in Innsbruck. 1877. № 1. P. 285–298.

130. *Dramstad W.E.* Do bumblebees (Hymenoptera: Apidae) really forage close to their nests? // *Journal of Insect Behavior*. 1996. V. 9. P. 163–182.
131. *Elfving R.* Die Hummeln und Schmarotzerhummeln Finnlands // *Fauna Fennica*. 1960. № 10. P. 1–44.
132. *Elfving R.* Die Bienen Finlands // *Fauna Fennica*. 1968. № 21. P. 1–69.
133. *Friese H.* Die arktischen Hymenopteren, mit Ausschluss der Tenthrediniden // *Fauna Arctica*. 1902. Band 2. P. 439–498.
134. *Friese H., Wagner F.* Zoologische Studien an Hummeln. II. Die Hummeln der Arktis, des Hochgebirges und der Steppe // *Festschrift zum sechzigsten Geburtstage der Herrn Geheimen Hofrats Prof. Dr. Johann Wilhelm Spengler in Giessen*. 1912. Band 1. P. 155–210.
135. *Goulson D.* *Bumblebees. Behaviour, Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press, 2010. 330 p.
136. *Goulson D., Hanley M.E, Darvill B., Ellis J.S.* Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.) // *Journal of Insect Conservation*. 2006. № 10. P. 95–103.
137. *Handlirsch A.* Die Hummelsammlung des k.k. naturhistorischen Hofmuseums // *Annalen des K.K. Naturhistorischen Hofmuseums*. 1888. Band III. P. 209–251.
138. *Hines H.M.* Historical biogeography, divergence times, and diversification patterns of bumble bees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) // *Systematic Biology*. 2008. V. 57. № 1. P. 58–75.
139. *Holmgren A.E.* Insecta a viris dortissimis Nordenskiöld illum Ducem sequentibus in Insulis Waigatsch et Novaja Semlia a 1875 collecta, Hymenoptera et Diptera // *Entomologisk Tidskrift*. 1883. № 4. P. 143–190.
140. *Kleefman W.* Massale hommelsesterfte onder lindes. Giftige nectar of hongersdood door voedselconcurrentie? // *Wetenschapswinkel Biologie*. 2002. Rapport 57. 32 p.
141. *Konovalova I.B.* The bumble bees of Ukraine: species distribution and floral preferences // *Psyche*. 2010. P. 1–10.

142. *Krombein K.V., Hurd P.D.* Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico. Volume 2. Apocrita (Aculeata). Washington: Smithsonian Institution Press, 1979. 2209 p.
143. *Kruseman G.* Tabellen tot het bepalen van de Nederlandische soorten der Genera *Bombus* Latr. en *Psithyrus* Lep. // Tijdschrift voor Entomologie. Feestbundel ter gelegenheid van het honderdjarig bestaan der Vereeniging. 1945. V. 88. P. 173–188.
144. *Legendre P., Gallagher E.D.* Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia*. 2001. V. 129. P. 271–280.
145. *Leinonen R., Söderman G., Kutenkova N.* Results from pollinator monitoring in Kivach 1997–1999 // Труды Карельского Научного центра РАН. 2006. Вып. 10. С. 85–89.
146. *Løken A.* Bumble bees in relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord) // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1950. Bind VIII. Hefte 1–3. P. 1–16.
147. *Løken A.* Observations on Norwegian bumble bee nests (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1961. Bind XI. Hefte 5–6. P. 255–268.
148. *Løken A.* Studies of Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // *Norsk Entomologisk Tidsskrift*. 1973. V. 20. № 1. P. 1–218.
149. *Løken A.* Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae) // *Entomologica Scandinavica*. 1984. №. 23. P. 1–45.
150. *Mänd M., Martin A.-J., Viiralt R., Geherman V., Karise R., Koskor E.* Kimalaste toiduressursid ökoloogilise ja konventsionaalse maaviljelusega taludes Eestis // *Agraarteadus*. 2004. № 15 (1) P. 28–37.
151. *McFrederick S., LeBuhn G.* Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? // *Biological conservation*. 2006. № 129. P. 372–382.
152. *Monsevičius V.S.* A check-list of wild bee species (Hymenoptera, Apoidea) of Lithuania with data to their distribution and bionomics // *New and Rare for Lithuania Insect Species. Records and Descriptions of 1994–1995*. Vilnius: Institute of Ecology, 1995. P. 7–144.
153. *Pape T.* Bjørnedyr, mider og insekter fra en humlebirede i Grønland // *Entomologiske Meddelelser*. 1986. № 53. P. 75–81.

154. Pawlikowski T. Klucze do oznaczania owadów Polski. Część XXIV. Błonkówki – Hymenoptera. Zeszyt 68h. Pszczołowate – Apidae. Toruń: Oficyna wydawnicza Turpress, 1996. 56 p.
155. Pekkarinen A., Teräs I., Viramo J., Paatela J. Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus*) in eastern Fennoscandia // Notulae Entomologicae. 1981. № 61. P. 71–89.
156. Pekkarinen A., Teräs I. Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae) // Annales Zoologici Fennici. 1993. № 30. P. 187–208.
157. Pesenko Yu.A., Astafurova Yu.V. Annotated Bibliography of Russian and Soviet Publications on the Bees (Hymenoptera: Apoidea; excluding *Apis mellifera*): 1771–2002. Linz: Denisia, 2003. 618 p.
158. Pittioni B. Die Hummeln und der Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel. II. Spezieller Teil // Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia. 1939. Band XII. P. 49–122.
159. Pittioni B. Die boreoalpinen Hummeln und Schmarotzerhummeln (Hymen., Apidae, Bombinae). Teil 1 // Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia. 1942. Band XV. P. 155–218.
160. Pittioni B. Die boreoalpinen Hummeln und Schmarotzerhummeln (Hymen., Apidae, Bombinae). Teil 2 // Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia. 1943. Band XVI. P. 1–78.
161. Poppius B. Zur Kenntnis der Hummel-Fauna der Halbinsel Kanin // Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica. 1908. V. 34. P. 85–89.
162. Prÿs-Jones O.E., Corbet S.A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press, 1987. 86 p.
163. Ranta E. Species structure of North European bumblebee communities // OIKOS. 1982. № 38. P. 202–209.
164. Reuter O.M. Entomologiska meddelanden från societetas pro fauna et flora Fennica sammanträden åren 1880 och 1881 // Entomologisk Tidskrift. 1882. № 3. P. 153–156.
165. Richards O.W. Some notes on the humble-bees allied to *Bombus alpinus* // Tromsø Museum Årshefter. 1927. № 6. P. 1–32.

166. *Risberg J.O.* Humlor (*Bombus*) på ekologiska och konventionella gårdar – odlingssystemets och landskapets betydelse för en ekologisk hyckelresurs. Uppsala: Institutionen för ekologi och växtproduktionslära, 2004. 64 p.
167. *Rond de J.* Atlas van de wilde bijen in de Amsterdamse Waterleidingduinen. Amsterdam: Waterleidingbedrijf Amsterdam. 127 p.
168. *Sepp K., Mikkb M., Mändc M., Truu J.* Bumblebee communities as an indicator for landscape monitoring in the agri-environmental programme // *Landscape and Urban Planning*. 2004. V. 67. P. 173–183.
169. *Schmiedeknecht O.* Apidae Europeae. Sachsen: Gumperae et Berolini, 1883. 1071 p.
170. *Skorikov A.S.* Die grönländischen Hummeln im Aspekte der Zirkumpolarfauna // *Særtryk af Entomologiske Meddelelser*. 1937. № 20. P. 37–64.
171. *Sladen F.W.L.* The humble-bee, its life-history and how to domesticate it, with a description of all the British species of *Bombus* and *Psithyrus*. London: Macmillan and Co., 1912. 283 p.
172. *Smith E.P., van Belle G.* Nonparametric estimation of species richness // *Biometrics*. 1984. № 40. P. 119–129.
173. *Söderman G., Leinonen R.* Suomen mesipistiäiset ja niiden uhanalaisuus. Helsinki: Tremex Press, 2003. 420 p.
174. *Svensson B.G.* Morphological studies on the two Scandinavian subspecies of *Bombus lapponicus* Fabr. (Hym., Apidae) // *Entomologisk Tidskrift*. 1973. № 94. P. 140–147.
175. *Svensson B.G.* *Pyrobombus lapponicus* auct., in Europe recognized as two species: *P. lapponicus* (Fabricius, 1793) and *P. monticola* (Smith, 1849) (Hymenoptera, Apoidea, Bombinae) // *Entomologica Scandinavica*. 1979. № 10. P. 275–296.
176. *Teräs I.* Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland // *Acta Zoologica Fennica*. 1985. № 179. P. 1–120.
177. *Wahlberg C.* Iakttagelser öfver de nordiska humlorna // *Förhandlingar vid de skandinaviske naturforskarnes*. 1851. № 6. P. 230–233.

