

**Д. А. Адаховский**

**ИЗУЧЕНИЕ ФАУНЫ,  
ЭКОЛОГИИ И РАЗНООБРАЗИЯ  
ШМЕЛИНЫХ УДМУРТИИ**



**Ижевск 2007**

Федеральное агентство по образованию  
ГОУ ВПО « Удмуртский государственный университет»

**Адаховский Д. А.**

**ИЗУЧЕНИЕ ФАУНЫ, ЭКОЛОГИИ И  
РАЗНООБРАЗИЯ  
ШМЕЛИНЫХ УДМУРТИИ**

Ижевск 2007

УДК 595.7(470.51)

ББК 28.691.892.47-8(2Р36-6У)

А 286

Печатается по решению Методической комиссии  
Биолого-химического факультета УдГУ от 29 октября 2007 г.

Рецензенты:

профессор кафедры природопользования и экологического  
картографирования УдГУ, доктор биол. наук С. В. Пучковский.

Адаховский Д. А.

**А 286 Изучение фауны, экологии и разнообразия Шмелиных  
Удмуртии: Монография. Ижевск, 2007. 112 с.: ил.**

В монографии рассматривается основной круг вопросов и направлений, затрагиваемых при изучении и характеристике биоразнообразия организмов на примере Шмелиных Удмуртии. Подведены итоги многолетнего изучения региональной фауны Шмелиных, проанализированы её географические особенности и тенденции современной динамики. Рассмотрены основные параметры выделения видовых экологических ниш шмелей и шмелей-кукушек. Выделены основные принципы организации биологических сообществ и проанализированы аспекты формирования разнообразия Шмелиных в условиях природной и антропогенно преобразованной среды. Разобраны вопросы, касающиеся охраны шмелей и выделены основные критерии созобиологической ценности организмов в целом. В методической части монографии разобраны основные подходы в изучении и характеристике экологии и разнообразия Шмелиных на локальном и региональном уровне, описаны методы сбора данных насекомых и создан регионально адаптированный иллюстрированный определитель.

Книга адресована студентам биологических и экологических специальностей университетов, преподавателям, научным работникам, занимающимся вопросами охраны природы, энтомологам-любителям, учителям, школьникам и всем заинтересованным в изучении природы родного края.

Библиогр. – 92 название. Ил. – 45. Табл. – 5.

ББК 28.691.892.47-8(2Р36-6У)

© Д. А. Адаховский, 2007

© Д. А. Адаховский, 2007, обложка

© ГОУ ВПО « Удмуртский государственный университет», 2007

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
Предисловие.....	8
<b>Глава 1. Таксономия и география Шмелиных.....</b>	<b>10</b>
1.1. Систематическая характеристика Шмелиных.....	10
1.2. Зоогеография и разнообразие Шмелиных Земного шара.....	11
<b>Глава 2. Разнообразие Шмелиных на территории Удмуртии и факторы его определяющие.....</b>	<b>15</b>
2.1. Изученность видового состава Шмелиных на территории Удмуртии и в сопредельных регионах.....	15
2.2. Районы исследований и объём собранного материала.....	16
2.3. Природные условия территории Удмуртии.....	18
2.4. Видовой состав и экологическая характеристика фауны шмелей Удмуртии.....	21
2.5. Ареалографическая характеристика шмелей Удмуртии.....	24
2.6. Ареалографическая и биотопическая характеристика шмелей – кукушек Удмуртии.....	28
<b>Глава 3. Биологические и экологические особенности Шмелиных.....</b>	<b>30</b>
3.1. Основные черты биологии шмелей и шмелей-кукушек.....	30
3.2. Основные параметры выделения экологических ниш шмелей.....	32
3.3. Морфологические и биологические особенности шмелей распространённых на территории Удмуртии.....	34
3.4. Биологические особенности шмелей-кукушек, определяющие их распространение.....	37
<b>Глава 4. Основные моменты формирования разнообразия Шмелиных на локальном и региональном уровнях.....</b>	<b>39</b>
4.1. Общие подходы к выделению естественных совокупностей живых организмов.....	39
4.2. Основные принципы организации сообществ.....	44
4.3. Формирование разнообразия Шмелиных на локальном и региональном уровне.....	46
<b>Глава 5. Охрана и привлечение шмелей.....</b>	<b>50</b>
5.1. Комплексный экологический статус вида в регионе как критерий его созобиологической значимости.....	50
5.2. Критерии, используемые или возможные к применению при установлении комплексного экологического статуса вида в регионе.....	51
5.3. Мероприятия по оптимизации численности популяций и привлечению шмелей.....	53
5.4. Охрана шмелей.....	55
5.5. Распространение, встречаемость и необходимые мероприятия по изучению популяций шмелей, охраняемых на территории Удмуртии.....	57

