

КОЛЕСОВА Наталья Сергеевна

**ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ
ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE: *BOMBUS*, *PSITHYRUS*)
ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии ГОУ ВПО «Вологодского государственного педагогического университета»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
БОЛОТОВА Наталья Львовна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
ЕФРЕМОВА Зоя Александровна

доктор биологических наук
БОЛОТОВ Иван Николаевич

Ведущая организация: Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится «17» марта 2010 г. в 17⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д.004.007.01 в Учреждении Российской академии наук Институте биологии Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, ГСП-2, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

Факс: (8212) 24-01-63; e-mail: dissovet@ib.komisc.ru.
Адрес сайта Института: <http://www.ib.komisc.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, Республика Коми, ул. Коммунистическая, 24.

Автореферат разослан « » февраля 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,

доктор биологических наук



А.Г. Кудяшева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В рамках глобальной задачи сохранения биоразнообразия важная роль отводится изучению региональных фаун. Это связано с необходимостью детализации путей поддержания биоразнообразия, учитывающих специфику территорий разных регионов.

Географическое положение Вологодской области, сложный генезис территории, обусловивший уникальность ее ландшафтно-бассейновой структуры и специфика природных условий определяют значительное биологическое разнообразие региона, включая насекомых (Природа..., 2007).

Инвентаризация фауны насекомых, как исходный этап изучения их биоразнообразия, затруднена в связи с крайне высоким разнообразием группы, трудностями сбора и определения (Попов, 1935; Ефремова, 1990; Песенко, 1992; Хумала, 2003; Длусский, 2006 и др.). Это является одной из основных причин слабой изученности насекомых на многих территориях, включая европейский Северо-Запад России (Болотов, Семушин, 2003; Долгин, Филиппов, 2006; Пестов, 2007; Белова, 2008 и др.).

На территории Вологодской области многие группы насекомых изучены недостаточно, включая шмелей, по которым имеются только фрагментарные данные (Богданов, 1888; Белизин, 1926). Шмели играют важную роль в наземных экосистемах: они коэволюционно связаны с цветковыми растениями, осуществляя опыление многих видов (Скориков, 1922а; Фебри, 1982; Благовещенская, 1993; Песенко, 1995 и др.). В таёжных экосистемах шмели важны как опылители, составляя основу населения Apoidea (Панфилов, 1968). Урожайность многих энтомофильных сельскохозяйственных культур в значительной степени зависит от шмелей (Казанский, 1925; Гребенников и др., 1982; Березин и др., 1987; Радченко, Песенко, 1994; Ащеулов, 2001). Видовое богатство сосудистых растений на территории Вологодской области обуславливает актуальность изучения трофических связей шмелей (Перфильев, 1934; Орлова, 1993; Природа..., 2007).

В Вологодской области, расположенной в средней и южной подзонах тайги, ориентация экономического развития на использование богатых лесных ресурсов привела к значительному изменению территории, в том числе и местообитаний шмелей. Поэтому изучение влияния антропогенной трансформации таёжных экосистем на фауну и население шмелей служит одним из важных моментов оценки состояния территории и разработки региональной политики рационального природопользования, включающей поддержание биоразнообразия. Также территория области может служить моделью для изучения последствий трансформации местообитаний шмелей, так как подвержена разноплановому и сильному хозяйственному воздействию, что привело к антропогенному изменению большинства биотопов.

Цель работы – изучить видовое разнообразие, распределение и население шмелей в разных биотопах в условиях антропогенной трансформации таёжных экосистем Вологодской области.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- 1) рассмотреть природные факторы формирования населения шмелей;
- 2) выявить видовой и зоогеографический состав фауны шмелей Вологодской области;

3) провести анализ видового разнообразия и структуры населения шмелей основных местообитаний;

4) изучить трофические связи шмелей с растениями и оценить их влияние на формирование населения шмелей;

5) проанализировать влияние антропогенной трансформации местообитаний на видовое разнообразие и население шмелей;

б) предложить пути сохранения региональной фауны шмелей.

Научная новизна. Установлено, что фауна шмелей включает 32 вида, из них впервые приводится для Вологодской области 8 видов. Выявлено биотопическое распределение шмелей региональной фауны, основу которой составляют эвритопные и лесные виды. Установлены трофические связи шмелей со 121 видом растений из 36 семейств, выявлены предпочитаемые растения для разных видов. Выявлено, что наибольшее видовое разнообразие шмелей характерно для *Centaurea pseudophrygia* и *Knautia arvensis*.

Проведен анализ фенологии и установлено, что в населении шмелей преобладают виды с длительным периодом активности (3,5–4,5 месяца). Показано, что преимущественное распространение на территории Вологодской области имеют виды шмелей с высокой экологической пластичностью: эвритопные, короткохоботковые, с подземным типом гнездования.

Выявлено, что наибольшее видовое разнообразие шмелей характерно для разнотравных лугов, наименьшее – для таких естественных местообитаний, как верховых болот. Установлено, что изменения структуры населения и видового разнообразия шмелей могут служить адекватными индикаторами трансформации местообитаний на локальном уровне. Показана возможность восстановления фауны шмелей после интенсивного антропогенного воздействия в заброшенных карьерах и на обочинах дорог. Поддержанию фауны и населения шмелей способствует их пластичность и быстрое восстановление растительности, для формирования микроклиматических условий и кормовой базы.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты изучения фауны шмелей использованы при выполнении международных проектов «Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные», «ГЭП-анализ сети ООПТ на Северо-Западе России», темплана Рособразования «Исследование антропогенной трансформации водосборов таёжной зоны», проекта Департамента природных ресурсов и охраны окружающей среды Вологодской области: «Охраняемый природный комплекс «Онежский» Вытегорского муниципального района Вологодской области» в рамках международной программы «Развитие региональных ООПТ на Северо-Западе России», и «Энтомофауна Вологодской области».

Материалы диссертации используются в учебном процессе в ВГПУ при проведении лекций, практических занятий и полевых практик по дисциплинам «Зоология беспозвоночных», «Фауна Вологодской области», «Экология популяций и сообществ», «Биология с основами экологии» и спецкурса «Энтомология».

Апробация работы. Основные положения работы были представлены на 12 научных мероприятиях различного уровня, включая три научных конференции студентов и аспирантов ВГПУ (Вологда, 2002, 2004, 2005); два ежегодных смотрасессии аспирантов и молодых ученых по отраслям наук: Естественные и физико-математические науки (Вологда, 2007, 2008); две научно-практических конференции: «К 15-летию образования Национального парка «Русский Север» (Кириллов, 2007) и «Февральские чтения», к 55-летию юбилею Сыктывкарского

лесного института (Сыктывкар, 2007); четыре всероссийских конференции: «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2006, 2007, 2009) и «Вузовская наука – региону» (Вологда, 2007); и XIII Съезд Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007).