178. *Wahlberg C.* Iakttagelser och anmärkningar öfver de nordiska humlorna // Öfversicht af Kongl. Vetenskaps-Akademiens förhandlingar. 1854. № 11. P. 199–211.
179. *Wahlberg C.* Beobachtungen über die nordischen Hummeln // Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften. 1857. Band 9. P. 132–136.
180. *Walther-Hellwig K., Frankl K.* Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae) // Journal of Insect Behavior. 2000a. V. 13. № 2. P. 239–246.
181. *Walther-Hellwig K., Frankl K.* Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hymenoptera, Apidae), in an agricultural landscape // Journal of Applied Entomology. 2000b. V. 124. P. 299–306.
182. *Willame D.* Travaux d'entomologie, biographie et œuvre d'Alexandre S. Skorikov. Mons: Université de Mons-Hainaut Ecole d'Interpretes Internationaux, 1999. 163 p.
183. *Williams P.H.* The distribution and decline of British bumblebees (*Bombus* Latr.) // Journal of Apicultural Research. 1982. № 24 (4). P. 236–245.
184. *Williams P.H.* An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series. 1998. V. 67. № 1. P. 79–152.
185. *Williams P.H.* Bumblebees of the World. London: The Natural History Museum. 2013. URL: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/bombus/index.html>.
186. *Williams P.H., Cameron S.A., Hines H.M., Cederberg B., Rasmont P.* A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*) // Apidologie. 2008. № 39. P. 1–29.
187. *Williams P.H., Hernández L.* Distinguishing females of the bumblebees *Bombus ruderatus* (F.) from *Bombus hortorum* (L.) in Britain: a preliminary application of quantitative techniques. London: The Natural History Museum, 2000. 25 p.
188. *Zetterstedt I.W.* Insecta Lapponica. Lipsae: Sumtibus Leopoldi Voss, 1838. 1139 p.

Приложение 1

Аннотированный список видов шмелей Европейского Севера России

Географические координаты пунктов сбора материала (авторские сборы и фондовые музейные коллекции)

Название	Широта (N)	Долгота (E)	Фондовые коллекции
п-ов Рыбачий, Вайда губа	69°55′	31°58′	ZIN
перешеек п-ова Рыбачий	69°44′	32°05′	ZIN
пос. Печенга	69°28′	31°07′	IEPN
р. Титовка	69°28′	31°45′	IEPN
р. Западная Лица	69°21′	32°08′	IEPN
о-в Харлов	68°48′	37°19′	ZIN
р. Йоканьга	67°57′	39°42′	ZIN
мыс Святой Нос	68°09′	39°44′	ZIN
г. Александровск	69°11′	33°26′	ZIN ZMMU NHM
о-в Кильдин	69°20′	34°08′	ZIN
губа Порчниха	69°04′	36°16′	ZIN
Оленья губа	69°12′	33°20′	ZIN
Средняя губа	69°08′	33°33′	ZIN
о-в Екатерининский	69°12′	33°27′	ZIN
Хибины, хребет Поачвумчорр	67°41′	33°36′	ZIN ZMMU
Хибины, оз. Большой и Малый Вудъявр	67°38′	33°40′	ZIN ZMMU NHM
Хибины, хребет Ку-кисвумчорр	67°39′	33°41′	ZIN ZMMU
Хибины, р. Юкспор-рйок	67°39′	33°49′	ZIN ZMMU
Хибины, оз. Гольцовое	67°50′	33°39′	IEPN
станция Магнетиты	68°41′	33°07′	IEPN
г. Оленегорск	68°07′	33°17′	IEPN
г. Апатиты	67°34′	33°21′	IEPN
г. Кандалакша	67°09′	32°21′	IEPN
пос. Лоухи	66°04′	32°59′	IEPN
оз. Паанаярви	66°16′	30°19′	IEPN
пос. Пушной	64°23′	34°07′	IEPN
г. Сегежа	63°46′	34°17′	IEPN
д. Пяльма	62°24′	35°53′	IEPN
о-в Русский Кузов	64°56′	35°08′	IEPN
Соловецкие о-ва	65°01′	35°42′	IEPN NARFU
г. Архангельск	64°32′	40°26′	IEPN

			NARFU
г. Северодвинск	64°36′	40°48′	IEPN
с. Холмогоры	64°13′	41°39′	IEPN
пос. Луковецкий	64°18′	41°58′	IEPN
Пинежский государственный заповедник (ПГЗ)	64°33′	43°10′	IEPN
с. Большой Бор	63°36′	39°06′	IEPN
г. Мирный	62°45′	40°19′	IEPN
с. Верхняя Тойма	62°14′	45°00′	IEPN
с. Ильинско-Подомское	61°07′	47°56′	IEPN
д. Копалинская	62°03′	42°56′	IEPN
д. Абакумово	61°34′	39°04′	IEPN
Кенозерский национальный парк (КНП)	62°04′	38°11′	IEPN
Геобиосферный стационар (ГБС) Ротковец	60°51′	39°30′	IEPN
с. Койда	66°22′	42°33′	IEPN
с. Несь	66°36′	44°40′	IEPN
пос. Шойна	67°52′	44°09′	IEPN
г. Нарьян-Мар	67°38′	53°03′	IEPN
урочище Пымвашор	67°09′	61°51′	IEPN
пос. Амдерма	69°45′	61°40′	IEPN
о-в Колгуев (пос. Бугрино)	68°47′	49°19′	IEPN
о-в Вайгач	70°23′	59°16′	IEPN ZMMU
архипелаг Новая Земля	72°21′	52°44′	ZIN ZMMU NHM

Условные обозначения фондовых коллекций:

- 1) IEPN – Институт экологических проблем Севера УрО РАН, г. Архангельск
- 2) NARFU – Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, г. Архангельск
- 3) ZIN – Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург
- 4) ZMMU – Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва
- 5) NHM – Natural History Museum, London.

Условные обозначения в списке исследованного материала: ♀ – самка; ♂ – рабочая особь; ♂ – самец; 11.VIII.2011 – дата сбора (число, месяц, год); [...] – фамилия сборщика.

1. *Bombus (Kallobombus) soroeensis* (Fabricius 1777)

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 10.VIII.2011, 1♂ [Потапов]; Пушной, 11.VIII.2011, 1♂ [Потапов]. **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 41♀, 27♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VIII.2010, 32♀, 45♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 7♀, 2♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 19.VIII.2000, 16♀, 18♂ [Болотов]; Мирный, 19.–22.VIII.2007, 7♀, 23♂ [Колосова]; КНП, 10.–12.VIII.2004, 16.–17.VIII.2008, 37♀, 2♂ [Подболоцкая]; Верхняя Тойма, 24.VII.2000, 1♀ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VII.–VIII.1994, VIII.1996, 2♀, 4♂ [Филиппов]; Копалинская, VII.2001, 2.VIII.2001, 24♀, 9♂ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 5♀, 15♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 35♀, 16♂ [Колосова, Подболоцкая].

2. *Bombus (Subterraneobombus) distinguendus* Morawitz 1869

Исследованный материал: **Мурманская область:** Апатиты, 28.VII.2012, 1♀ [Потапов]. **Республика Карелия:** Сегежа, 11.VIII.2011, 4♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, VII.–VIII.2007, VI.–VII.2008, 4♀, 4♀ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 60♀, 26♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 5♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 5♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 14.VII.2000, 2♀ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VII.2007, 24.VII.2009, 26.VII.2009, 1♀, 2♀, 8♂ [Колосова]; КНП, 7.–11.VIII.2004, 20.VII.2006, 11.–12.VIII.2008, 30♀, 11♀, 16♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 2♀, 2♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 1.–2.VIII.1996, 4♀, 4♂ [Филиппов]; Копалинская, 26.VII.2001, 2.VIII.2001, 1♀, 2♂ [Игловский]; Ротковец, VIII.2003, 15.–16.VIII.2007, 3♀, 1♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 28.VI.2002, 1.VII.2002, 2♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 14.VIII.2005, 1♀ [Радюкина].

