

**ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ШМЕЛЕЙ
(HYMENOPTERA, APIDAE, BOMBUS LATR.) ЮЖНОЙ ЧАСТИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ЮГЫД ВА»**

Н.И. Филиппов

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар
E-mail: filippov@ib.komisc.ru

Аннотация. Представлены результаты исследований видового разнообразия и экологии шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) в южной части национального парка «Югыд ва». В период 2016–2018 гг. в ходе полевых исследований обнаружено 20 видов шмелей из девяти подродов. Большинство из них имеет обширный ареал и относится к эвритопным и лугово-лесным видам. Структура населения нетипична для большинства других локалитетов европейского северо-востока России; практически во всех типах местообитаний доминируют разные виды. Выявлены обширные консорционные связи, в том числе с шестью видами растений из Красной книги Республики Коми (2019). Установлено, что при фуражировке шмели в основном посещают растения одного вида.

Ключевые слова: шмели, экология опыления, национальный парк «Югыд ва»

Введение

Проблемы сохранения биологического разнообразия и поддержания устойчивости природных комплексов в современных реалиях являются одними из важнейших фундаментальных задач биологии. Эталонные биогеоценозы, подвергавшиеся минимальным воздействиям со стороны человека, как правило, сохранились на особо охраняемых природных территориях различного уровня. Национальный парк «Югыд ва» является крупнейшим на территории Европы и входит в состав объекта Всемирного природного наследия ЮНЕСКО «Древесные леса Коми». Изучение биоты таких обширных и практически нетронутых антропогенной деятельностью территорий – необходимое условие понимания естественных процессов, происходящих в биосфере.

Одним из важных элементов устойчивости природных комплексов являются опылители, которые помогают реализовать генеративный потенциал многих видов растений, в том числе редких и охраняемых. Основными опылителями на Севере являются шмели (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.), которые переносят пыльцу большинства энтомофильных видов растений в таежной и тундровой зонах. На исследуемой территории видовое разнообразие и экологию шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) изучали впервые.

Материал и методы

Исследования проводили в июле-августе 2016–2018 гг. в среднем и нижнем течении р. Подчерье, бассейн которой располагается на юге национального парка «Югыд ва» и граничит с северной частью Печоро-Илычского биосферного заповедника.

Насекомых собирали по стандартной методике сбора насекомых-опылителей (Песенко, 1972; Татаринов, 2001). При анализе, полученных данных использовали индексы: разнообразия Шеннона (H'), богатства Маргалефа (D_{Mg}), доминирования Бергера-Паркера (D_{B-P}) и Симпсона (D_{Sm}).

Для оценки относительного обилия видов в выборке использовали долю особей (I_d , %) и пятибалльную логарифмическую шкалу (В, баллы). Виды с обилием 4–5 баллов относили к численно преобладающим, 3 балла – обычным, 2 балла – малочисленным и 1 балл – к единичным.

Для определения шмелей использовали работы Loken (1973, 1984), Панфилова (1978), Rasmont (2017). Таксоны рода *Bombus Latr.* приняты по Williams (2019). Ареалогическая характеристика дана на основе публикации Городкова (1984). Видовую идентификацию растений проводили с использованием определителей «Флора северо-востока европейской части СССР» (1977) и А.Н. Скворцова (2000). Палинологический анализ обножки проведен сотрудниками Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН к.г.-м.н. Т.И. Марченко-Багаповой и к.г.-м.н. Ю.В. Голубевой. Понятие «локальная фауна» приняли по А.Г. Татаринову (2016).

В ходе экспедиций изучены следующие типы местообитаний: темнохвойные леса, ивняки травяные, пойменные луга разнотравные, скальные обнажения, горные березовые редколесья и горные тундры. Они являются преобладающими и формируют большую часть ландшафтов в бассейне р. Подчерье. Промышленного производства и крупных населенных пунктов в бассейне исследуемого водотока никогда не существовало.