Личный вклад автора. Автором проведены полевые работы, обработка, обобщение и анализ материалов исследования.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них – одна статья в рецензируемом журнале перечня ВАК РФ и в коллективной монографии.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, шести приложений и списка использованной литературы (325 наименований, из них 50 – на иностранных языках). Общий объем – 215 страниц, из которых основной текст составляет 161 страницу, содержит 28 таблиц и 16 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. ШМЕЛИ КАК КОМПОНЕНТЫ БИОЦЕНОЗОВ РАЗНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

На основании обобщения литературных данных проанализированы этапы изучения разнообразия шмелей: инвентаризация фауны, изучение экологических особенностей видов и влияние антропогенного воздействия (Скориков 1922а, 1922б; Казанский, 1925; Панфилов, 1956, 1968; Гринфельд, 1973, 1975; Фегри, 1982; Ефремова, 1990; Радченко, Песенко, 1994; Березин, Бейко, 1998; Длусский, 1998, 2000; Богатырев, 2001; Попов, 2009 и многие другие).

Рассмотрено видовое богатство шмелей разных природных зон: степной, лесостепной, лесной, тундровой зоны и горных поясов, а также сопредельных и близ лежащих территорий Европейского Севера, которые оказывают влияние на формирование региональной фауны шмелей. Обобщены данные по экологическим особенностям шмелей, особое внимание обращено на трофические связи с растениями в экосистемах. В связи с этим обсужден круг вопросов, касающихся антофилии и постоянства посещения растений, что выработалось в процессе эволюции для более эффективной фуражировочной деятельности шмелей.

В главе описаны разные типы гнездования, характерные для шмелей (подземно, наземно, надземно и пластично). Проанализированы экологические особенности шмелей с точки зрения их уязвимости к неблагоприятным факторам, что необходимо для оценки угроз существования разных видов данной таксономической группы. Рассмотрена изученность шмелей на территории Вологодской области.

Глава II. ПРИРОДНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Проведен анализ комплекса природных факторов (рельефа, климата и почвенно-растительного покрова) и выявление среди них приоритетных для формирования фауны и современного населения шмелей

Значительная площадь Вологодской территории области (145,7 тыс. км²) и сложный генезис обуславливает её ландшафтное и биотопическое разнообразие. Благоприятным фактором для распространения шмелей является преобладание мелких форм рельефа, формирующих сложный микрорельеф территории. Разнообразный состав региональной флоры включает 1706 видов сосудистых

растений (Природа..., 2007). Из них не менее 36% составляют энтомофильные растения, что обеспечивает шмелей достаточной кормовой базой. Лимитирующим фактором обитания шмелей на территории области является умеренно-континентальный климат таежной зоны, с относительно теплым летом, продолжительной умеренно-холодной зимой и неустойчивым режимом погоды (Антипов, 1957 и др.).

Глава III. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования были проведены в 2001–2009 гг. и охватывали биотопы южной и средней тайги в 124 точках (рис. 1), включая естественные и в разной степени антропогенно трансформированные местообитания шмелей (табл. 1, 3). Коллекция автора насчитывает 4357 экз.

При оценке численности шмелей использовали метод учетных площадок. На учетных площадках (100 м²) за единицу времени (1 час) осуществлялся сбор шмелей, посещавших цветущие растения, и на лету в различных местообитаниях. Всего было проведено 549 часовых учётов, количество учтенных особей составляет 5148. Количественные учёты для изучения влияния сопредельных биотопов на население шмелей (в Вожегодском районе) выполнялись вдоль трёх трансект, протяженностью около 16 км.

Растительные сообщества описывали непосредственно в полевых условиях, при этом составляли по возможности полные списки видов с указанием их обилия по шкале Друде (Нешатаев, 2001). Ряд сложных в определении видов гербаризировался, их идентификация проходила в камеральных условиях под руководством к.б.н., доцента кафедры ботаники ВГПУ В.И. Антоновой. В работе номенклатура сосудистых растений принята согласно сводке Н.Н. Цвелева (2000). Для каждого участка проводили координатную привязку с помощью GPS-навигатора.

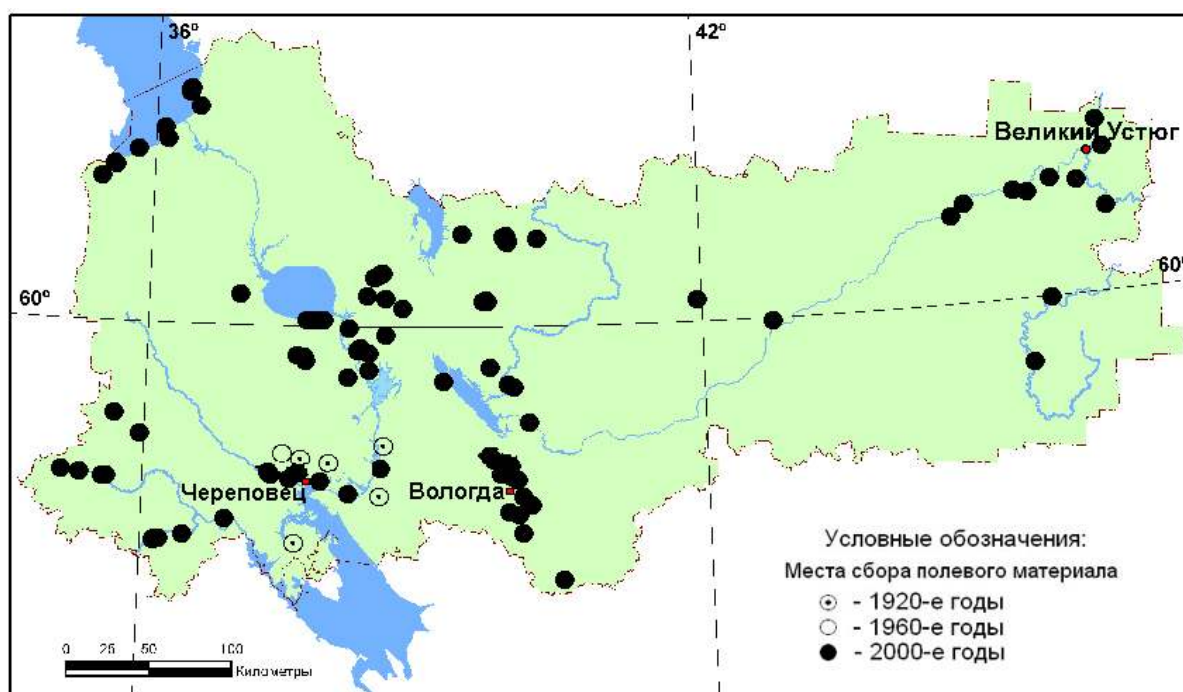


Рис. 1. Карта-схема Вологодской области с указанием районов сбора полевого материала.

При выявлении трофических связей зафиксировано 4487 посещений шмелями 121 вида энтомофильных растений, относящихся к 36 семействам. Для определения основных кормовых растений, посещаемых регулярно и часто, использована четырехбальная шкала З.А. Ефремовой (1991). Выявление суточной активности шмелей проводили с 6⁰⁰ до 23⁰⁰ часов на протяжении каждого часа на разнотравном лугу. Группы обилия шмелей выделены согласно пяти балльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко (1972) на основании количественных учётов из шести локальных фаун и встречаемости видов в обследованных пунктах области.

При определении видов шмелей использовались работы Д.В. Панфилова (1957, 1978), А. Løken (1973), шмелей-кукушек – работы В. Pittioni (1939), А. Løken (1984) и А. Løken & Framstad (1983). Идентификацию самцов проводили на основании морфологии гениталий, для чего предварительно осуществлялось препарирование и монтировка всех особей.