3. *Bombus (Megabombus) hortorum* (Linnaeus 1761)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Апатиты, 28.VII.2012, 1 ♀ [Потапов]. **Республика Карелия:** Сегежа, 11.VIII.2011, 1 ♀ [Потапов]; Пушной, 11.VIII.2011, 1 ♂ [Потапов]; **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 116 ♀, 33 ♂ [Потапов]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 18 ♀, 3 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 34 ♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 14.VII.2000, 15.VII.2000, 6 ♀ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.–13.VII.2009, 24.–26.VII.2009, 23 ♀, 1 ♀, 6 ♂ [Колосова]; КНП, 8.–11.VIII.2004, 19.–22.VII.2006, 11.–12.VIII.2008, 55 ♀, 10 ♀, 26 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Ильинско-Подомское, 1.VIII.1993, 1 ♀ [Филиппов]; Копалинская, 2.VIII.2001, 1 ♀ [Игловский]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 7 ♀, 2 ♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, VII.–VIII.2002, 7 ♀ [Болотов]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 30.VIII.2010, 4.IX.2010, 3.VIII.2012, 3 ♀, 1 ♂ [Болотов, Скютте].

4. *Bombus (Megabombus) consobrinus* Dahlbom 1832

Исследованный материал: **Архангельская область:** Архангельск, 13.VIII.2010, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, 26.VIII.1997, 1 ♀ [Болотов]; ПГЗ, VIII.2004, 126 ♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 14.VII.2000, 1 ♀ [Болотов]; КНП, 8.VIII.2004, 1 ♀, 4 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Ильинско-Подомское, 19.VIII.1994, 1 ♀ [Филиппов]; Ротковец, 27.–30.VIII.2003, 15.–16.VIII.2007, 8 ♀ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 2.VII.2002, 16.VIII.2002, 3 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Нарьян-Мар, 8.VIII.2005, 2 ♀ [Радюкина].

5. *Bombus (Laesobombus) laesus* Morawitz 1875

Исследованный материал: **Архангельская область:** Ильинско-Подомское, 2.VIII.1996, 31.VIII.1996, 2 ♂ [Филиппов]; Копалинская, 26.VII.2001, 1 ♂ [Игловский].

6. *Bombus (Thoracobombus) muscorum* (Linnaeus 1758)

Исследованный материал: **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 1.VIII.2009, 1 ♀ [Подболоцкая]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 10 ♀ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, 28.VIII.1997, 1 ♂ [Болотов]; Большой Бор, 14.VII.2000, 16.VII.2000,

19.VIII.2000, 6 ♀, 1 ♂ [Болотов]; КНП, 9.–10.VIII.2004, 1 ♀, 2 ♂ [Подболоцкая, Колосова].

7. *Bombus (Thoracobombus) ruderarius* (Müller 1776)

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 6 ♀, 1 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1 ♀, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 7 ♀ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 14 ♀, 6 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 5 ♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 13.VII.2000, 16.VII.2000, 3 ♀ [Болотов]; Мирный, 19.VIII.2007, 12.VII.2009, 24.VII.2009, 3 ♀, 2 ♂ [Колосова]; КНП, 7.–11.VIII.2004, 18.–22.VII.2006, 10.–16.VIII.2008, 359 ♀, 13 ♀, 112 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1 ♀ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VIII.1993, VII.–VIII.1994, VIII.1996, 11 ♀, 6 ♂ [Филиппов]; Копалинская, 19.VII.2001, 26.–27.VII.2001, 1 ♀, 2 ♂ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, 27.–29.VIII.2003, VIII.2007, 59 ♀, 13 ♂ [Колосова, Подболоцкая].

8. *Bombus (Thoracobombus) veteranus* (Fabricius 1793)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Апатиты, 28.VII.2012, 2 ♀ [Потапов]; Кандалакша, 29.VII.2012, 3 ♀ [Потапов]. **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 5 ♀, 11 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 8 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Пушной, 11.VIII.2011, 1 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 86 ♀, 91 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 17 ♀, 17 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 3 ♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.06.2000, 13.VII.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 10 ♀ [Болотов]; Мирный, 12.VII.2009, 24.VII.2009, 26.VII.2009, 7 ♀, 2 ♀, 1 ♂ [Колосова]; КНП, 18.–22.VII.2006, 10.–16.VIII.2008, 35 ♀, 3 ♀, 6 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 24.VII.2000, 1 ♀ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VII.–VIII.1993, VII.–VIII.1994, VIII.1996, 16 ♀, 3 ♂ [Филиппов]; Копалинская, 19.VII.2001, 25.–27.VII.2001, 29.VII.2001, 2.VIII.2001, 27 ♀, 10 ♂ [Игловский]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 76 ♀, 34 ♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 2.VII.2002, 1 ♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 21.VIII.2005, 1 ♀ [Радюкина].

9. *Bombus (Thoracobombus) deuteronymus* Schulz 1906

Исследованный материал: **Архангельская область:** КНП, 7.–13.VIII.2004, 18 ♀, 5 ♀, 26 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Ильинско-Подомское, 1.VIII.1996, 1 ♀ [Филиппов]; Ротковец, 27.–28.VIII.2003, 16.VIII.2007, 25 ♂ [Колосова, Подболоцкая].

10. *Bombus (Thoracobombus) humilis* Illeger 1806

Исследованный материал: **Архангельская область:** Холмогоры, VII.–VIII.2010, 5 ♀, 1 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Мирный, 19.VIII.2007, 1 ♀, 1 ♂ [Колосова]; Верхняя Тойма, 24.VII.2000, 28.VII.2000, 2 ♀, 4 ♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 14.VIII.1993, 31.VII.1994, 2.VIII.1994, VIII.1996, 9 ♀, 11 ♂ [Филиппов]; Копалинская, 26.–27.VII.2001, 29.VII.2001, 2.VIII.2001, 2 ♀, 7 ♂ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 1 ♂ [Потапов]; Ротковец, 15.–17.VIII.2007, 9 ♀ [Колосова, Подболоцкая].

11. *Bombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli 1763)

Исследованный материал: **Мурманская область:** р. Титовка, 7.VI.2012, 1 ♀ [Потапов]; Хибины, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 1 ♀ [Потапов]; Печенга, 23.VII.2012, 17 ♀ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 1 ♀ [Потапов]; Хибины, Вудъявр, 28.VIII.1930, 42 ♀, 11 ♂ [Чебурова]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 36 ♀ [Болотов, Колосова]; Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 50 ♀, 46 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 9 ♀, 8 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Пушной, 11.VIII.2011, 4 ♀, 6 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Лоухи, 15.VIII.2011, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 5 ♀, 3 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Койда, 27.VII.2000, 4 ♀ [Игловский, Болотов]; Соловецкие о-ва, 2007–2012, 1892 ♀, 125 ♀, 786 ♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 18 ♀, 5 ♀, 32 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 14 ♀, 1 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 34 ♀, 26 ♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 18.VI.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 27 ♀ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.–13.VII.2009, 24.–26.VII.2009, 22.VIII.2012, 52 ♀, 1 ♀, 57 ♂ [Колосова]; КНП, 7.–13.VIII.2004, 19.–21.VII.2006, 10.–17.VIII.2008, 63 ♀, 7 ♀, 22 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1 ♀, 1 ♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 23.–24.VII.1993, 1.VIII.1993, 8 ♀ [Филиппов]; Копалинская, 19.VII.2001, 25.VII.2001, 28.VII.2001,

2.VIII.2001, 7 ♀ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 1 ♀ [Потапов]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 18 ♀, 7♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, VII.2002, 11.VIII.2002, 16 ♀ [Болотов]; Шойна, VII.2003, 3.VIII.2003, 2.VII.2005, 14 ♀, 1♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 21.VIII.2005, 4 ♀ [Радюкина].