<b>Глава 6. Сообщества шмелей в преобразованной и городской среде.....</b>	<b>62</b>
6.1. Основные тенденции изменения населения шмелей в условиях антропогенной динамики ландшафтов.....	62
6.2. Особенности формирования населения шмелей в пределах крупных городских агломераций.....	64
<b>Глава 7. Методическая часть.....</b>	<b>67</b>
7.1. Определение Шмелиных.....	67
7.2. Методы сбора Шмелиных.....	67
7.3. Понятие локальной фауны и его применение при исследовании разнообразия Шмелиных.....	68
7.4. Оценка видового разнообразия Шмелиных в элементарных и локальных фаунах.....	72
7.5. Методические основы классификации и типологии животного населения.....	77
7.6. Оценка разнообразия Шмелиных в элементарных и локальных фаунах путем учёта сбитых особей на автотрассах.....	80
7.7. Основные направления и подходы в изучении экологии опыления в биоценозах.....	82
<b>Глава 8. Нерешённые и перспективные проблемы в изучении экологии шмелей.....</b>	<b>89</b>
<b>Словарь терминов.....</b>	<b>91</b>
<b>Список литературы.....</b>	<b>94</b>
<b>Приложение.....</b>	<b>100</b>
1. Определитель шмелей и шмелей-кукушек Удмуртии.....	100
2. Иллюстрированные таблицы Шмелиных Удмуртии.....	108

## Введение

Биоразнообразие рассматривается в настоящее время как одна из важнейших характеристик надорганизменных биологических систем на таксономическом, популяционно-видовом и структурно-функциональном уровнях их организации. Это определяет широкую комплексность методологических приёмов при его оценке и обширность ставящихся и решаемых задач. Одной из них является изучение организации биологических сообществ как сложных и относительно устойчивых совокупностей организмов, являющихся структурным ядром территориальных элементов биоты. Традиционным подходом при изучении биоценозов является выделение в их составе так называемых модельных групп организмов, отражающих в своём составе полноту адаптационных возможностей биоты по отношению к среде и отличающихся достаточно высокой степенью биологического прогресса в целом. Характеристики данных модельных групп организмов в дальнейшем могут служить базовыми при оценке биоразнообразия на уровне природных ландшафтов, зон и регионов и решении целого ряда природоохранных задач. Не последнюю роль при выборе модельных групп играет и степень региональной изученности организмов, позволяющая отслеживать их динамику в широком пространственно-временном масштабе.

Одной из таких групп являются Шмелиные, представляющие собой существенный компонент антофильной мезофауны большинства регионов умеренного пояса. Активно участвуя в опылении большого круга растений, Шмелиные во многом определяют успешность семенного возобновления в растительных сообществах и соответственно их ценопопуляционную устойчивость. Не последнюю роль в этом играет и общественный образ жизни данных насекомых, связанный с формированием сезонно-устойчивых полигенеративных поселений.

Изучение шмелей традиционно при анализе энтомофауны регионов, что определяет их роль и активное использование при мониторинге природной обстановки в наземных экосистемах. В частности изучение разнообразия Шмелиных позволяет достаточно чётко оценивать степень антропогенной преобразованности ландшафтов и инвазивность среды селитебных территорий.