Psithyrus Lepeletier, 1832 рассматривается в традиционном таксономическом ранге, как род (Песенко, 2000). Подроды *Psithyrus* приводятся по В.В. Попову и П. Расмонту (Поров, 1931; Rasmont, 1983). Классификация шмелей на видовом уровне и порядок расположения подродов приняты по П. Вильямсу (Williams, 1998), за исключением подрода *Laesobombus*, в котором вид *B. maculidorsis* (Skorikov, 1922) приводится по Д.В. Панфилову (1978). Типы ареалов приняты по Т.В. Левченко (2009, 2010).

Для подтверждения и уточнения видовой идентификации использовали коллекции ЗИН РАН и Зоологического музея МГУ (Москва).

При составлении списка видов использована работа А.П. Белизина (1926) по изучению фауны шмелей Череповецкой губернии. Просмотрены энтомологические коллекции А.П. Белизина 1920-х гг. (2476 экз. шмелей) и П.А. Березина 1960-х гг. (250 экз.), хранящиеся в фондах Музея природы Череповецкого музейного объединения. Также просмотрены коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва), кафедры зоологии и экологии ВГПУ и частная коллекция К.П. Томковича (Москва). Всего при анализе учтено 13357 экз. шмелей.

Видовое разнообразие шмелей оценивали с помощью видового богатства, индексов Бергера-Паркера (D_{B-P}) и Шеннона (\bar{H}). При выявлении сходства фаун сопредельных территорий использован коэффициент Жаккара (k_j) (Мэггарран, 1992).

Приуроченность шмелей к местообитаниям и кормовым растениям выявляли на основании количественных учётов, с использованием показателя степени относительной биотопической приуроченности (F_{ij}) (Песенко, 1982) и индекса степени приуроченности (Беклемишев, 1970). Видовое разнообразие спектра посетителей растений оценивали с помощью индекса Шеннона. Вычислен средний индекс привлекательности для редких видов (I) для 30 наиболее посещаемых шмелями видов растений (Пестов, 2007).

Население рассматривали согласно работе Ю.А. Песенко (1982) как соотношение относительных обилий входящих в него видов, видовое разнообразие оценивали двумя компонентами: видовым богатством и выравненностью видов по их обилию. При анализе структуры населения шмелей разных местообитаний рассчитывалось относительное обилие видов (Песенко, 1982), применен доминантный принцип таксоценов (Подболоцкая, 2009); использовали понятия: наиболее обильный вид, относительное обилие которого составляет более 15%, и

обычный – 5–15% (Песенко, 1982; Татаринев, Долгин, 2001). Для выявления сходства местообитаний по структуре населения шмелей, а также составу и обилию энтомофильной растительности, на основе биоценотического подхода Ю.А. Песенко (1974, 1976), проводили кластеризацию по методу Варда (Ward's) с использованием Эвклидова расстояния.

Статистическую обработку и графическое отражение полученных данных производили с помощью программ MS Excel, надстройки «Graphs», Statistica v.6.0. Для подготовки картографического материала произведена оцифровка данных в программе MapInfo Professional 6.0.

Глава IV. ФАУНА И НАСЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ, ОСОБЕННОСТИ ИХ ЭКОЛОГИИ В УСЛОВИЯХ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

4.1. Таксономический состав фауны шмелей

В Вологодской области зафиксировано 32 вида шмелей, из которых два достоверно отмечены по сборам 1920-х гг. – *B. maculidorsis* (Skorikov, 1922) и *B. muscorum* (Linnaeus, 1758) (Белизин, 1926). В настоящее время зарегистрировано 30 видов шмелей, из которых 23 вида относится к роду *Bombus* и 7 – *Psithyrus* (табл. 1). Систематический обзор фауны шмелей Вологодской области приведен в приложении 1. Проанализировано соотношение подродов. При сравнении видового богатства фаун шмелей регионов европейского Севера выявлено, что фауна шмелей Вологодской области наиболее сходна по видовому составу с фауной сопредельной Архангельской области и Республики Коми ($k_j=77\%$). Сходство региональной фауны и сопредельных Кировской и Ленинградской областей составляет около 67%.

4.2. Зоогеографическая структура фауны шмелей

При анализе ареалов шмелей выявлено, что региональную фауну образуют виды, имеющие широкие ареалы: голарктические (6,3%), транспалеарктические (65,6%), западнопалеарктическо-восточносибирские (12,5%) и западнопалеарктические (15,6%). В широтном направлении в фауне преобладают полизональные виды (59,4%), остальные являются лесными (18,8%) и бореальными (21,9%). Это отражает положение области в южной и средней подзонах тайги.

Анализ видового богатства шмелей выявил одинаковое число видов (29) в подзонах южной и средней тайги. Отличия связаны с находкой в подзоне южной тайги полизонального *B. subterraneus*, в подзоне средней тайги – бореального *B. modestus*.

4.3. Видовое разнообразие и население шмелей основных местообитаний

Изучение видового разнообразия и населения шмелей проводили в четырех типах местообитаний: лесных, опушечных, луговых и болотных. Наибольшее видовое богатство (25 видов) шмелей выявлено на разнотравных лугах. Наибольшее видовое разнообразие шмелей, включая выравненность видов по обилию, также характерно для данного типа местообитаний, что отражают высокие значения индекса Шеннона и низкие – Бергера-Паркера (табл. 1).