12. *Bombus (Thoracobombus) schrencki* Morawitz 1881

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 4 ♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Архангельск, 13.VIII.2010, 1♂ [Потапов]; Луковецкий, 13.VII.2010, 2 ♀ [Потапов, Подболоцкая, Колосова]; ПГЗ, VIII.2004, 94 ♀, 17♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 14.VII.2000, 1 ♀ [Болотов]; КНП, 12.VIII.2008, 1 ♀, 1♀ [Подболоцкая]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 2♂ [Чуракова]; Копалинская, 25.VII.2001, 1 ♀ [Игловский]; Ротковец, 28.VIII.2003, 1♂ [Колосова]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 1♂ [Болотов].

13. *Bombus (Psithyrus) rupestris* (Fabricius 1793)

Исследованный материал: **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 4♀, 76♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 1♀, 223♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 19♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 13.VII.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 19.VIII.2000, 3♀, 10♂ [Болотов]; Мирный, 22.VIII.2012, 1♂ [Колосова]; Ильинско-Подомское, 27.VIII.1996, 1♂ [Филиппов]; Абакумово, 16.VIII.2011, 7♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, 15.–17.VIII.2007, 91♂ [Колосова, Подболоцкая].

14. *Bombus (Psithyrus) campestris* (Panzer 1801)

Исследованный материал: **Архангельская область:** Ильинско-Подомское, 10.VIII.1994, 29.VIII.1994, 27.VIII.1996, 2♀, 6♂ [Филиппов].

15. *Bombus (Psithyrus) bohemicus* Seidl 1837

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 7.VI.2012, 23.VII.2012, 2♀ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 1♀ [Потапов]; Кандалакша, 29.VII.2012, 1♂ [Потапов]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 1♀ [Колосова]; Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 2♀, 25♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа,

11.VIII.2011, 4♀, 28♂ [Потапов, Подболоцкая]; Лоухи, 15.VIII.2011, 5♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2009–2012, 9♀, 36♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 9♀, 83♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 3♀, 112♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 65♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 16.VII.2000, 19.VIII.2000, 1♀, 3♂ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 24.–25.VII.2009, 22.VIII.2012, 47♂ [Колосова]; КНП, 7.VIII.2004, 3♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 15♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VII.–VIII.1993, VII.–VIII.1994, VIII.1996, 10♀, 11♂ [Филиппов]; Копалинская, 2.VIII.2001, 1♂ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 1♂ [Потапов]; Ротковец, VIII.2003, 15.–17.VIII.2007, 107♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 27.VI.2002, 1♀ [Болотов]; Шойна, VII.–VIII.2005, 10♀ [Болотов].

16. *Bombus (Psithyrus) barbutellus* (Kirby 1802)

Исследованный материал: **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 1♀, 16♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 17♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 5♂ [Колосова, Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 22.VIII.2012, 12♂ [Колосова]; Ильинско-Подомское, 17.VIII.1993, 10.VIII.1994, 29.VIII.1994, 17♂ [Филиппов]; Ротковец, 15.–16.VIII.2007, 6♂ [Колосова, Подболоцкая].

17. *Bombus (Psithyrus) flavidus* Eversmann 1852

Исследованный материал: **Мурманская область:** Хибины, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 2♀ [Потапов]; Печенга, 23.VII.2012, 3♂ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 5♀, 12♂ [Потапов]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 1♀, 4♂ [Болотов, Колосова]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1♂ [Потапов]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2008–2012, 2♀, 24♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, 07.VII.2007, 07.VIII.2007, 3♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 6♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 16♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 16.VII.2000, 1♀, 1♂ [Болотов]; КНП, 13.VIII.2004, 1♂ [Подболоцкая]; Ильинско-Подомское, 18.VII.1993, 2.VIII.1996, 31.VIII.1996, 2♀, 2♂ [Филиппов]; Ротковец, VIII.2003, 4♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, VII.2002, 16.VIII.2002, 3♀,

3♂ [Болотов]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 30.VIII.2010, 2.IX.2010, 4.IX.2010, 31.VII.2012 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 1♀, 97♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, 17.VI.2012, 29.VI.2012, 21.VII.2012, 3♀ [Власова].

18. *Bombus (Psithyrus) norvegicus* (Sparre-Schneider 1918)

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Сегежа, 11.VIII.2011, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 1♂ [Потапов]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2008–2011, 2♀, 33♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, 14.VIII.2007, 1♂ [Потапов]; Луковецкий, 25.VII.1997, 2♂ [Болотов]; ПГЗ, VIII.2004, 15♂ [Колосова, Болотов]; Мирный, 24.–25.VII.2009, 22.VIII.2012, 8♂ [Колосова]; КНП, 12.VIII.2008, 2♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 3♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 29.VII.1994, 1♂ [Филиппов]; Абакумово, 16.VIII.2011, 1♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, 27.–29.VIII.2003, 6♂ [Колосова, Подболоцкая]; Нарьян-Мар, 17.VIII.2005, 1♀ [Радюкина]. **Ненецкий автономный округ:** о-в Колгуев (Бугрино), 26.VIII.2009, 1♀ [Филиппов].

19. *Bombus (Psithyrus) quadricolor* (Lepeletier 1832)

Исследованный материал: **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 30.VII.2009, 4.VIII.2010, 2♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, 27.VIII.2010, 1♂ [Потапов]; Холмогоры, 18.VIII.2010, 20.VIII.2010, 21.VIII.2010, 6♂ [Потапов, Подболоцкая]; Мирный, 19.VIII.2007, 1♂ [Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 24.VII.1993, 29.VIII.1994, 1.VIII.1996, 1♀, 4♂ [Филиппов]; Ротковец, 27.–30.VIII.2003, 15.VIII.2007, 9♂ [Колосова, Подболоцкая].

20. *Bombus (Psithyrus) sylvestris* (Lepeletier 1832)

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 6♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1♀ [Потапов]; Паанаярви, 14.VIII.2011, 1♂ [Потапов]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2007–2012, 13♀, 99♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, 12.VIII.2010, 1♂ [Потапов]; Холмогоры, 20.VIII.2010, 1♂ [Потапов]; ПГЗ, VIII.2004, 10♂ [Колосова, Болотов]; Мирный, 22.VIII.2012, 10♂ [Колосова]; КНП, 11.VIII.2004, 2♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 2♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское,

1.VIII.1993, 26.VIII.1994, 27.VIII.1996, 4♂ [Филиппов]; Ротковец, 27.–30.VIII.2003, 16♂ [Колосова, Подболоцкая]; Пымвашор, 30.VIII.2010, 1♂ [Болотов].

21. *Bombus (Pyrobombus) lapponicus* (Fabricius 1793)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 6.VI.2012, 23.VII.2012, 2♀, 2♀, 1♂ [Потапов]; р. Титовка, 7.VI.2012, 8♀ [Потапов]; р. Западная Лица, 8.VI.2012, 23.VII.2012, 5♀, 18♀, 4♂ [Потапов]; Хибиньы, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 28♀ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 3♀, 1♀ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 1♀, 1♂ [Потапов]; Хибиньы, Вудъявр, VI.–VIII.1930, 18.VII.1931, 23.VIII.1931, VI.–VIII.1933, 69♀, 3♂ [Рудольф, Фридолин]; о-в Харлов, 30.VI.1929, 1♀ [Формозов]; Йоканьга, 17.VII.1928, 1♀ [Лобек]; Александровск, 8.VI.1912, 5♀ [Дьяконов]; о-в Екатерининский, 14.VI.1900, 13.VII.1900, 3♀ [Ильин]; п-ов Рыбачий, Вайда губа, 21.VII.1915, 25.VII.1915, 31.VII.1915, 6.VIII.1915, 20♀ [Браннов]; о-в Кильдин, 29.VII.1900, 1♀ [Ильин]; Средняя губа, 29.VI.1910, 1♀ [Дьяконов]; Средняя губа, 12.VII.1911, 1♀ [Федотов]. **Архангельская область:** Койда, 28.VII.2000, 2♀ [Игловский, Болотов]; Новая Земля, 2.VII.1925, 2♀ [Толмачев]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 27.VI.2002, VII.2002, 16♀, 6♂ [Болотов]; Пымвашор, 23.VII.2009, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 2♀, 3♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, VII.2012, 22♀, 18♀, 1♂ [Власова]; о-в Колгуев (Бугрино), VII.–VIII.2009, 26♀, 1♀, 1♂ [Филиппов]; о-в Вайгач (оз. Янгото), 7.VIII.2010, 12.VIII.2010, 2♀ [Болотов].