Результаты и обсуждение

Всего в южной части национального парка «Югыд ва» отмечено 20 видов шмелей из девяти подродов (см. таблицу), что составляет 55.6 % всей региональной фауны данной группы насекомых. Несмотря на то, что исследованная область включает в себя несколько локальных фаун, данный показатель весьма высок. Это объясняется большим разнообразием и неоднородностью местообитаний, в которых проводили исследования, включавших в себя горные и равнинные сообщества. В ходе исследований выявлена но-

Состав, баллы обилия и показатели видового разнообразия шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) в бассейне р. Подчерье

№ п/п	Вид	Местообитание											
		Ивняки травяные		Темнохвойные леса		Горные тундры		Горные редколесья		Пойменные разнотравные		Скальные обнажения	
		Id, %	B, балл	Id, %	B, балл	Id, %	B, балл	Id, %	B, балл	Id, %	B, балл	Id, %	B, балл
1	<i>Bombus (Ps.) flavidus</i>	—	—	11.9	3	7.89	3	4.84	2	—	—	1.56	1
2	<i>Bombus (Ps.) norvegicus</i>	0.73	1	—	—	—	—	8.06	3	6.15	3	9.37	3
3	<i>Bombus (Ps.) sylvestris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	4.47	2	4.69	2
4	<i>Bombus (Th.) muscorum</i>	2.19	1	—	—	—	—	—	—	1.96	1	—	—
5	<i>Bombus (Th.) pascuorum</i>	16.79	4	—	—	15.79	4	—	—	—	—	—	—
6	<i>Bombus (Th.) schrencki</i>	7.3	3	2.38	1	—	—	—	—	7.82	3	9.37	3
7	<i>Bombus (Th.) veteranus</i>	5.84	3	—	—	—	—	3.23	2	8.66	3	8.59	3
8	<i>Bombus (Mg.) consobrinus</i>	8.76	3	9.52	3	—	—	—	—	5.03	2	3.91	2
9	<i>Bombus (Mg.) hortorum</i>	—	—	—	—	21.05	4	9.68	3	4.47	2	5.47	2
10	<i>Bombus (Kl.) soroensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	1.96	1	19.53	4
11	<i>Bombus (St.) distinguendus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	6.15	3	—	—
12	<i>Bombus (Pr.) jonellus</i>	28.46	4	23.82	4	—	—	—	—	5.03	3	7.03	3
13	<i>Bombus (Pr.) lapponicus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.56	1	—	—
14	<i>Bombus (Pr.) hypnorum</i>	19.71	4	—	—	13.16	3	24.19	4	11.17	3	10.94	3
15	<i>Bombus (Pr.) pratorum</i>	3.65	2	50	5	5.26	1	—	—	—	—	—	—
16	<i>Bombus (Bo. s. str.) lucorum s.l.</i>	4.38	2	—	—	—	—	16.13	4	2.51	2	—	—
17	<i>Bombus (Bo. s. str.) sporadicus</i>	2.19	1	2.38	1	31.58	5	14.52	3	21.23	4	12.5	3
18	<i>Bombus (Cu.) semenoviellus</i>	—	—	—	—	5.26	2	19.35	4	9.5	3	6.25	3
19	<i>Bombus (Th.) ruderarius</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0.84	1	—	—
20	<i>Bombus (Al.) balteatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	2.51	1	0.78	1
Число видов, S		11		6		5		7		16		12	
Индекс Шеннона, H'		2.04		1.43		—		—		2.57		2.41	
Индекс Маргалефа, D _{Mg}		2.03		1.34		—		—		2.72		2.47	
Индекс Бергера-Паркера, D _{B-P}		0.28		0.5		—		—		0.21		0.94	
Индекс Симпсона, D _{Sm}		0.85		0.8		—		—		0.91		0.2	

вая точка обитания *B. muscorum* – вида, занесенного в Красную книгу Республики Коми (2019).

Основу фауны шмелей в бассейне р. Подчерье составляют виды с обширными ареалами. По долготной составляющей это виды, распространенные в Палеарктике и Голарктике; по широтной составляющей превалируют температурные виды (рис. 1). Это объясняется миграционным характером фауны шмелей на всем европейском северо-востоке России (Филиппов, 2011).

По типу биопреферендума большинство видов шмелей, отмеченных в бассейне р. Подчерье, относится к эвритопному комплексу. Велика также доля лугово-лесных видов (рис. 2), что прежде всего связано с особенностями ландшафтов исследуемой территории, в которых преобладают лесные сообщества.