Таблица 1

Население шмелей естественных местообитаний

№	Виды	Относительное обилие шмелей (%) в разных местообитаниях						
		Хвойно-мелко-лиственные леса	Лесные поляны	Опушки	Сосняки	Опушки сосняков	Разнотравные луга	Верховые болота
			хвойно-мелко-лиственных лесов					
1.	<i>B. consobrinus</i>	3,04	0,85	0,12	1	0,75	-	-
2.	<i>B. deuteronymus</i>	-	0,21	0,45	-	-	3,09	-
3.	<i>B. distinguendus</i>	-	0,23	0,64	1,05	-	1,04	3,49
4.	<i>B. hortorum</i>	8,04	4,01	1,71	6,67	6	3,39	12,57
5.	<i>B. humilis</i>	-	0,08	-	1,68	1,12	1,96	-
6.	<i>B. hypnorum</i>	14,01	7,98	9,55	3,6	-	1,33	3,49
7.	<i>B. jonellus</i>	0,27	0,25	-	-	-	0,10	2,09
8.	<i>B. lapidarius</i>	0,59	1,06	2,18	9,69	1,50	5,31	9,08
9.	<i>B. lucorum</i>	7,07	17,87	18,01	9,94	18,11	21,49	34,22
10.	<i>B. modestus</i>	0,30	-	0,02	-	-	-	-
11.	<i>B. pascuorum</i>	28,17	32,61	26,27	32,82	23,17	4,64	17,46
12.	<i>B. patagiatus</i>	-	0,84	0,20	-	-	0,02	-
13.	<i>B. pratorum</i>	18,83	11,07	14,99	3,41	2,38	4,21	4,19
14.	<i>B. ruderarius</i>	1,48	1,57	1,76	2,93	-	23,59	-
15.	<i>B. schrencki</i>	3,05	5,88	0,48	1,88	0,75	1,22	0,14
16.	<i>B. semenoviellus</i>	-	1,14	10,43	1,05	0,38	1,76	4,89
17.	<i>B. sichelii</i>	-	-	4,32	-	-	2,74	3,49
18.	<i>B. soroensis</i>	2,63	2,67	1,13	0,63	23,20	3,48	3,49
19.	<i>B. sporadicus</i>	-	-	-	-	-	0,02	-
20.	<i>B. subterraneus</i>	-	-	-	-	-	0,01	-
21.	<i>B. sylvarum</i>	-	-	-	-	-	0,03	-
22.	<i>B. terrestris</i>	2,18	5,27	0,87	9,44	7	6,60	-
23.	<i>B. veteranus</i>	0,30	0,14	3,46	1,26	0,38	8,25	-
24.	<i>P. bohemicus</i>	8,16	5,66	2,17	10,98	14,2	0,88	-
25.	<i>P. barbutellus</i>	-	0,24	0,06	0,42	-	1,57	1,40
26.	<i>P. rupestris</i>	-	-	0,18	1,05	-	2,76	-
27.	<i>P. campestris</i>	-	0,09	0,32	0,42	0,75	0,57	-
28.	<i>P. norvegicus</i>	1,90	0,17	-	-	-	-	-
29.	<i>P. quadricolor</i>	-	-	0,67	-	0,38	-	-
30.	<i>P. sylvestris</i>	0,09	0,13	-	-	-	-	-
Число видов, <i>S</i>		17	23	23	19	15	25	13
Инд. Шеннона, \bar{H}		1,61±0,11	1,77±0,09	1,74±0,11	1,87±0,25	1,72±0,05	2,02±0,10	1,48±0,34
Инд. Бергера-Паркера, D_{B-P}		0,41±0,04	0,38±0,03	0,39±0,04	0,33±0,04	0,31±0,03	0,30±0,03	0,47±0,03
Численность, <i>N</i> (ос./ч)		29,45±3,5	33,2±3,2	30,5±5,5	20,0±1,3	48,5±5,5	24,8±2,5	7,5±4,1

При исследовании различных местообитаний таежной зоны на основании количественных учетов выявлена биотопическая приуроченность видов. Двенадцать видов, что составляет 40% фауны, являются эвритопными, обитающими в разных типах местообитаний. Из них 7 видов имеют высокое относительное обилие в биотопах (*B. hypnorum*, *B. hortorum*, *B. pascuorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. terrestris*, *P. bohemicus*), 5 – низкое (*B. distinguendus*, *B. sichelii*, *P. barbutellus*, *P. rupestris* и *P. campestris*). Десять видов (33,3%), являются лесными (*B. consobrinus*, *B. humilis*, *B. modestus*, *B. patagiatus*, *B. pratorum*, *B. schrencki*, *B. semenoviellus*, *B. soroensis*, *P. norvegicus* и *P. sylvestris*). Из них *B. consobrinus*, *B. modestus*, *B. schrencki*, *P. norvegicus* и *P. sylvestris* приурочены к

хвойно-мелколиственным лесам, *B. patagiatus* – к лесным полянам, *B. humilis* – к соснякам, остальные виды – к лесам с их полянами и опушками. Три вида (10%) являются луговыми (*B. deuteronymus*, *B. veteranus* и *B. ruderarius* и), один (*B. jonellus*) – болотно-лесным, обитая преимущественно на верховых болотах. Для четырех единично встреченных видов (*B. sporadicus*, *B. subterraneus*, *B. sylvarum* и *P. quadricolor*) биотопическая приуроченность не выявлена.

Структура населения шмелей разных местообитаний по составу доминантов различается. Во всех лесных местообитаниях наиболее обильным является *B. pascuorum*. В хвойно-мелколиственных лесах к наиболее обильным и обычным видам также относится *B. pratorum* и *B. hypnorum*, на лесных полянах и опушках – *B. lucorum*, в сосняках – *B. lapidarius*, на опушках – *B. soroeensis* и *B. lucorum*, на верховых болотах – *B. pascuorum* и *B. lucorum*. На разнотравных лугах наиболее обильны *B. ruderarius* и *B. lucorum*, обычны *B. pascuorum*.

Проведены наблюдения за гнездованием семи видов шмелей, описано 14 гнезд. Подземное гнездование отмечено для *B. distinguendus*, *B. sichelii*, *B. jonellus*, *B. terrestris*, *B. lapidarius*, наземное – *B. ruderarius*, надземное – *B. hypnorum*. С использованием литературных данных (Скориков, 1922а; Панфилов, 1956б; Ефремова, 1985а) и наблюдений выявлено, что для 9 видов (31% региональной фауны шмелей) характерно подземное гнездование, для 4 видов (14%) – наземное и по одному виду (3%) – надземное и пластичное.

34.4. Трофические связи шмелей с растениями

При изучении трофических связей шмели зарегистрированы на 121 виде растений из 36 семейств, из которых наиболее привлекательными являются *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae* и *Scrophulariaceae*.

При анализе распределения шмелей по энтомофильным растениям выявлено, что наибольший спектр посетителей характерен для: *Centaurea pseudophrygia* и *Knautia arvensis* (по 25 видов), *Vicia cracca* (22), *Trifolium pratense* (20), *Chamaenerion angustifolium* (19), *Cirsium arvense* (16), *Carduus crispus* (15) и *Rhinanthus minor* (15). Данные растения наиболее привлекательны для всех видов шмелей, включая редких видов, о чем свидетельствует наибольшее значение индекса привлекательности (Пестов, 2007).

Расчет индекса Шеннона для 30 наиболее посещаемых видов растений показал, что наибольшее видовое разнообразие шмелей характерно для *Centaurea pseudophrygia* ($\bar{H}=2,46$) и *Knautia arvensis* ($\bar{H}=2,44$). При анализе рангового распределения шмелей выявлено, что на данных растениях выравненность видов шмелей по обилию больше, в отличие, например, от *Chamaenerion angustifolium*, наблюдается полидоминантная видовая структура фуражиров (рис. 2).

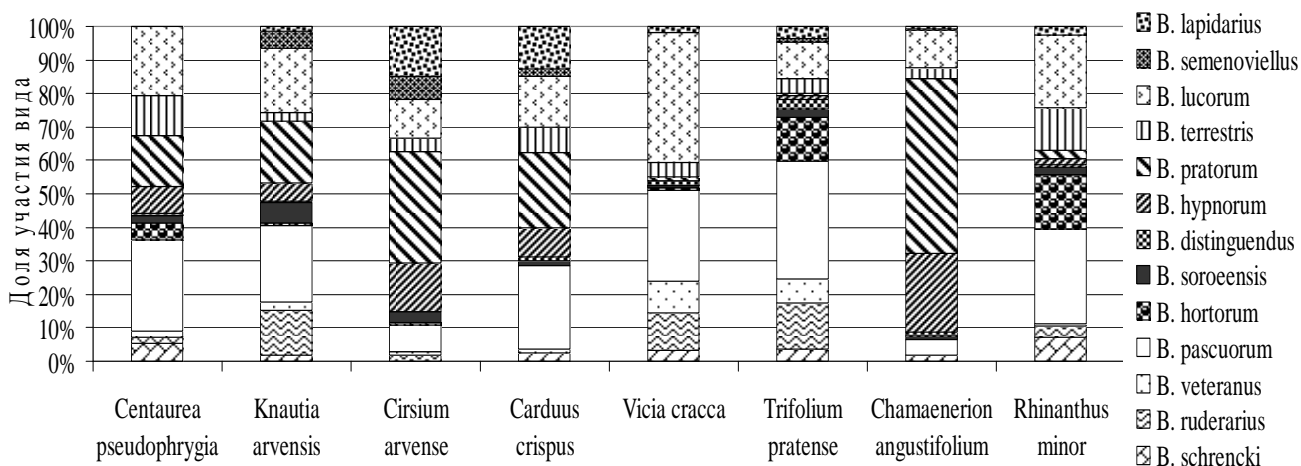


Рис. 2. Диаграмма рангового распределения шмелей наиболее посещаемых видов растений.