22. *Bombus (Pyrobombus) monticola* Smith, 1849

Исследованный материал: **Мурманская область:** Хибиньы, 21.VII.1946, 3♀ [Цветаев]; Александровск, 9.VI.1921, 11.VI.1921, 2♀ [Желоховцев]; Оленья губа, 12.VI.1911, 1♀ [Федотов]; Порчниха, 10.VIII.1928, 1♀ [Резвой].

23. *Bombus (Pyrobombus) hypnorum* (Linnaeus 1758)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 23.VII.2012, 1♀ [Потапов]; р. Западная Лица, 23.VII.2012, 1♀ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 5♀ [Потапов]; Апатиты, 28.VII.2012, 1♀ [Потапов]; Хибиньы, Вудъявр, 20.VIII.1931, 1♀ [Фридолин]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 1♀ [Болотов, Колосова]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]; Пушной,

11.VIII.2011, 1 ♀ [Потапов]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 8 ♀, 2 ♀, 6 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2007–2012, 144 ♀, 4 ♀, 43 ♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 11 ♀, 5 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 38 ♀, 4 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 43 ♀, 17 ♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 14.VII.2000, 19.VIII.2000, 3 ♀ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.–13.VII.2009, 24.–26.VII.2009, 79 ♀, 2 ♀, 39 ♂ [Колосова]; КНП, 8.–11.VIII.2004, 10.–17.VIII.2008, 34 ♀, 4 ♀, 6 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1 ♀, 1 ♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VII.–VIII.1994, 1 ♂ [Филиппов]; Ротковец, VIII.2007, 5 ♀ [Колосова, Подболоцкая]; Нарьян-Мар, 21.VIII.2005, 20.–29.VI.2006, 2 ♀ [Радюкина]; Пымвашор, 31.VII.2012 1.VIII.2012, 2 ♀, 2 ♂ [Скютте]; Амдерма, 21.VII.2012, 1 ♀ [Власова].

24. *Bombus (Pyrobombus) pratorum* (Linnaeus 1761)

Исследованный материал: **Мурманская область:** р. Титовка, 7.VI.2012, 1 ♀ [Потапов]; р. Западная Лица, 8.VI.2012, 23.VII.2012, 4 ♀, 13 ♀, 2 ♂ [Потапов]; Хибины, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 3 ♀ [Потапов]; Печенга, 23.VII.2012, 1 ♀ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 1 ♀, 2 ♀ [Потапов]; Хибины, Вудъявр, 30.VIII.1928, 2 ♀, 3 ♂ [Чебурова]; Александровск, 15.VIII.1893, 2 ♂ [Кузнецов]; о-в Екатерининский, 14.VI.1900, 1 ♂ [Ильин]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VIII.2011, 3 ♀ [Болотов, Колосова]; Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 4 ♀, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 8 ♀, 3 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2007–2012, 1261 ♀, 112 ♀, 554 ♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 3 ♀, 3 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Луковецкий, 13.VII.2010, 14 ♀, 1 ♂ [Потапов, Подболоцкая, Колосова]; ПГЗ, VIII.2004, 8 ♀ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 16.VII.2000, 1 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.–13.VII.2009, 24.–26.VII.2009, 161 ♀, 3 ♀, 70 ♂ [Колосова]; КНП, 7.–14.VIII.2004, 12.VIII.2008, 10 ♀, 1 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Ильинско-Подомское, 27.VIII.1996, 1 ♀ [Филиппов]; Ротковец, 27.–30.VIII.2003, VIII.2007, 6 ♀ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 20.VII.2002, 23.–24.VIII.2002, 2 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Нарьян-Мар, 14.VIII.2005, 1 ♀ [Радюкина]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 30.VIII.2010, 4.IX.2010, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 8 ♀, 1 ♀, 20 ♂ [Болотов, Скютте].

25. *Bombus (Pyrobombus) jonellus* (Kirby 1802)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 6.VI.2012, 23.VII.2012, 73 ♀, 4♀, 14♂ [Потапов]; р. Титовка, 7.VI.2012, 2♀ [Потапов]; р. Западная Лица, 8.VI.2012, 23.VII.2012, 7 ♀, 10♀ [Потапов]; Хибины, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 5♀, [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 50 ♀, 3♀ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 46 ♀, 1♀, 18♂ [Потапов]; Апатиты, 28.VII.2012, 2 ♀ [Потапов]; Кандалакша, 29.VII.2012, 8 ♀ [Потапов]; п-ов Рыбачий, Вайда губа, 20.VI.1915, 25.VII.1915, 31.VII.1915, 4 ♀ [Браннов]; Йоканьга, 5.VII.1921, 1 ♀ [Капустин]; Мыс Святой Нос, 23.VII.1928, 1 ♀ [Лобек]; Хибины, Вудъявр, 18.VII.1930, 21.VII.1930, 31.VII.1930, 27 ♀ [Фридолин]; Хибины, оз. Гольцовое, 3.VIII.1931, 4 ♀ [Фридолин]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 71 ♀, 34♂ [Болотов, Колосова]; Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 1 ♀, 1♀, 3♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1♀, 1♂ [Потапов, Подболоцкая]; Лоухи, 15.VIII.2011, 3 ♀, 4♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 4 ♀, 1♀, 6♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Койда, 26.VII.2000, 33 ♀, 15♂ [Игловский, Болотов]; Соловецкие о-ва, 2007–2012, 2641 ♀, 270♀, 922♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 17 ♀, 5♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 82 ♀, 6♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 6 ♀, 1♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 18.VI.2000, 13.VII.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 31 ♀, 4♂ [Болотов]; Мирный, 25.VII.2009, 1♂ [Колосова]; КНП, 7.–13.VIII.2004, 19.–20.VII.2006, 10.VIII.2008, 51 ♀, 3♀, 15♂ [Подболоцкая, Колосова]; Копалинская, 28.VII.2001, 1♂ [Игловский]; Ротковец, 27.–28.VIII.2003, 15.–17.VIII.2007, 5 ♀ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, VI.2002, VII.2002, 6.VIII.2002, 14 ♀, 1♂ [Болотов]; Шойна, VII.2003, 1.VIII.2003, 13.VII.2005, 64 ♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 20.–29.VI.2006, 8 ♀, 1♂ [Радюкина]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 30.VIII.2010, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 8 ♀, 1♀, 13♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, VII.2012, 5 ♀, 6♀ [Власова]; о-в Колгуев (Бугрино), 29.VII.2009, 1♀ [Филиппов].

26. *Bombus (Pyrobombus) cingulatus* Wahlberg 1854

Исследованный материал: **Мурманская область:** р. Западная Лица, 8.VI.2012, 23.VII.2012, 2♀, 2♂ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 37 ♀, 2♂ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 1♂ [Потапов]; Хибины, Вудъявр, 25.VIII.1930, 1 ♀, 1♂

[Фридолин]. **Архангельская область:** Койда, 28.VII.2000, 1♂ [Игловский]; Архангельск, VI.–VII.2007, 20♀, 13♂ [Потапов, Подболоцкая]; Луковецкий, 13.VII.2010, 18♀, 18♂ [Потапов, Подболоцкая, Колосова]; ПГЗ, VIII.2004, 16♀, 21♂ [Колосова, Болотов]; Мирный, 19.VIII.2007, 25.–26.VII.2009, 2♀, 5♂ [Колосова]. **Ненецкий автономный округ:** Пымвашор, 30.VIII.2010, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 2♀, 4♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, 17.VI.2012, 1♀ [Власова].

27. *Bombus (Alpinobombus) polaris* Curtis 1835

Исследованный материал: **Мурманская область:** Хибины, Вудъявр, 5.VII.1933, 1♀ [Фридолин]; Хибины, Кукисвумчорр, 21.VII.1937, 1♀ [Фридолин]; Йоканьга, 10.VI.1922, 1♀ [Капустин]; Средняя губа, 22.VI.1914, 1♀ [Дьяконов]; о-в Харлов, 4.VII.1929, 1♀ [Формозов]; п-ов Рыбачий, Вайда губа, 21.VII.1915, 6.VIII.1915, 12♀ [Браннов]; Александровск, 23.VI.1910, 1♀ [Дьяконов]; Оленья губа, 27.VI.1910, 1♀ [Дьяконов]; Мыс Святой Нос, 23.VII.1928, 1♀ [Лобек]. **Архангельская область:** Новая Земля, 11.VIII.1925, 1♀ [Покровский]. **Ненецкий автономный округ:** Амдерма, VI.–VII.2012, 1♀, 45♀ [Власова]; о-в Колгуев (Бугрино), VII.–VIII.2009, 7♀, 73♀ [Филиппов].