Кроме того, являясь крупными ярко окрашенными непугливыми насекомыми, Шмелиные, наряду с чешуекрылыми и некоторыми другими группами беспозвоночных, могут считаться организмами, определяющими физиономическую целостность и рецептивную эмерджентность природных биотопов и ландшафтов и, тем самым, участвуют в воспитании и поддержании эстетической и этической полноценности человека.

Основной целью данной работы является постановка проблем и отражение современных подходов применяемых при изучении регионального биоразнообразия на примере конкретной группы организмов, и в частности Шмелиных.

Структура работы во многом определялась многообразием направлений, определяющих современное содержание парадигмы биоразнообразия, как определённой междисциплинарной гносеологической установки, направленной на выявление меры качественного и количественного состава жизни, с точки зрения выработки представлений об устойчивости территориальных элементов биоты. В этой связи сделана попытка соподчинения глав работы как определённых логических этапов и совокупности методических приёмов, позволяющих отражать и устанавливать основные параметры разнообразия групп организмов на локальном и региональном уровне их изучения.

На основании этого решались следующие задачи:

- Обобщение накопленного на сегодняшний момент фаунистического материала по видовому составу и распространению Шмелиных на территории Удмуртии.
- Ареалографический анализ фауны Шмелиных Удмуртии и выявление её географо-генетических особенностей.
- Комплексная экологическая характеристика Шмелиных и оценка параметров выделения экологических ниш как в пределах рода *Bombus*, так и в сообществах опылителей в целом.
- Обобщение подходов к выделению и закономерностей формирования сообществ организмов и в частности Шмелиных на локальном и региональном уровне.
- Созологический анализ региональной фауны Шмелиных и выделение общих критериев созологической ценности видов.
- Оценка тенденций антропогенной динамики фауны Шмелиных.

- Обобщение и выработка методических рекомендаций по изучению регионального разнообразия насекомых и Шмелиных в частности.
- Создание иллюстрированного определителя Шмелиных Удмуртии.

Материалы данной работы могут быть широко использованы в образовательных целях при изучении курсов «Экология животных», «Экология природных популяций и сообществ», «Методы изучения биоразнообразия», «Энтомология» и курсах региональной компоненты - «Экология Удмуртской республики», «Редкие и исчезающие растения и животные Удмуртии».

Методическая часть монографии определяет её востребованность при проведении разнообразных мониторинговых работ и прохождении летней учебной практики у студентов биологических и экологических специальностей.

Являясь регионально адаптированным, данное пособие может быть широко использовано при выполнении исследовательских работ и на уровне школьного звена и, тем самым, поспособствовать экологическому образованию и воспитанию подрастающего поколения.

Объект, который рассматривается  
изолированно от целого – не есть реальная вещь.  
М. Фукуока

## Предисловие

Особенностью консументного звена биоценозов является его таксономическое и экологическое разнообразие, что служит объективной причиной невозможности применения при его изучении единых методических приёмов и подходов. Этим определяется известное различие в изучении населения отдельных групп организмов, основой которого служит фаунистический подход. Несмотря на все достижения фаунистики, направленной в первую очередь на выявление инвентаризационного разнообразия, собственно глубокая экологическая интерпретация полученного материала зачастую существенно осложняется, либо возможностью достоверного учёта численности организмов, либо ограниченностью надёжно устанавливаемых параметров средовых параметров, выявление которых есть самостоятельное направление исследований. В итоге собственно экологический анализ зачастую ограничивается «эколого-фаунистической» характеристикой материала, глубина которой во многом есть лишь производная эрудиции исследователя, а не отражение полноты связей объекта со средой.

Кроме того, специфичность многих групп организмов зачастую определяет ситуацию, отвечающую доминированию феноменологической познавательной установки: «нет объекта без субъекта». Однако феноменологический способ познания природных объектов как актов непосредственного человеческого восприятия, на наш взгляд, полностью не исчерпывает сущности экологического знания, направленного в первую очередь на изучение причинно-следственных связей и механизмов природного равновесия, как основного свойства жизни. Постоянное наращивание фаунистических списков, характерное при изучении биоты крупных регионов, на деле лишь демонстрирует неисчерпаемую сложность природы и её территориальных подсистем, как правило, не вскрывая всей сути наблюдаемого феномена разнообразия.