При анализе частоты посещений шмелями выявлен 31 вид основных кормовых растений из 14 семейств, которые согласно шкале З.А. Ефремовой (1991), посещаются регулярно и часто (табл. 2). В опылении данных растений, три вида из которых внесены в Красную книгу Вологодской области (2004), шмели играют ведущую роль. Случайные связи шмелей установлены с 90 видами растений.

Таблица 2

Основные кормовые растения шмелей региональной фауны

№ п/п	Семейство растений	Виды растений	Кол-во видов шмелей	Виды шмелей, посещающие растения часто и регулярно
1.	<i>Asteraceae</i>	<i>Centaurea pseudophrygia</i>	25	<i>B. hortorum</i> , <i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. terrestris</i>
2.		<i>Cirsium arvense</i>	16	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pratorum</i>
3.		<i>Carduus crispus</i>	15	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i>
4.		<i>Cirsium oleraceum</i>	11	<i>B. consobrinus</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. schrencki</i>
5.		<i>Hieracium silvaticum</i>	10	<i>B. semenoviellus</i>
6.		<i>Arctium tomentosum</i>	9	<i>B. hypnorum</i>
7.		<i>Hieracium cymosum</i>	6	<i>B. lucorum</i>
8.		<i>Solidago canadensis</i>	5	<i>B. lucorum</i> , <i>B. terrestris</i>
9.	<i>Dipsacaceae</i>	<i>Knautia arvensis</i>	24	<i>B. humilis</i> , <i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. semenoviellus</i> , <i>B. soroensis</i> , <i>B. terrestris</i> , <i>B. veteranus</i>
10.	<i>Fabaceae</i>	<i>Vicia cracca</i>	21	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. terrestris</i> , <i>B. veteranus</i>
11.		<i>Trifolium pratense</i>	20	<i>B. distinguendus</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. soroensis</i> , <i>B. terrestris</i> , <i>B. veteranus</i>
12.		<i>T. hybridum</i>	12	<i>B. lucorum</i>
13.		<i>Lupinus polyphyllus</i>	10	<i>B. lapidarius</i> , <i>B. lucorum</i>
14.		<i>V. sepium</i>	8	<i>B. terrestris</i>
15.		<i>Melilotus albus</i>	7	<i>B. pascuorum</i>
16.		<i>Medicago falcata</i>	4	<i>B. lapidarius</i>

№ п/п	Семейство растений	Виды растений	Кол-во видов шмелей	Виды шмелей, посещающие растения часто и регулярно
17.	<i>Boraginaceae</i>	<i>Borago officinalis</i>	7	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
18.	<i>Hypericaceae</i>	<i>Hypericum maculatum</i>	13	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
19.	<i>Onagraceae</i>	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	19	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i>
20.	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Rhinanthus minor</i>	15	<i>B. hortorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. terrestris</i>
21.		<i>Melampyrum sylvaticum</i>	8	<i>B. pascuorum</i>
22.	<i>Ranunculaceae</i>	<i>Aconitum septentrionale</i>	4	<i>B. consobrinus</i>
23.		<i>Delphinium elatum</i>	3	<i>B. hortorum</i>
24.	<i>Rosaceae</i>	<i>Rubus idaeus</i>	11	<i>B. hypnorum</i>
25.		<i>Rosa majalis</i>	9	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i>
26.		<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	2	<i>B. hypnorum</i>
27.	<i>Lamiaceae</i>	<i>Leonurus cardiaca</i>	3	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lapidarius</i>
28.	<i>Iridaceae</i>	<i>Gladiolus colvillei</i>	2	<i>B. hortorum</i>
29.	<i>Salicaceae</i>	<i>Salix acutifolia</i>	6	<i>B. lucorum</i>
30.	<i>Alliaceae</i>	<i>Allium oleraceum</i>	2	<i>B. lapidarius</i>
31.	<i>Papaveraceae</i>	<i>Chelidonium majus</i>	2	<i>B. hypnorum</i>

Анализ спектров посещаемых растений шмелей показал, что наибольшая ширина спектра (31–52 вида) характерна для семи многочисленных видов, составляющих около 65% населения шмелей области. Для трех видов выявлено 21–30 посещаемых растений, для 7 видов – 11–20, и для 13 – 1–10.

При сравнении широты спектров посещаемых растений разных каст шмелей выявлено, что его максимальные значения характерны для рабочих особей и самок. Это связано с тем, что основную работу по сбору нектара и пыльцы выполняют рабочие особи. Значительный спектр посещаемых растений у самок во многом объясняется их длительным периодом жизни и питанием на растениях разных фенологических групп.

4.5. Сезонная и суточная активность шмелей

Показано, что по времени начала лётной активности выделяются две фенологические группы. К ранневесенним, холодолюбивым видам, покидающим места зимовки в апреле – первой декаде мая, относятся 10 видов. Среди них шесть видов являются многочисленными, три – имеют среднее обилие и один встречен единично. По приуроченности к местообитаниям шесть видов относятся к эвритопным (*B. hypnorum*, *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pascuorum* и *B. terrestris*), два – к лесным (*B. pratorum*, *B. soroensis*) и один – к болотно-лесным (*B. jonellus*). Среди ранневесенних видов шесть имеют широкий спектр посещаемых растений (31–52). К группе поздневесенних, теплолюбивых видов, вылетающих с мест зимовок в середине мая – начале июня, на настоящий момент могут быть отнесены четыре. Среди них два луговых вида (*B. ruderarius* и *B. veteranus*), один лесной (*B. semenoviellus*) и один эвритопный (*B. distinguendus*). Продолжительность лётной активности видов данной группы составляет 3 месяца, в отличие от 3,5–4,5 месяца активности холодолюбивых видов. Численность семей шмелей максимальна в конце июля (рис. 3), что связано с активным выведением полового поколения.