28. *Bombus (Alpinobombus) alpinus* (Linnaeus 1758)

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 23.VII.2012, 1♀, 2♂ [Потапов]; о-в Харлов, 21.VI.1929, 1♀ [Формозов]; п-ов Рыбачий, Вайда губа, 21.VII.1915, 1♀, 1♂ [Браннов]; Хибины, Вудъявр, 15.VII.1933, 1♀ [Рудольф]; Перешеек п-ова Рыбачий, 9.VII.1910, 1♀ [Дьяконов]; Александровск, 7.VI.1909, 1♀ [Бородин]; Порчниха, 14.VII.1928, 1♀ [Резвой]; Хибины, Кукисвумчорр, 7.VIII.1933, 1♀ [Рудольф].

29. *Bombus (Alpinobombus) balteatus* Dahlbom 1832

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 7.VI.2012, 23.VII.2012, 2♀, 1♀, 1♂ [Потапов]; р. Западная Лица, 8.VI.2012, 2♀ [Потапов]; Хибины, Поачвумчорр, 10.VI.2012, 1♀ [Потапов]; Александровск, 28.VII.1912, 1♂ [Дьяконов]; о-в Екатерининский, 22.VII.1900, 1♀ [Ильин]; п-ов Рыбачий, Вайда губа, 6.VIII.1915, 1♀ [Браннов]; Хибины, Вудъявр, 20.VIII.1932, 1♂ [Lukyanova]; Хиби-

ны, Поачвумчорр, 6.VIII.1933, 1♂ [Рудольф]; Хибинь, Кукисвумчорр, 4.VIII.1934, 1♀ [Фридолин]; Хибинь, Юкспоррьок, 5.VIII.1933, 1♂ [Фридолин]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 30.VI.2002, VII.2002, 10♀, 1♀, 2♂ [Болотов]; Шойна, VII.2003, 13.VII.2005, 14♀, 7♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 20.–29.VI.2006, 38♀ [Радюкина]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 30.VIII.2010, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 4♀, 2♀, 2♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, VII.2012, 3♀, 7♀ [Власова]; о-в Колгуев (Бугрино), VII.–VIII.2009, 2♀, 29♀, 3♂ [Филиппов].

30. *Bombus (Alpinobombus) hyperboreus* Schönherr 1809

Исследованный материал: **Мурманская область:** Хибинь, Вудъявр, 5.VII.1933, 1♀ [Рудольф]; Хибинь, Кукисвумчорр, 7.VIII.1935, 1♂ [Фридолин]. **Архангельская область:** Новая Земля, 16.VIII.1925, 1♀ [Покровский]. **Ненецкий автономный округ:** Амдерма, VI.–VII.2012, 67♀, 3♂ [Власова]; о-в Вайгач (оз. Янгото), 5.VIII.2010, 1♀ [Болотов].

31. *Bombus (Bombus) sporadicus* Nylander 1848

Исследованный материал: **Мурманская область:** Печенга, 23.VII.2012, 5♀, 1♂ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 1♀ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 1♀ [Потапов]; Апатиты, 28.VII.2012, 3♀ [Потапов]; Кандалакша, 29.VII.2012, 1♀ [Потапов]. **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 2♀, 8♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 10♂ [Потапов, Подболоцкая]; Пушной, 11.VIII.2011, 8♀, 31♂ [Потапов, Подболоцкая]; Лоухи, 15.VIII.2011, 2♀, 16♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 7♀, 12♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2007–2012, 286♀, 22♀, 152♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, 21.VII.2010, 11.VIII.2010, 1♀, 3♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 3♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 27♀, 14♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 19.VIII.2000, 13♀, 6♂ [Болотов]; Мирный, 19.VIII.2007, 13.VII.2009, 26.VII.2009, 22.VIII.2012, 49♀, 2♀, 12♂ [Колосова]; КНП, 8.–13.VIII.2004, 18.–20.VII.2006, 10.–17.VIII.2008, 73♀, 7♀, 19♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1♀ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 1.–2.VIII.1996, 3♀ [Филиппов]; Копалинская, 26.VII.2001, 29.VII.2001, 2.VIII.2001, 1♀, 5♂ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 1♀, 3♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 14♀, 9♂ [Колосова,

Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 18.VII.2002, 1 ♀ [Болотов]; Нарьян-Мар, 14.VIII.2005, 17.VIII.2005, 2 ♀ [Радюкина].

32. *Bombus (Bombus) lucorum* (Linnaeus 1761)

Исследованный материал: **Мурманская область:** р. Титовка, 7.VI.2012, 1 ♀ [Потапов]; р. Западная Лица, 8.VI.2012, 23.VII.2012, 33 ♀, 1 ♀ [Потапов]; Печенга, 23.VII.2012, 32 ♀ [Потапов]; Магнетиты, 24.VII.2012, 2 ♀ [Потапов]; Оленегорск, 25.VII.2012, 25 ♀ [Потапов]; Апатиты, 28.VII.2012, 99 ♀, 1 ♂ [Потапов]; Канда-лакша, 29.VII.2012, 6 ♀ [Потапов]; Хибины, Вудъявр, 29.VIII.1928, 10 ♀ [Чебурова]; Йоканьга, 30.VI.1923, 1 ♀ [Капустин]. **Республика Карелия:** о-в Русский Кузов, 4.VII.2011, 15 ♀, 2 ♀ [Болотов, Колосова]; Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 119 ♀, 53 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 16 ♀, 13 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Пушной, 11.VIII.2011, 35 ♀, 25 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Лоухи, 15.VIII.2011, 8 ♀, 91 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Паанаярви, 13.VIII.2011, 14.VIII.2011, 34 ♀, 26 ♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Соловецкие о-ва, 2007–2012, 486 ♀, 13 ♀, 47 ♂ [Подболоцкая, Колосова, Болотов]; Архангельск, VI.–VIII.2010, 394 ♀, 9 ♀, 138 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 219 ♀, 81 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 3 ♀, 11 ♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 18.VI.2000, 14.VII.2000, 16.VII.2000, 19.VIII.2000, 18 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.–13.VII.2009, 24.–26.VII.2009, 22.08.2012, 54 ♀, 38 ♂ [Колосова]; КНП, 7.–11.VIII.2004, 19.–20.VII.2006, 11.–17.VIII.2008, 70 ♀, 7 ♀, 8 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 28.VII.2000, 1 ♀, 2 ♂ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, VII.–VIII.1993, 1.–2.VIII.1996, 31.VIII.1996, 9 ♀, 1 ♂ [Филиппов]; Копалинская, 28.VII.2001, 1 ♀ [Игловский]; Абакумово, 16.VIII.2011, 2 ♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 92 ♀, 61 ♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 27.VI.2002, VII.–VIII.2002, 17 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Шойна, VII.–VIII.2003, 3.VIII.2005, 118 ♀, 4 ♀, 1 ♂ [Болотов]; Нарьян-Мар, VIII.2005, VI.–VII.2006, 160 ♀, 2 ♂ [Радюкина]; Пымвашор, 28.VIII.2010, 31.VII.2012, 1.VIII.2012, 5.VIII.2012, 4 ♀, 1 ♂ [Болотов, Скютте]; Амдерма, 25.VI.2012, 18.VII.2012, 19.VII.2012, 3 ♀ [Власова].

33. *Bombus (Bombus) patagiatus* Nylander 1848

Исследованный материал: **Архангельская область:** Северодвинск, 15.VII.2013, 1♀ [Колосова]; КНП, 22.VII.2006, 17.VIII.2008, 5♀, 2♀ [Подболоцкая, Колосова]; Мирный, 22.VIII.2012, 2♀ [Колосова]; Ильинско-Подомское, 2.VIII.1996, 2♀ [Филиппов].