Наибольший уровень видового разнообразия и богатства зафиксирован на пойменных лугах разнотравных и скальных обнажениях (см. таблицу). Это согласуется с данными из других исследований локалитетов европейского севера России (Distribution ..., 1981; Хумала, 1999, 2009; Потапов, 2013; Филиппов, 2014, 2015, 2019; Раукинен, 2015; Potapov, 2016). Пойменные луга разнотравные, как и большинство иных интразональных сообществ, имеют высокие показатели видового разнообразия и богатства. Для скаль-

ных обнажений высокие значения индексов Шеннона и Маргалефа объясняются несколькими факторами – значительным числом цветущих растений в вегетационный период, наличием большого числа мест, подходящих для основания гнезд.

Доминантный комплекс во всех исследованных типах местообитаний различается. Это нетипично для европейского северо-востока России,

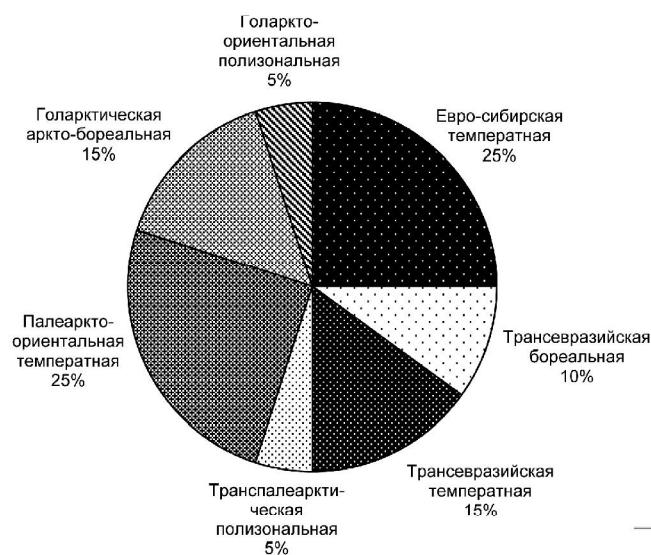


Рис. 1. Ареалогическая структура фауны шмелей бассейна р. Подчерье.

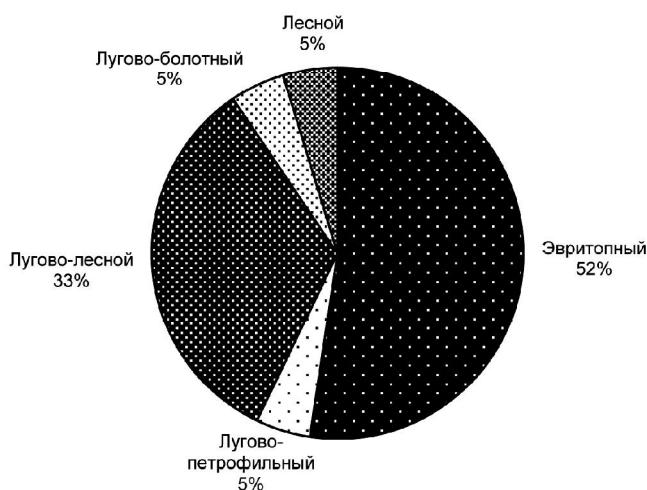


Рис. 2. Соотношение различных топических групп шмелей в бассейне р. Подчерье.

где во всех типах местообитаний в пределах одной или даже нескольких смежных локальных фаун в число доминантов входят два-три вида (Филиппов, 2014, 2015). В бассейне р. Подчерье численно преобладают семь видов шмелей. В ивняках травянистых доминирует *Bombus jonellus*, в темнохвойных лесах – *B. pratorum*, горных тундрах – *B. sporadicus* и *B. hortorum*, горных редколесьях – *B. hypnorum* и *B. semenoviellus*, на пойменных лугах разнотравных – *B. sporadicus*, на скальных обнажениях – *B. soroeensis*. В число субдоминантов входят в ивняках травянистых *B. pascuorum*, *B. hypnorum*, в темнохвойных лесах – *B. jonellus*, горных тундрах – *B. pascuorum*, *B. hortorum*, горных редколесьях – *B. lucorum s.l.*, *B. semenoviellus*, на пойменных лугах – *B. hypnorum* и на скальных обнажениях – *B. sporadicus*, *B. hypnorum*.