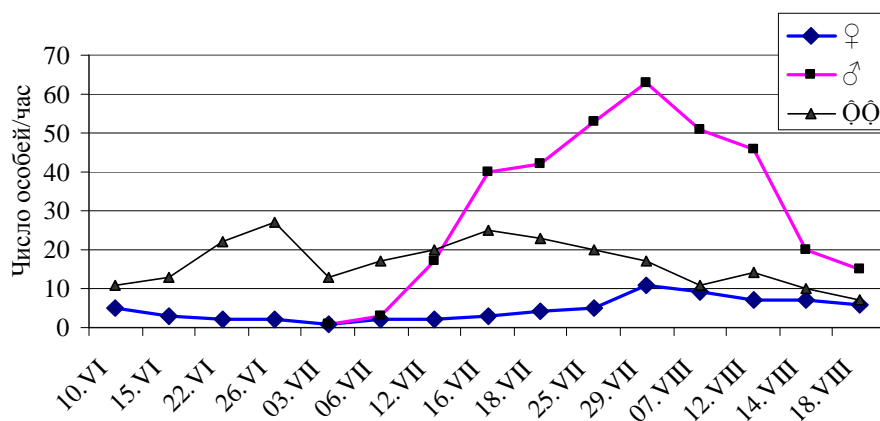


Рис. 3. Сезонная динамика численности шмелей разных каст.

При анализе суточной активности на разнотравном лугу у шмелей выявлено два пика активности – в 10–12 и в 15–16 ч, температура в это время составляет 23–25°C. В период с 12 до 14 ч. наблюдается некоторый спад активности, при котором температура достигает максимальных значений – 28–29°C. Это связано с тем, что к одному из основных зональных факторов активности шмелей относится температурный режим.

Глава V. ВЛИЯНИЕ ТРАНСФОРМАЦИИ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И НАСЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ

5.1. Антропогенные факторы формирования населения шмелей

В разделе проводится анализ комплекса антропогенных факторов, оказывающих воздействие на фауну и население шмелей, показана неоднозначность их влияния. Среди них основными являются вырубка лесов, сельскохозяйственное освоение территории, разработка полезных ископаемых, строительство и урбанизация. Все это привело к изменению структуры биотопов, увеличению мозаичности местообитаний и значительно повлияло на фауну и население шмелей.

Для существования шмелей лимитирующими являются топический и трофический факторы, влияющие на гнездование и питание. Поэтому максимальное отрицательное воздействие на население шмелей оказывает антропогенное нарушение ландшафтов, связанное с механическим разрушением почвенного покрова и растительности.

Разная интенсивность и масштабы хозяйственной деятельности обуславливают изменение и мозаичность территории. Умеренная антропогенная деятельность усиливает мозаичность местообитаний, при которой сохраняется их широкий спектр и поддерживается видовое разнообразие шмелей.

5.2. Видовое разнообразие и население шмелей трансформированных местообитаний

Для выявления последствий антропогенного воздействия проведен анализ видового разнообразия и структуры населения шмелей в местообитаниях, трансформированных в разной степени. Они рассмотрены в порядке увеличения градиента антропогенной нагрузки: восстанавливающиеся (заброшенные карьеры и обочины дорог), трансформированные, значительно нарушенные (пастбища) и искусственные (агроценозы и городские биотопы – городов Вологда и Череповец) (табл. 3).

Таблица 3

Видовое разнообразие и численность шмелей трансформированных местообитаний

Показатели*	Карьер (30 лет)	Карьер (10 лет)	Обочины дорог	Пастбища	Поля <i>Trifolium pratense</i>	Злаковые поля с сорными растениями	Городские биотопы	Окрестности города
<i>S</i>	17	7	23	9	17	17	18	21
<i>D_{B-P}</i>	0,25±0,02	0,27±0,03	0,39±0,03	0,58±0,03	0,35±0,04	0,35±0,05	0,39±0,04	0,31±0,05
\bar{H}	1,91±0,07	1,69±0,08	1,67±0,10	1,21±0,02	1,65±0,06	1,82±0,05	1,61±0,13	1,96±0,09
<i>N</i> (ос./ч)	44,24±5,30	23,50±0,19	29,10±4,20	12,75±1,70	21,88±5,50	36,4±5,4	19,28±2,90	21,08±4,71

Примечание: * – *S* – видовое богатство, *D_{B-P}* – индекс Бергера-Паркера, \bar{H} – индекс Шеннона, *N* (ос./ч) – численность.

Показана возможность восстановления фауны шмелей после разрушения почвенного и растительного покрова в карьерах, возникших при добыче полезных ископаемых. В карьере, восстановление растительности в котором продолжалось в течение 10 лет, видовое богатство и видовое разнообразие шмелей ниже, чем на разнотравных лугах. Для карьера, который восстанавливался в течение 30 лет, характерно достаточно высокое видовое богатство и разнообразие шмелей (табл. 3). Это связано с тем, что на данной стадии сукцессии формируются достаточно благоприятные условия для питания и гнездования шмелей. Это значительный спектр кормовой базы и её обилие в течение всего вегетационного сезона и усложнение микрорельефа. Следовательно, условием восстановления фауны шмелей в карьерах является прекращение антропогенного воздействия на несколько десятилетий. В другом случае нарушение почвенно-растительного покрова, связанное со строительством дорог, имеет менее негативное воздействие на шмелей. Несмотря на то, что видовое разнообразие шмелей на обочинах дорог невысоко, видовое богатство и численность значительны, так как обочины обеспечивают обширную кормовую базу для фуражировки многих видов.

Кроме того, сильное антропогенное воздействие на фауну шмелей оказывает интенсивное вытаптывание территории. На пастбищах видовое разнообразие и численность шмелей намного ниже, чем на разнотравных лугах. Это связано с малым проективным покрытием энтомофильных растений, при котором сокращается кормовая база и разрушаются гнезда шмелей.

Иной характер хозяйственного воздействия на фауну шмелей наблюдается в агроценозах. Показано, что видовое богатство и разнообразие шмелей несколько ниже на клеверных полях и злаковых с сорными растениями *Cirsium arvense* и *Carduus crispus*, по сравнению с разнотравными лугами. Однако клевер луговой, бодяк полевой и чертополох курчавый входят в число основных кормовых растений шмелей и посещаются 20, 16 и 15 видами соответственно (табл. 2). Об этом свидетельствуют и высокие значения численности шмелей в данных местообитаниях (табл. 3). Отметим, что в наиболее трансформированных городских биотопах по сравнению с окрестностями видовое разнообразие шмелей значительно ниже. В окрестностях городов отмечены 4 вида шмелей, отсутствующие в городских биотопах (*B. deuteronymus*, *B. distinguendus*, *B. schrencki* и *B. subterraneus*).

При сравнительном анализе структуры населения шмелей биотопов разной степени трансформированности выявлены следующие изменения. В антропогенно

измененных местообитаниях по сравнению с естественными отсутствуют комплексы шмелей с преобладанием *B. consobrinus* и *B. sichelii*. Кроме того, *B. lucorum* и *B. lapidarius*, являясь многочисленными, формируют два новых класса таксоценов. В то же время, во всех типах исследованных местообитаний представлено по 9 классов таксоценов. При сравнении естественных и слабо нарушенных местообитаний установлено, что разнообразие комплексов шмелей существенно не изменяется.

Наибольшие изменения в структуре населения шмелей происходят в городских местообитаниях, что связано с их значительной трансформацией. Относительное обилие многочисленных в области *B. hypnorum* и *B. lapidarius* значительно возрастает и приводит к их доминированию. К обычным видам в городских биотопах относятся *B. lucorum* и *B. terrestris*. Данные четыре вида имеют короткий хоботок, широкий спектр кормовых растений и наземный (*B. hypnorum*) или подземный тип гнездования, что обеспечивает их пластичность. Вместе с тем, в городских биотопах уменьшается численность *B. pascuorum*, наиболее обильного в естественных, восстанавливающихся и трансформированных местообитаниях, местообитаниях, который здесь переходит в группу обычных видов.