Важность фаунистического этапа исследований регионального разнообразия очевидна, поскольку она очерчивает контуры имеющегося множества элементов и их композиционного разнообразия. Однако экологический анализ имеющихся типов

подмножеств, по-видимому, должен отталкиваться в первую очередь от принципа системности в организации природно-территориальных комплексов, вещественно-энергетическая основа которых выступает основным управляющим звеном по отношению к подсистеме биоты. В этой связи хочется вспомнить слова одного из основоположников экологического подхода при изучении природы К. Ф. Рулье: «Полагаем задачей, достойной первого из первых учёных обществ назначить следующую тему для учёного труда первейшего из учёных: «Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определённых условий»». Вслед за этим хочется поставить вопрос о необходимом и достаточном уровне экологического познания природы, предстающей перед исследователем в виде территориально организованных, сложных, стохастических, динамических систем организмов и их среды обитания.

Особенно наглядно рассматриваемая проблематика выявляется при изучении организации биоценозов на уровне биологических сообществ, оценке их временной и пространственной целостности, экологической ординации, выявлении степени средового управления и т.д. Ярким примером тому служит во многом пока достоверно не интерпретируемое свойство устойчивости биологических сообществ, понимание которого на уровне конкретных таксоценозов ограничивается как сложностью оценки их роли и вклада в функционирование биоценоза в целом, так и достаточной произвольностью выделения рамок собственно самих сообществ. Действительный анализ структуры и динамики сообществ конкретных групп организмов, на наш взгляд, невозможен без учёта их функционального значения в биоценозе, как совокупности экологических компонентов, посредством которых осуществляется вещественно-энергетический обмен и трансформация.

Рассматривая и пытаясь решать данные вопросы в ходе практического изучения регионального разнообразия отдельных групп организмов, автор не призывает к какой-либо смене парадигмы или отказу от подробных фаунистических работ, а ставит проблему возможности глубокого экологического анализа биологических сообществ как сложных природных систем, который, по определению, должен осуществляться на широкой междисциплинарной основе.

## Глава 1. Таксономия и география Шмелиных

### 1. 1. Систематическая характеристика Шмелиных

Изучение и характеристика любого биологического объекта, как правило, начинается с установления его систематического положения, определяющего иерархию его родственных взаимоотношений в упорядоченной системе объектов органического мира. Целью систематики является установление степени родства организмов между собой, посредством отнесения их к иерархически взаимосвязанным таксономическим категориям. Исходя из этого, каждый вид можно представить в виде отдельной веточки на едином дереве Жизни. Как любая отрасль наук систематика находится в постоянном развитии, отражением чего является объективное изменение статуса отдельных таксономических категорий биологических объектов. Основанием для этого служит сравнительная морфология организмов, а также современные достижения биогеографии, фаунистики и флористики.

#### Систематическая характеристика Шмелиных.

Класс Насекомые - Insecta

Отряд Перепончатокрылые - Hymenoptera

Подотряд Стебельчатобрюхие - Apsocrita

Надсемейство Пчелиные - Apoidea

Семейство Пчелы - Apidae

Подсемейство Шмелиные - Vombinae

Триба Vombini

Род *Bombus* - Шмели

Род *Psithyrus* - Шмели-кукушки

Долгое время Шмелиных разделяли на два рода - *Bombus* и *Psithyrus*. Однако последние исследования, подтверждающие монофилетизм происхождения этих близких по морфологии и образу жизни родов, позволяют в настоящее время использовать таксон *Bombus* в широком смысле (*in sensu lato*) как надвидовой для шмелей собственно и для шмелей-кукушек, включая их в состав трибы Vombini на уровне подрода.

### 1. 2. Зоогеография и разнообразие Шмелиных Земного шара

В соответствии со сводкой P. Williams'a (1998), для всего Земного шара в настоящее время выделено 219 видов шмелей и 30 видов шмелей-кукушек. Ниже приводится список подродов Шмелиных с указанием количества известных на сегодняшний момент видов и высших зоогеографических (биофилотических) категорий распространения.