Согласно современным представлениям, вид *B. lucorum* представляет собой группу из трех криптических видов: *B. cryptarum*, *B. magnus* и собственно *B. lucorum*. Считается, что в таежной зоне доминирует *B. cryptarum* (Pheromonal ..., 1997), но учитывая большие сложности с достоверной идентификацией этих видов при помощи морфолого-анатомических приемов, без привлечения ДНК-баркодинга, данная группа представлена как *B. lucorum s.l.* (Bossert, 2015).

Графики рангового распределения шмелей всех исследованных типов местообитаний отвечают логарифмической модели, что также свидетельствует о ненарушенности или малой трансформированности исследуемой территории (рис. 3).

В ходе исследований выявлены консорционные связи 20 видов шмелей и 55 видов растений из 10 семейств, шесть из которых (*Aster alpinus*,

Astragalus arenarius, *Epipactis atro-rubens*, *Hedysarum alpinum*, *Inula salicina*, *Lotus pectoricus*) занесены в Красную книгу Республики Коми (2019).

Наибольшее число видов шмелей отмечено на растениях семейств *Onagraceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae*, *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae* (рис. 4). Отношение числа особей шмелей к числу растений каждого из семейств свидетельствует о несколько другом распределении: к наиболее посещаемым шмелями растениям относятся в первую очередь представители семейств *Fabaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae* и *Scrophulariaceae*. Предпочтение бобовым шмели отдают из-за особенностей строения цветков, на которых могут эффективно питаться только насекомые крупных размеров и/или с длинным ротовым аппаратом.

В результате проведенного палинологического анализа отмечено, что обножки состоят в основном из пыльцы одного вида растений. Пыльца других видов присутствует в незначительных количествах. Это свидетельствует о том, что фурражировку шмели проводят на одном виде растений и лишь доставив нектар и пыльцу в гнездо, будут собирать их на других видах. Степень эффективности опыления высокая, так как пыльца попадает на цветки своего вида и опыляет их, а не расходуется попусту. Данный факт демонстрирует отличия в опылении растений на Севере

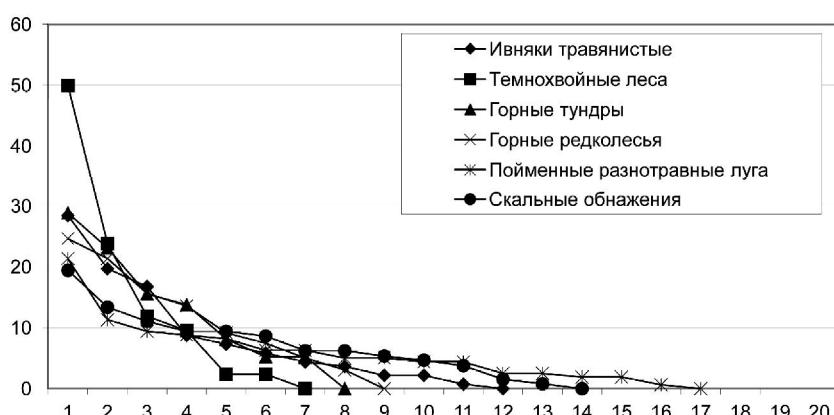


Рис. 3 Ранговое распределение видов шмелей в различных местообитаниях бассейна р. Подчерье.

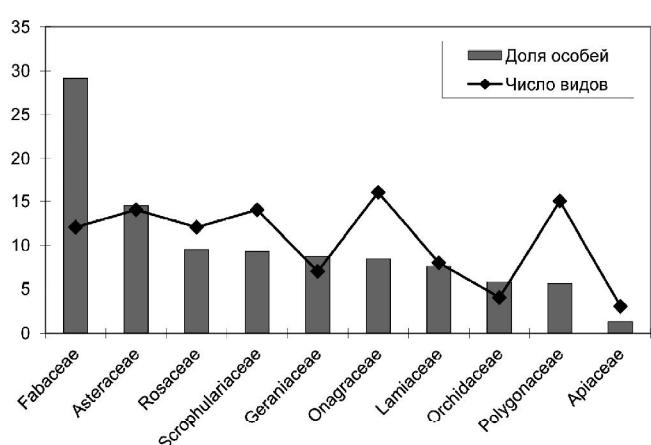


Рис. 4. Консорционные связи шмелей с растениями различных семейств в бассейне р. Подчерье.