5.3. Особенности формирования населения шмелей трансформированных местообитаний

В разделе проводится анализ материалов, связывающих исследования условий обитания, разной антропогенной нагрузки, особенностей местообитаний с изменением видового состава и численности шмелей. В условиях Вологодской области, с умеренно-континентальным климатом и неустойчивым режимом погоды, мозаичной структурой местообитаний, преимущество получают виды, обладающие высокой экологической пластичностью. В населении шмелей преобладают полизональные эвритопные, короткохоботковые виды с подземным типом гнездования и длительным периодом лёта (3,5–4,5 месяца).

В Вологодской области интенсивное лесохозяйственное и сельскохозяйственное использование территории вызвало её значительную фрагментацию. В результате произошло изменение структуры биотопов, которые характеризуются разной степенью нарушенности, что привело к усилению мозаичности местообитаний. В данных условиях на формирование видового состава шмелей отдельных биотопов заметное влияние оказывает их топологическая структура, близость расположения друг от друга и фуражировочная активность видов. На модельной территории с преобладанием хвойно-мелколиственных лесов, отражающей мозаичность условий, показана взаимосвязь формирования населения не только сопредельных биотопов, но и их континуума. Ряд видов шмелей (39-45%) встречены на всем протяжении трансект, остальные – либо в типичных местообитаниях, либо локально. Сходство населения шмелей местообитаний, находящихся на близком расстоянии друг от друга, связано с эвритопными и лесными видами, а также с перемещением шмелей при фуражировке.

Проведено сравнение населения шмелей трансформированных (заброшенный карьер, агроценоз и обочины дорог) и сопредельных местообитаний, что позволило выявить их значительное сходство, несмотря на разную антропогенную нагрузку. Показано, что восстановление фауны шмелей в антропогенно нарушенных биотопах происходит при условии сохранения сопредельных естественных местообитаний.

В целом для данной локальной фауны, в условиях широкомасштабной трансформированности территории, характерно высокое видовое богатство шмелей (27 видов шмелей) и выравненная видовая структура. Это обуславливает значительное видовое разнообразие шмелей.

Наиболее важным фактором, оказывающим влияние на формирование населения шмелей разных местообитаний, является растительность. Анализ приуроченности шмелей к доминирующим видам растений показал, что в заброшенном карьере для *B. pratorum* и *B. hypnorum* характерна приуроченность к *Chamaenerion angustifolium*, *B. hortorum* – *Trifolium pratense*, *B. ruderarius* – *Vicia cracca*, *B. pascuorum* и *B. veteranus* – *T. pratense* и *Vicia cracca*, *B. lucorum* – *Vicia cracca*.

При анализе дендрограмм выявлено значительное сходство состава и обилия энтомофильной растительности и структуры населения шмелей обочин дорог. На обочинах дорог, в растительных ассоциациях которых преобладал *Rhinanthus minor*, в видовой структуре комплексов шмелей обычным являлся длиннохоботковый *B. hortorum*. В сообществах с преобладанием иван-чая узколистного наиболее обилён *B. pratorum*, а *B. hypnorum* относится к обычным видам. В полидоминантных растительных ассоциациях обочин дорог, где помимо *Chamaenerion angustifolium* представлен обширный ряд других видов, обилие *B. pratorum* уменьшалось. Состав и обилие растений в фитоценозах является важным фактором, влияющим на формирование населения шмелей, в основе которого лежит их приуроченность к определенным видам растений. Виды шмелей достигают высокого обилия в населении типичных для них местообитаний, где в растительных ассоциациях преобладают их основные кормовые растения.

По группам относительного обилия виды шмелей распределяются следующим образом. Наиболее многочисленным видом на территории области является *B. pascuorum*. К многочисленным относятся 6 видов, что составляет 20% фауны (*B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pratorum* и *B. ruderarius*). Семь видов (23,3%) имеют среднее обилие (3 балл): *B. schrencki*, *B. semenoviellus*, *B. sichelii*, *B. soroensis*, *B. terrestris*, *B. veteranus* и *P. bohemicus*. К малочисленным относятся 8 видов (26,7%) (*B. consobrinus*, *B. deuteronymus*, *B. distinguendus*, *B. humilis*, *B. patagiatus*, *P. rupestris*, *P. norvegicus* и *P. barbutellus*), и 8 видов являются единичными (26,7%) (*B. jonellus*, *B. modestus*, *B. sporadicus*, *B. subterraneus*, *B. sylvarum*, *P. campestris*, *P. quadricolor* и *P. sylvestris*).

Глава VI. ПОДХОДЫ К ПОДДЕРЖАНИЮ РАЗНООБРАЗИЯ ШМЕЛЕЙ

В главе обсуждаются проблемы сохранения видового богатства и разнообразия шмелей Вологодской области на основе исследования как трансформированных местообитаний, так и особо охраняемых природных территорий. Сформулированы подходы к поддержанию фауны и населения шмелей с учётом природных особенностей территории, характера и масштаба антропогенной деятельности, а также экологических особенностей данной группы. В целом пути сохранения разнообразия шмелей рассматриваются в рамках рационального природопользования, включающего сохранение местообитаний видов. Одним из путей сохранения редких видов является их внесение в

региональную «Красную книгу Вологодской области Т. 3. Животные» с рекомендациями мер охраны на основе выявления лимитирующих факторов обитания шмелей. Проведенные исследования биотопической приуроченности шмелей в подзонах южной и средней тайги позволяют обосновать необходимость применения ландшафтно-биотопического подхода к поддержанию биоразнообразия.

Другим эффективным направлением сохранения фауны шмелей является функционирование сети ООПТ, включая Дарвинский государственный природный биосферный заповедник и НП «Русский Север». В настоящее время проводится корректировка сети ООПТ Вологодской области на основании оценки её репрезентативности для поддержания биоразнообразия. В результате идёт расширение сети ООПТ (созданы две новых ООПТ), организуется система управления ими, проводится работа по резервированию земель в каждом административном районе области, что даёт возможность реализации стратегии сети энтомологических заказников на данных территориях. Эффективность стратегии определяется применением иерархического и системного подходов, в том числе и для сохранения фауны шмелей, с учетом особенностей их экологии. Эта работа осуществляется в рамках международного проекта по ГЭП-анализу сети ООПТ Северо-Запада России, что позволяет выйти за пределы регионального подхода к сохранению редких видов шмелей. Этот опыт показал преимущества межрегионального и международного сотрудничества для сохранения биоразнообразия на разных уровнях.

Одним из путей поддержания фауны шмелей, наряду с сохранением их местообитаний, является регулирование антропогенного воздействия. Кроме того, возможно использование некоторых направлений хозяйственной деятельности (например, сенокосение, выборочные рубки) для поддержания разнообразия и мозаичности местообитаний шмелей.