34. *Bombus (Melanobombus) sichelii* Radoszkowski 1859

Исследованный материал: **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 107♀, 208♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 114♀, 303♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 12♂ [Колосова, Болотов]; Большой Бор, 15.VI.2000, 14.VII.2000, 19.VIII.2000, 9♀, 9♂ [Болотов]; Мирный, 26.VII.2009, 2♀ [Колосова]; КНП, 19.VII.2006, 1♀ [Подболоцкая, Колосова]; Верхняя Тойма, 24.VII.2000, 1♀ [Чуракова]; Ильинско-Подомское, 23.VII.1993, 17.VIII.1993, 2.VIII.1996, 31.VIII.1996, 3♀, 2♂ [Филиппов]; Копалинская, 19.VII.2001, 26.VII.2001, 4♀, 1♂ [Игловский]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 44♂ [Колосова, Подболоцкая]. **Ненецкий автономный округ:** Несь, 20.VII.2002, 1♀ [Болотов].

35. *Bombus (Melanobombus) lapidarius* (Linnaeus 1758)

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 9.VIII.2011, 10.VIII.2011, 6♀, 7♂ [Потапов, Подболоцкая]; Сегежа, 11.VIII.2011, 1♂ [Потапов]. **Архангельская область:** Мирный, 19.–20.VIII.2007, 12.VII.2009, 22.VIII.2012, 2♀, 39♂ [Колосова]; КНП, 11.VIII.2000, 1♂ [Подболоцкая]; Ильинско-Подомское, 27.VIII.1996, 1♂ [Филиппов]; Абакумово, 16.VIII.2011, 4♀, 13♂ [Потапов, Подболоцкая]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 58♀, 14♂ [Колосова, Подболоцкая].

36. *Bombus (Cullumanobombus) semenoviellus* Skorikov 1910

Исследованный материал: **Республика Карелия:** Пяльма, 10.VIII.2011, 5♀, 2♂ [Потапов, Подболоцкая]. **Архангельская область:** Архангельск, VI.–VIII.2010, 10♀, 57♂ [Потапов, Подболоцкая]; Холмогоры, VII.–VIII.2010, 11♀, 84♂ [Потапов, Подболоцкая]; ПГЗ, VIII.2004, 1♂ [Колосова]; Большой Бор, 19.VIII.2000, 7♂ [Болотов]; Мирный, 19.VIII.2007, 22.VIII.2012, 1♀, 1♂ [Колосова]; КНП, 10.–

17.VIII.2008, 6 ♀, 1 ♀, 1 ♂ [Подболоцкая, Колосова]; Копалинская, 25.VII.2001, 1 ♀ [Игловский]; Ротковец, VIII.2003, VIII.2007, 62 ♂ [Колосова, Подболоцкая].

Список исследованных местообитаний

Географический пункт	Координаты	Тип местообитания	Растительная ассоциация	Число экз. шмелей
Кольский п-ов				
пос. Печенга	69°28'50.9"N 31°07'21.0"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник кульбабный (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Scorzonerooides autumnalis</i>)	161
станция Магнетиты	68°41'05.6"N 33°07'55.6"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Иван-чайновик клеверно-пырейный (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Trifolium repens</i> + <i>Elytrigia repens</i>)	109
г. Оленегорск	68°07'40.3"N 33°17'25.8"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник очанковый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Euphrasia stricta</i>)	112
г. Апатиты	67°34'39.2"N 33°21'18.3"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник льнянко-подорожниковый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Lunaria vulgaris</i> + <i>Plantago major</i>)	110
Карелия				
д. Пяльма	62°24'03.5"N 35°53'03.0"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Иван-чайновик васильковый (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Centaurea jacea</i>)	361
г. Сегежа	63°46'01.0"N 34°17'42.5"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник подорожниковый (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Plantago major</i>)	108
пос. Пушной	64°23'57.3"N 34°07'53.3"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Иван-чайновик малиновый (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Rubus idaeus</i>)	113
пос. Лоухи	66°04'04.6"N 32°59'05.2"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник крапивный (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Urtica dioica</i>)	131
оз. Паанаярви	66°16'35.4"N 30°19'53.8"E	Сосновое редколесье	Сосняк вересково-вороничный (<i>Pinus sylvestris</i> – <i>Calluna vulgaris</i> + <i>Empetrum hermaphroditum</i>)	127
о-в Русский Кузов	64°56' N 35°08' E	Берёзовое криволесье, приморский луг	1) Березняк марьяниково-вороничный (<i>Betula tortuosa</i> – <i>Melampyrum sylvaticum</i> + <i>Empetrum hermaphroditum</i>) 2) Овсяничник чиновый (<i>Festuca ovina</i> + <i>Lathyrus maritimus</i>)	168
Северо-запад Русской равнины				
ГБС Ротковец (д. Дуплиха)	60°52' N 39°31' E	Суходольный разнотравный луг	Клеверник васильково-ястребинковый (<i>Trifolium medium</i> + <i>Centaurea jacea</i> + <i>Hieracium umbellatum</i>)	205
ГБС Ротковец (оз. Святое)	60°51' N 39°31' E	Суходольный разнотравный луг	Овсяничник ежево-тминовый (<i>Festuca pratensis</i> + <i>Dactylis glomerata</i> + <i>Carum carvi</i>)	134

г. Мирный	62°46'N 40°18'E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник клеверно-короставниковый (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Trifolium repens</i> + <i>Knautia arvensis</i>)	128
г. Мирный	62°44'N 40°20'E	Сорно-рудеральный биоценоз	Иван-чайновик гераниевый (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Geranium sylvaticum</i>)	243
станция Илес	64°21'05.8"N 40°34'36.9"E	Разнотравный опущенный луг	Клеверник ястребинковый (<i>Trifolium pratense</i> + <i>Trifolium repens</i> + <i>Hieracium vulgatum</i>)	173
Низовья реки Северная Двина				
с. Холмогоры	64°13'19.3"N 41°39'49.0"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник чертополохово-подорожниковый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Carduus crispus</i> + <i>Plantago major</i>)	169
с. Холмогоры	64°12'42.8"N 41°40'08.1"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник подорожниковый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Plantago major</i>)	114
о-в Куростров	64°14'19.1"N 41°45'52.7"E	Суходольный разнотравный луг	Клеверник бедреницевый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Trifolium pratense</i> + <i>Pimpinella 142axifrage</i>)	120
о-в Тиноватик	64°36'00.2"N 40°21'55.0"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Клеверник погремковый (<i>Trifolium repens</i> + <i>Rhinanthus minor</i>)	144
дорога на Усть-Пинегу	64°10'52.4"N 41°44'20.1"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Василёчник овсяницевый (<i>Centaurea scabiosa</i> + <i>Festuca pratensis</i>)	176
о-в Кего	64°32'39.8"N 40°26'25.4"E	Суходольный разнотравный луг	Бодячник пырейный (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Elytrigia repens</i>)	100
пос. Талаги	64°37'52.7"N 40°38'27.7"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник крапивно-тимофеевковый (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Urtica dioica</i> + <i>Phleum pratense</i>)	169
пос. Рикасиха	64°32'43.7"N 40°10'39.9"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник чистецово-тимофеевковый (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Stachys palustris</i> + <i>Phleum pratense</i>)	107
о-в Кего	64°31'58.2"N 40°25'35.9"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Лядвенечник клеверный (<i>Lotus corniculatus</i> + <i>Trifolium repens</i>)	111
о-в Краснофлотский	64°29'33.7"N 40°38'56.5"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Иван-чайновик пижмовый (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Tanacetum vulgare</i>)	181
о-в Тиноватик	64°36'08.7"N 40°20'33.8"E	Злаковый луг	Иван-чайновик тимофеевко-пырейный (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Phleum pratense</i> + <i>Elytrigia repens</i>)	126
о-в Чубола	64°37'50.1"N 40°11'19.2"E	Злаковый луг	Иван-чайновик щучковый (<i>Chamerion angustifolium</i> + <i>Deschampsia cespitosa</i>)	125
о-в Острова	64°34'32.4"N 40°26'58.3"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник чистецово-мятный (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Stachys palustris</i> + <i>Mentha arvensis</i>)	108