1. *Mendacibombus* – 12 видов. Палеарктическое и Ориентальное царства.

2. *Bombias* - 2 вида. Неарктическое царство.

3. *Confusibombus* – 1 вид. Палеарктическое царство: Европейская область.

4. *Mucidobombus* - 1 вид. Палеарктическое царство: Средиземноморская область.

5. *Eversmannibombus* – 1 вид. Палеарктическое царство: Средиземноморская и Ирано- Туранская области.

6. *Psithyrus* – 30 видов. Шмели-кукушки распространены в Северном полушарии в пределах Палеарктического, Ориентального и Неарктического царств.

7. *Laesobombus* – 1 вид. Палеарктическое царство, Европейская и Ирано-Туранская области.

8. *Orientalibombus* – 3 вида. Ориентальное царство.

9. *Exilobombus* - 1 вид. Ориентальное царство.

10. *Tricornibombus* – 3 вида. Ориентальное царство, Индокитайская область.

11. *Thoracobombus* - 20 видов. Палеарктическое царство: Европейская, Ангарская, Центральноазиатская, Ирано-Туранская области.

12. *Fervidobombus* - 20 видов. Неарктическое, Неотропическое царство.

13. *Senexibombus* - 4 вида. Ориентальное царство: Индокитайская и Малайская области.

14. *Diversobombus* - 4 вида. Палеарктическое и Ориентальное царство.

15. *Megabombus* - 15 видов. Палеарктическое царство: Европейская, Ангарская, Средиземноморская, Ирано-Туранская и Центральноазиатская области.

16. **Rhodobombus** - 3 вида. Палеарктическое царство: Европейская, Средиземноморская и Ирано-Туранская области.
17. **Kallobombus** - 1 вид. Палеарктическое царство: Европейская и Ангарская области.
18. **Alpinobombus** - 5 видов. Палеарктическое и Неарктическое царства (северная Голарктика)
19. **Subterraneobombus** - 10 видов. Европейская, Ангарская, Ирано-Туранская области и север Неарктического царства.
20. **Alpigenobombus** - 6 видов. Палеарктическое и Ориентальное царства.
21. **Pyrobombus** - 46 видов. Палеарктическое, Ориентальное и Неарктическое царства.
22. **Festivobombus** - 1 вид. Ориентальное царство.
23. **Rufipedibombus** - 1 вид. Ориентальное царство: Малайская область.
24. **Pressibombus** - 1 вид. Ориентальное царство.
25. **Bombus s.str.** - 10 видов. Палеарктическое и Неарктическое царства.
26. **Cullumanobombus** - 4 вида. Палеарктическое царство.
27. **Obertobombus** - 2 вида. Палеарктическое царство: Центральноазиатская область.
28. **Melanobombus** - 14 видов. Палеарктическое и Ориентальное царства.
29. **Sibiricobombus** - 5 видов. Палеарктическое царство: Центральноазиатская и Восточноазиатская области.
30. **Fraternobombus** - 1 вид. Неарктическое царство.
31. **Crotchiibombus** - 1 вид. Неарктическое царство.
32. **Robustobombus** - 6 видов. Неотропическое царство.
33. **Separatobombus** - 2 вида. Неарктическое царство.
34. **Funebribombus** - 2 вида. Неотропическое царство.
35. **Brachycephalibombus** - 2 вида. Неотропическое царство.
36. **Rubicundobombus** - 1 вид. Неотропическое царство.
37. **Coccineobombus** - 2 вида. Неотропическое царство.
38. **Dasybombus** - 2 вида. Неотропическое царство

Таким образом, областями современного распространения Шмелиных (на уровне биогеографических царств) являются:

1. Ориентальное царство (п-ов Индостан, п-ов Индокитай, о. Суматра, Индонезия)

2. Палеарктическое царство (Евразия и Северная Африка)
3. Неарктическое царство (Северная Америка)
4. Неотропическое царство (Центральная и Южная Америка)

Наибольшее видовое и подродовое разнообразие Шмелиных свойственно внетропическим областям Северного полушария, что отвечает относительно молодым третичным корням их происхождения. Возникнув в палеогене в области древнейшего материка Ангариды (Восточная Сибирь), данная группа насекомых в дальнейшем специализировалась и расселялась как в пределах Евразии (в западном направлении), так и между материками. Посредством сухопутных мостов, Шмелиные проникли с восточной оконечности Евразии в Северную Америку, а затем и в Южную. Отдельный поток мигрантов вызвал специализацию и видообразование Шмелиных в Юго-Восточной Азии (Ефремова, 1985).