и на более южных территориях, где основным критерием выбора шмелей растения для сбора пищи является цвет венчика и слабо зависит от видовой принадлежности (A test ..., 2007).

Заключение

В южной части национального парка «Югыд ва» отмечено 20 видов шмелей из девяти подродов, что для таежной зоны является высоким показателем. Обнаружена новая точка обитания охраняемого в Республике Коми вида – *B. muscorum*. Ядро фауны шмелей составляют широко распространенные виды. По типу биопреферендуза преобладают эврибионтные и лугово-лесные представители рода *Bombus Latr.*, что связано с особенностями ландшафтов исследованной территории. Наибольшие показатели индексов видового разнообразия и богатства характерны для пойменных лугов разнотравных и скальных обнажений. Структура населения нетипична для европейского северо-востока России, практически во всех типах местообитаний доминируют разные виды шмелей. Выявлены консорционные связи шмелей и 55 видов растений из 10 семейств, в том числе шесть видов (*Aster alpinus*, *Astragalus arenarius*, *Epipactis atrorubens*, *Hedysarum alpinum*, *Inula salicina*, *Lotus peduncularis*), занесенных в Красную книгу Республики Коми (2019). К числу наиболее посещаемых шмелями растений относятся представители семейств Fabaceae, Asteraceae, Rosaceae и Scrophulariaceae. На основе палинологического анализа и визуальных наблюдений сделан вывод о высокой степени эффективности опыления некоторых видов растений.

Выражаем благодарность сотрудникам Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН к.г.-м.н. Т.И. Марченко-Вагаповой и к.г.-м.н. Ю.В. Голубевой за проведенный палинологический анализ.

Работа выполнена в рамках государственного задания отдела экологии животных «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России», регистрационный номер НИОКР АААА-А17-117112850235-2, дата регистрации 28.11.2017.

ЛИТЕРАТУРА

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

Красная книга Республики Коми / под ред. С. В. Дёгтевой. – Сыктывкар, 2019. – 768 с.

Панфилов, Д. В. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные / Д. В. Панфилов // Определитель насекомых европейской части СССР / под ред. Г. С. Медведева. – Ленинград : Наука, 1978. – Т. 3, ч. 1. – С. 508–519.

Песенко, Ю. А. К методике количественного учета насекомых-опылителей / Ю. А. Песенко // Экология. – 1972. – Вып. 1. – С. 89–95.

Потапов, Г. С. Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus Latr.*) Карелии / Г. С. Потапов, Ю. С. Колосова, М. В. Подбояцкая // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2013. – № 4. – С. 70–76.

Скворцов, В. Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны европейской России: региональные списки редких и охраняемых видов / В. Э. Скворцов. – Москва : Гринпис Россия, 2000. – 587 с.

Татаринов, А. Г. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском северо-востоке России / А. Г. Татаринов, М. М. Долгин. – Санкт-Петербург : Наука, 2001. – 244 с.

Татаринов, А. Г. География дневных чешуекрылых европейского северо-востока России / А. Г. Татаринов. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 255 с.

Филиппов, Н. И. Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) особо охраняемых природных территорий Среднего Тимана / Н. И. Филиппов, М. М. Долгин // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2014. – № 2. – С. 86–93.

Филиппов, Н. И. Зоогеографическая характеристика фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus Latr.*) европейского северо-востока России / Н. И. Филиппов, М. М. Долгин // Известия Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – № 3. – С. 55–58.

Филиппов, Н. И. Локальная фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus Latr.*) болотного заказника «Адак» / Н. И. Филиппов, М. М. Долгин // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2019. – № 1. – С. 34–36.

Филиппов, Н. И. Локальная фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus Latr.*) болотного заказника «Океан» / Н. И. Филиппов, М. М. Долгин // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015. – Т. 17, № 4. – С. 142–145.

Флора северо-востока европейской части СССР / под ред. А. И. Толмачева. – Ленинград : Наука, 1977. – Т. 1–4.