о-в Андрианов	64°34'46.0"N 40°17'47.8"E	Сорно-рудеральный биоценоз	Бодячник осотово-пырейный (<i>Cirsium arvense</i> + <i>Sonchus arvensis</i> + <i>Elytrigia repens</i>)	166
станция Илес	64°21'03.5"N 40°35'30.8"E	Агроэкосистема	–	172
г. Архангельск	64°32'30.4"N 40°33'29.7"E	Селитебный биоценоз	Недотроговник крапивный (<i>Impatiens glandulifera</i> + <i>Urtica dioica</i>)	108
о-в Кулья	64°13'29.6"N 41°44'15.7"E	Ивняк разнотравный	Мятник ивняковый (<i>Mentha arvensis</i> + <i>Salix</i> sp.)	149
1) о-в Чубола, 2) пос. Беричёво, 3) пос. Талаги, 4) пос. Рикасиха, 5) о-в Острова	1) 64°38'00.1"N 40°11'45.3"E 2) 64°37'39.9"N 40°15'11.8"E 3) 64°37'54.8"N 40°37'49.6"E 4) 64°32'44.1"N 40°10'50.6"E 5) 64°34'25.5"N 40°26'40.8"E	Пойменный луг	Осоковник дербенниковый (<i>Carex</i> sp. + <i>Lythrum salicaria</i>)	116
пос. Луковецкий	64°18'17.2"N 41°58'35.6"E	Разнотравный опу- шечный луг	Клеверник мятликовый (<i>Trifolium pratense</i> + <i>Poa pratensis</i>)	103
Восточноевропейская тундра				
пос. Шойна	67°52'N 44°09'E	1) Ерниковая тундра 2) Приморский луг	–	232
с. Несь	66°36'N 44°40'E	1) Ерниковая тундра 2) Смешанно- крупнотравный луг	–	110
г. Нарьян-Мар	67°38'N 53°03'E	Разнотравный луг	–	223
пос. Бугрино (о-в Колгуев)	68°47'N 49°19'E	1) Ивняково- луговинная тундра 2) Кустарничково- моховая тундра	–	146
урочище Пымвашор	67°09'N 61°51'E	Ивняк в долине ручья Пымвашор	–	183

пос. Амдерма	69°45'N 61°40'E	1) Кустарничково- моховая тундра 2) Злаково- разнотравный луг	—	186
--------------	--------------------	--	---	-----

Примечание: знаком «←» показаны местообитания, где проводились маршрутные сборы.

Приложение 3

Видовой состав шмелей локальных фаун севера Восточно-Европейской равнины

№ п/п	Вид	Средняя тайга						Северная тайга			
		ГБС Рот-ковец	Кенозерский национальный парк	с. Ильинско-Подомское	с. Верхняя Тойма	д. Копалинская	г. Мирный	Пинежский государственный заповедник	низовья р. Северная Двина	с. Большой Бор	Соловецкие о-ва
1	<i>B. (Kl.) soroensis</i> (Fabricius, 1777)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
2	<i>B. (St.) distinguendus</i> Morawitz, 1869	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3	<i>B. (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
4	<i>B. (Mg.) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	+	+	+				+	+	+	
5	<i>B. (Ls.) laesus</i> Morawitz, 1875			+		+					
6	<i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)		+						+	+	+
7	<i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
8	<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
9	<i>B. (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1879	+	+	+	+						
10	<i>B. (Th.) humilis</i> Illeger, 1806	+		+	+	+	+		+		
11	<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12	<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	+	+		+	+		+	+	+	
13	<i>B. (Ps.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	+		+				+	+	+	
14	<i>B. (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801)	+		+							
15	<i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
16	<i>B. (Ps.) barbutellus</i> (Kirby, 1802)	+		+			+	+	+		
17	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	+	+	+				+	+	+	+
18	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sp.-Schn., 1918)	+	+	+	+		+	+	+		+
19	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepelletier, 1832)	+		+	+		+		+		+
20	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)	+	+	+	+			+	+		+
21	<i>B. (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)										
22	<i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		+	+	+	+	+
23	<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+		+	+	+	+	+
24	<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	+	+		+	+	+	+	+	+	+
25	<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854						+	+	+		
26	<i>B. (Al.) polaris</i> Curtis, 1835										
27	<i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832										
28	<i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1802										
29	<i>B. (Bo.) sporadicus</i> Nylander, 1848	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
30	<i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
31	<i>B. (Bo.) patagiatus</i> Nylander, 1848		+	+					+		
32	<i>B. (Ml.) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
33	<i>B. (Ml.) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+			+				
34	<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skorikov, 1910	+	+			+	+		+	+	
Число видов в локальной фауне:		26	23	25	19	15	20	21	26	19	13
Число видов в подзоне		30						26			

Приложение 3 (продолжение)

Видовой состав шмелей локальных фаун севера Восточно-Европейской равнины

№ п/п	Вид	Лесогундра		Южная тундра			Типичная тундра			Арктическая тундра
		с. Несь	г. Нарьян-Мар	с. Койда	пос. Шойна	урочище Пымвашор	пос. Амдерма	о-в Колгуев	о-в Вайгач	архипелаг Новая Земля
1	<i>B. (Kl.) soroeensis</i> (Fabricius, 1777)									
2	<i>B. (St.) distinguendus</i> Morawitz, 1869	+	+							
3	<i>B. (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	+				+				
4	<i>B. (Mg.) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	+	+							
5	<i>B. (Ls.) laesus</i> Morawitz, 1875									
6	<i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)									
7	<i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776)									
8	<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	+	+							
9	<i>B. (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1879									
10	<i>B. (Th.) humilis</i> Illeger, 1806									
11	<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	+	+	+	+					
12	<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881					+				
13	<i>B. (Ps.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)									
14	<i>B. (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801)									
15	<i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837	+			+					
16	<i>B. (Ps.) barbutellus</i> (Kirby, 1802)									
17	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	+				+	+			
18	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sp.-Schn., 1918)		+					+		
19	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepelletier, 1832)									
20	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)					+				
21	<i>B. (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)	+		+		+	+	+	+	+
22	<i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)		+			+	+			
23	<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+			+				
24	<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	+	+	+	+	+	+	+		
25	<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854			+		+	+			
26	<i>B. (Al.) polaris</i> Curtis, 1835						+	+		+
27	<i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832	+	+		+	+	+	+		
28	<i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1802						+		+	+
29	<i>B. (Bo.) sporadicus</i> Nylander, 1848	+	+							
30	<i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+				
31	<i>B. (Bo.) patagiatus</i> Nylander, 1848									
32	<i>B. (Ml.) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	+								
33	<i>B. (Ml.) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)									
34	<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skorikov, 1910									
Число видов в локальной фауне:		14	11	4	5	11	9	5	2	3
Число видов в подзоне		16		13			10			3

Приложение 4

Видовой состав шмелей локальных фаун Восточной Фенноскандии

№ п/п	Вид	Средняя тайга	Северная тайга									Лесотундра
		д. Пяльма	г. Се-гежа	пос. Пушной	о-в Рус-ский Ку-зов	пос. Ло-ухи	оз. Паанаярви	г. Апатиты	г. Олене-горск	Хибинский горный массив	станция Магнетиты	пос. Печенга
1	<i>B. (Kl.) soroeensis</i> (Fabricius, 1777)	+		+								
2	<i>B. (St.) distinguendus</i> Morawitz, 1869		+					+				
3	<i>B. (Mg.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)		+	+				+				
4	<i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776)	+	+									
5	<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	+	+	+				+				
6	<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	+	+	+	+	+	+				+	+
7	<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	+										
8	<i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837	+	+		+	+			+	+		+
9	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852		+		+				+	+		+
10	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sp.-Schn., 1918)		+				+					
11	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)	+	+				+					
12	<i>B. (Pr.) lapponicus</i> (Fabricius, 1793)								+	+	+	+
13	<i>B. (Pr.) monticola</i> Smith, 1849									+		
14	<i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+		+	+		+	+	+
15	<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	+			+		+			+	+	+
16	<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
17	<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854								+	+	+	
18	<i>B. (Al.) polaris</i> Curtis, 1835									+		
19	<i>B. (Al.) alpinus</i> (Linnaeus, 1758)									+		+
20	<i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832									+		+
21	<i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1802									+		
22	<i>B. (Bo.) sporadicus</i> Nylander, 1848	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
23	<i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
24	<i>B. (Ml.) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+									
25	<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skorikov, 1910	+										
Число видов в локальной фауне:		13	14	7	7	5	8	7	7	14	8	11
Число видов в подзоне		13					23					11