ВЫВОДЫ

1. Региональная фауна шмелей отличается значительным видовым богатством, отражающим разнообразие условий Вологодской области. Зарегистрировано 32 вида, из которых 30 отмечены в настоящее время. Из них 23 вида относятся к роду *Bombus* и семь – *Psithyrus*. Особенности фауны и населения шмелей Вологодской области определяются спецификой территории, составом и структурой фитоценозов, влиянием сопредельных биотопов и антропогенным воздействием.
2. В фауне шмелей более половины составляют транспалеарктические виды (65,6%), на долю всех остальных приходится 34,4 % (голарктические (6,3%), западнопалеарктическо-восточносибирские (12,5%) и западнопалеарктические (15,6%). Преобладают виды с полизональными ареалами (59,4%), остальные являются лесными (18,8%) и бореальными (21,9%).
3. Установлено, что наибольшее видовое богатство (25 видов) и индекс видового разнообразия шмелей ($\bar{H}=2,02$) характерны для разнотравных лугов. В лесных местообитаниях видовое богатство варьирует от 17 видов в хвойно-мелколиственных лесах до 23 на лесных опушках и полянах, видовое разнообразие – от 1,61 до 1,87, достигая максимума в сосняках. Наименьшее видовое богатство (13 видов) и разнообразие шмелей ($\bar{H}=1,48$) характерны для верховых болот.

4. В региональной фауне 12 видов шмелей являются эвритопными, составляя 40%, 10 видов (33,3%) – лесными, три (10%) – луговыми и один вид (3,3%) относится к болотно-лесным. В населении шмелей преобладают короткохоботковые виды с подземным типом гнездования и длительным периодом активности (3,5–4,5 месяца).
5. При изучении трофических связей выявлен 121 вид посещаемых растений из 36 семейств, из которых 31 вид из 14 семейств входит в число основных кормовых растений шмелей. Наибольший спектр посетителей характерен для *Centaurea pseudophrygia* и *Knautia arvensis*.
6. Шмели являются биоиндикаторами антропогенной трансформации естественных экосистем, что отражается в изменении структуры их населения и видового разнообразия. В слабо нарушенных местообитаниях по сравнению с естественными несколько повышается относительное обилие *B. lucorum* и *B. lapidarius*, а в городских биотопах – *B. hypnorum* и уменьшается обилие *B. rasciorum*, доминирующего в естественных местообитаниях. Средние показатели видового разнообразия шмелей в зависимости от антропогенной нагрузки в исследованных биотопах уменьшаются в следующем порядке: восстанавливающиеся местообитания – заброшенные карьеры (1,8); агроценозы (1,74); обочины дорог (1,67); городские местообитания (1,61); и пастбища (1,21).
7. На территории области один вид (*B. rasciorum*) является очень многочисленным, шесть видов (20% фауны) многочисленны, семь (23,3%) имеют среднее обилие, восемь (26,7%) малочисленны и восемь (26,7%) встречены единично. Среди редких видов шесть относятся к роду *Psithyrus*, низкая численность которых связана с естественной редкостью. Для редких видов *Bombus* лимитирующим фактором является нарушение их местообитаний при антропогенном воздействии.
8. Видовое богатство шмелей и обилие многих видов в исследованных биотопах свидетельствуют о достаточно благополучном состоянии фауны и населения шмелей. Благодаря разнообразию местообитаний и их мозаичности поддерживается структура населения шмелей. Восстановление фауны в антропогенно нарушенных биотопах происходит при условии сохранения сопредельных естественных местообитаний и прекращения антропогенного воздействия на несколько десятилетий.

СПИСОК РАБОТ Н.С. КОЛЕСОВОЙ (БАЛУКОВОЙ), ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

– в изданиях, рекомендованных ВАК:

Балукова Н.С. Распространение редких видов шмелей и шмелей-кукушек (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*) в Вологодской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 3. С. 37–39.

– в коллективной монографии:

Колесова Н.С. Отряд перепончатокрылые – Hymenoptera // Разнообразие насекомых Вологодской области. Вологда: «Коперник», 2008. С. 137–150.

Белова Ю.Н. Характеристика охраняемых насекомых / Ю.Н. Белова, **Н.С.Колесова**, М.Н. Долганова // Разнообразие насекомых Вологодской области. – Вологда: «Коперник», 2008. С. 262–307.

– в прочих изданиях:

Балукова Н.С. Структура и динамика биотопических комплексов шмелей на территории Вологодской области // Вестник НСО. Вологда: Изд-во «Русь», 2005. Вып. 3. Сер. «Физико-мат. и естественнонауч. дисциплины». С. 34–41.

Балукова Н.С. Фауна шмелей Вологодской области // Биотехнология – охране окружающей среды: Сб. материалов Второго Всерос. конкурса науч. студ. работ, посвящ. 200-летию Моск. о-ва испытателей природы. М.: Изд-во ООО «Графикон-принт», 2005. С. 40–42.

Балукова Н.С. Биотопическое распределение шмелей (*Bombus, Psithyrus*) Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XIII молодёж. науч. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–7 апреля 2006 г.). Сыктывкар, 2007. С. 22–25.

Балукова Н.С. Перспективность искусственного разведения шмелей (*Apidae, Bombus*) в Вологодской области // Вузовская наука – региону: Материалы пятой Всерос. науч.-тех. конф. (21 февраля 2007 г.). Вологда: ВоГТУ, 2007. Т. 2. С. 264–266.

Балукова Н.С. Формирование видового состава шмелей (*Apidae, Bombus, Psithyrus*) в биотопах опушек лесов Вологодской области // Февральские чтения: Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 55-летию юбилею Сыктывкарского лесн. ин-та [науч. электр. изд.]: Электронные, текстовые, граф. данные. Сыктывкар: СЛИ, 2007. – 5 с. [CD-ROM].

Балукова Н.С. Шмели (*Hymenoptera, Apidae, Bombus*) Национального парка «Русский Север» (Вологодская область) // Проблемы и перспективы общей энтомологии: Тез. докл. XIII съезда Рус. энтомол. о-ва (Краснодар, 9–15 сентября 2007 г.). Краснодар, 2007. С. 20.

Балукова Н.С. Шмели (*Bombus, Psithyrus*) биотопов города Череповца // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XIV Всерос. молодёж. науч. конф. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–7 апреля 2007 г.). Сыктывкар, 2007. С. 14–17.

Балукова Н.С. Фауна шмелей искусственных и естественных биоценозов (*Apidae, Bombus, Psithyrus*) Кадуйского района Вологодской области // Материалы Ежегод. смотров-сессий аспирантов и молодых учёных по отраслям науки: Естеств. и физико-мат. науки (21 ноября 2007 г.). Вологда, 2007. С. 50–55.

Балукова Н.С. Шмели как биоиндикаторы локальных нарушений местообитаний на водосборе озера Воже // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: биоиндикация и мониторинг: Сб. ст. Вологда, 2007. С. 132–137.

Балукова Н.С. Виды шмелей в Вожегодском районе / Н.С. Балукова, О.М. Балукова // Вожега: Краевед. альманах. Вологда: ВГПУ, 2008. Вып. 2. С. 203–212.

Колесова Н.С. Трофические связи шмелей (*Hymenoptera, Apidae, Bombus*) на территории Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XVI Всерос. молодёж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 6–10 апреля 2009 г.). Сыктывкар, 2009. С. 96–98.