Хумала, А. Э. К фауне насекомых Карельского побережья и островов Белого моря / А. Э. Хумала, А. В. Полевой // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря: Оперативно-информационные материалы / под ред. А. Н. Громцева, В. И. Крутова. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 1999. – С. 106–113.

Хумала, А. Э. К фауне насекомых юго-востока Карелии / А. Э. Хумала, А. В. Полевой // Труды Карельского научного центра РАН. Серия: Биогеография. – 2009. – № 9. – С. 53–75.

A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees / G. Kudo, H.S. Ishii, Y. Hirabayashi, T.Y. Ida // Oecologia. – 2007. – Vol. 154. – P. 119–128.

Bossert, S. Recognition and identification of bumblebee species in the *Bombus lucorum* s.l.-complex (Hymenoptera, Apidae) – a review and outlook / S. Bossert // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2015. – Vol. 62, N 1. – P. 19–28.

Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus*) in eastern Fennoscandia / A. Pekkarinen, I. Teras, J. Viramo, J. Paatela // Notulae Entomologicae. – 1981. – Vol. 61. – P. 71–89.

Loken, A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae) / A. Loken // Entomol. Scandinavica. – 1984. – Vol. 23. – P. 1–45.

Loken, A. Studies on Scandinavian Bumble Bees / A. Loken // Norks ent. Tidsskr. – 1973. – Vol. 20. – P. 1–218.

Paukkunen, J. Stinging wasps, ants and bees (Hymenoptera: Aculeata) of the Murmansk region, Northwest Russia / J. Paukkunen, M. V. Kozlov // Entomologica Fennica. – 2015. – Vol. 26. – P. 53–73.

Pheromonal and enzyme genetic characteristics of the *Bombus lucorum* species complex in Northern Europe / P. Pamilo, J. Tengo, P. Rasmont, K. Pirhonen, A. Pekkarinen, E. Kaarnama // Entomologica Fennica. – 1997. – Vol. 7. – P. 187–194.

Potapov, G. S. Fauna of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) in the mainland part of Arkhangelsk Region, NW Russia / G. S. Potapov, Yu. S. Koloso-

va // Annales de la Societe entomologique de France (N.S.). – 2016. – Vol. 52, N 3. – P. 150–160.

Rasmont, P. Catalogue et cle des sous-genres et especes du genre *Bombus* de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea). 2e ed. / P. Rasmont, M. Terzo. – Mons : University of Mons, 2017. – 28 p.

Williams, P. H. Bumblebees of the World (Electronic resource) / P. H. Williams. – London : Natural History Museum, 2019. – URL: <https://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/subgenericlist.html> (дата обращения: 16.11.2020).

SPECIES DIVERSITY AND ECOLOGY OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA, APIDAE, BOMBUS LATR.) IN THE SOUTHERN PART OF THE YUGYD VA NATIONAL PARK

N.I. Filippov

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

Summary. The article presents the results of studies of species diversity and the ecology of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the southern part of the Yugyd va national park. We registered 20 species of bumblebees from nine subgenera (55% of the whole bumblebees' diversity at the European Northeast of Russia). Most of the species have an extensive distribution area due to the migratory nature of the fauna of the study region. Euritopic and meadow-forest species are prevalent. The highest levels of bumblebees' diversity were found at floodplain meadows and rocky outcrops. Population structure is differed from the most other localities of the European Northeast of Russia with almost all types of habitats are dominated by different species. The rank distribution graphs of bumblebees corresponded to the logarithmic model in all the types of habitats under study, which may be due to the low level of transformation of the studied ecosystems. We found a new location of *Bombus muscorum* – species protected in the Komi Republic. We also revealed the extensive consort associations between bumblebees and 55 species of plants from 10 families, including six plant species from the Red Book of the Komi Republic: *Aster alpinus*, *Astragalus arenarius*, *Epipactis atrorubens*, *Hedysarum alpinum*, *Inula salicina*, and *Lotus peczoricus*. Our results indicate that the members of the genus *Bombus* prefer plant species from Fabaceae and Asteraceae. We also found that the bumblebees mainly visit the same plant during foraging.

Key words: bumblebees, pollination ecology, the Yugyd va national park