Если говорить о Европе, ландшафтные особенности территории которой во многом формировались под существенным воздействием плейстоценовых оледенений, то на большинстве территорий фауна насекомых и Шмелиных в частности формировалась в послеледниковье за счёт распространения насекомых из областей не затронутых оледенением, поэтому может быть названа миграционной (Жерихин, 1970; Крыжановский, 2002). Основу её составляют виды, связанные с центрами видообразования и с рефугиумами или областями переживания неблагоприятных для биоты гляциальных и перигляциальных ландшафтных условий ледниковых эпох.

Основными фаунистическими и соответственно ландшафтными центрами оформления и иррадиации (расселения) Шмелиных на территории Европы являются: североевропейский (тундровый), южноевропейский и среднеевропейский (степной, лугово-лесной и лесной), сибирский (таёжный и горнолесной). Расселение видов в послеледниковье привело к формированию современных обширных ареалов, имеющих, как правило, большое простирание в широтном и долготном направлениях. Этому способствовали неоднократные колебания климата на протяжении голоцена и взаимосвязанные с ними изменения ареалов растительности. Таким путём формировалась сложная современная региональная видовая структура Шмелиных, основанная на выраженном взаимообогащении региональных фаун.

Особенно ярко эти процессы отразились на составе фаун (и биоты в целом) природных зон и регионов, располагающихся в пределах бореального экотона, возникшего на стыке бореальных (таёжных) и суббореальных (степных) типов ландшафтов. С этим связан факт закономерного возрастания биоразнообразия многих групп организмов и в частности Шмелиных, на юге лесной зоны и в лесостепи, по сравнению с фаунами тайги и степи собственно (Чернов, 1975).

В настоящее время, в связи с нарастанием количественных и качественных изменений состава природных сообществ под воздействием человека, наблюдается процесс антропогенной трансформации фаун Шмелиных. В общем случае он выражается в изменениях их ареалов и встречаемости, как в пределах регионов, так и на локальном уровне.

## Глава 2. Разнообразие Шмелиных на территории Удмуртии и факторы его определяющие

### 2. 1. Изученность видового состава Шмелиных на территории Удмуртии и в сопредельных регионах

В настоящее время видовой состав Шмелиных Европейской части и в целом территории России изучен достаточно полно, чему способствует исторически сложившееся активное внимание учёных к этой группе насекомых, а так же их достаточная заметность. Для территории бывшего СССР А. С. Скориковым (1922) приводится распространение около 100 видов шмелей. Достаточно длительную историю имеет изучение фауны Шмелиных на территории Центра Европейской части (Панфилов, 1957) и Среднего Поволжья, для которого установлено распространение 32 видов шмелей и 8 видов шмелей-кукушек (Сысолетина, 1971; Ефремова, 1991). В Пермской области распространено 34 вида шмелей (Лыков, 1997), в Кировской области – 27 видов шмелей и 7 видов шмелей-кукушек (Леви и др., 1974).

Первые исследования, касающиеся фауны Шмелиных Удмуртии были начаты в Удмуртском университете на кафедре экологии животных под руководством В. И. Рощиненко. В ходе них были установлены основные параметры видового состава, которые нашли отражение в списке шмелей, опубликованном в обобщающей работе о природе Удмуртии (Природа Удмуртии, 1972). Дополнением к нему служит список шмелей, приведённый Н. А. Ситдиковым в работе по фауне пчелиных республики (Ситдиков, 1986). В настоящее время активная работа по изучению разнообразия и экологии Шмелиных проводится в рамках мониторинга регионального биоразнообразия и ведения Красной книги Удмуртской Республики (Адаховский и др., 2003; Адаховский, 2006).

На сегодняшний момент для территории Удмуртии установлено распространение 30 видов шмелей и 9 видов шмелей-кукушек, список которых и используется в данной работе. Сравнение с видовыми списками соседних регионов и территорий, близких в зональном отношении показывает, что в данном объёме региональный видовой состав близок к своему полному выявлению. Находки новых видов могут быть сделаны в первую очередь в южных районах республики,

что связано с расположением данной территории на зональном рубеже в полосе контакта лесной и лесостепной зон.

## 2. 2. Районы исследований и объём собранного материала

Материалами для данной работы послужили исследования автора по фауне и населению Шмелиных Удмуртии, проведённые в период 1998 – 2007 гг., сборы студентов кафедры общей экологии УдГУ, сделанные ими при выполнении курсовых и дипломных работ, а также материал, полученный от энтомолога-любителя из г. Глазова С. К. Селезнёва. В совокупности обработаны материалы по 80 парциальным и локальным фаунам (рис. 1).

Ярский р-н: 1 – ст. Перелом; 2 – д. Бозино; 3 – д. Тум;

Глазовский р-н: 4 – д. Адам; 5 – д. Солдырь;

Балезинский р-н: 6 – пос. Чепецкий; 7 – с. Турецкое; 8 – д. Люк; 9 – д. Ушур;

Дебёсский р-н: 10 – д. Малая Чепца; 11 – д. Тольен; 12 – д. Урдумошур;

Кезский р-н: 13 – с. Полом;

Игринский р-н: 14 – д. Менил; 15 – д. Кабачигурт; 16 – д. Кушья; 17 – д. Чутырь;

Шарканский р-н: 18 – д. Удмуртский Альцы; 19 – д. Пыжьегурт; 20 – д. Кулак-Кучес;

Якшур-Бодьинский р-н: 21 – д. Пастухово; 22 – д. Патраки; 23 – д. Малые Ошворцы; 24 – д. Богородское; 25 – д. Иж-Забегалово; 26 – д. Бегешка; 27 – д. Чур;

Воткинский р-н: 28 – д. Фертики; 29 – пос. Новый; 30 – г. Воткинск; 31 – д. Кудрино; 32 – с. Перевозное; 33 – д. Сидоровы Горы; 34 – д. Болгуры;

Завьяловский р-н: 35 – пос. Сокол; 36 – г. Ижевск; 37 – д. Чужьялово; 38 – с. Завьялово; 39 – д. Старое Мартьяново; 40 – с. Люк; 41 – д. Забегалово; 42 – д. Докша; 43 – с. Бабино; 44 – д. Малая Венья; 45 – д. Байкузино;

Селгинский р-н: 46 – с. Селгы;

Сюмсинский р-н: 47 – д. Орловское;

Вавожский р-н: 48 – д. Яголуд; 49 – с. Вавож; 50 – д. Уе-Докья;

Малопургинский р-н: 51 – д. Пугачёво; 52 – д. Яган; 53 – д. Баграш-Бигра; 54 – д. Абдэс-Урдэс; 55 – д. Яган-Докья;

Сарапульский р-н: 56 – с. Нечкино; 57 – д. Девятово; 58 – пос. Уральский; 59 – д. Тарасово; 60 – д. Заборье;

Можгинский р-н: 61 – д. Малая Воложикья;

Кизнерский р-н: 62 – д. Крымская Слудка;

Алнашский р-н: 63 – Удмуртский Тоймобаш; 64 – д. Нижний Сырьез; 65 – д. Удмуртское Гондырёво; 66 – д. Варали; 67 – д. Нижнее Асаново; 68 – д. Муважи; 69 – д. Кузубаево; 70 – д. Благодать; 71 – д. Варзи-Ятчи;

Камбарский р-н: 72 – ст. Шолья; 73 – ст. Кама; 74 – г. Камбарка;

Каракулинский р-н: 75 – д. Колышево; 76 – с. Каракулино; 77 – д. Чеганда; 78 – д. Усть-Бельск; 79 – д. Ныргында; 80 – д. Зуевы Ключи;

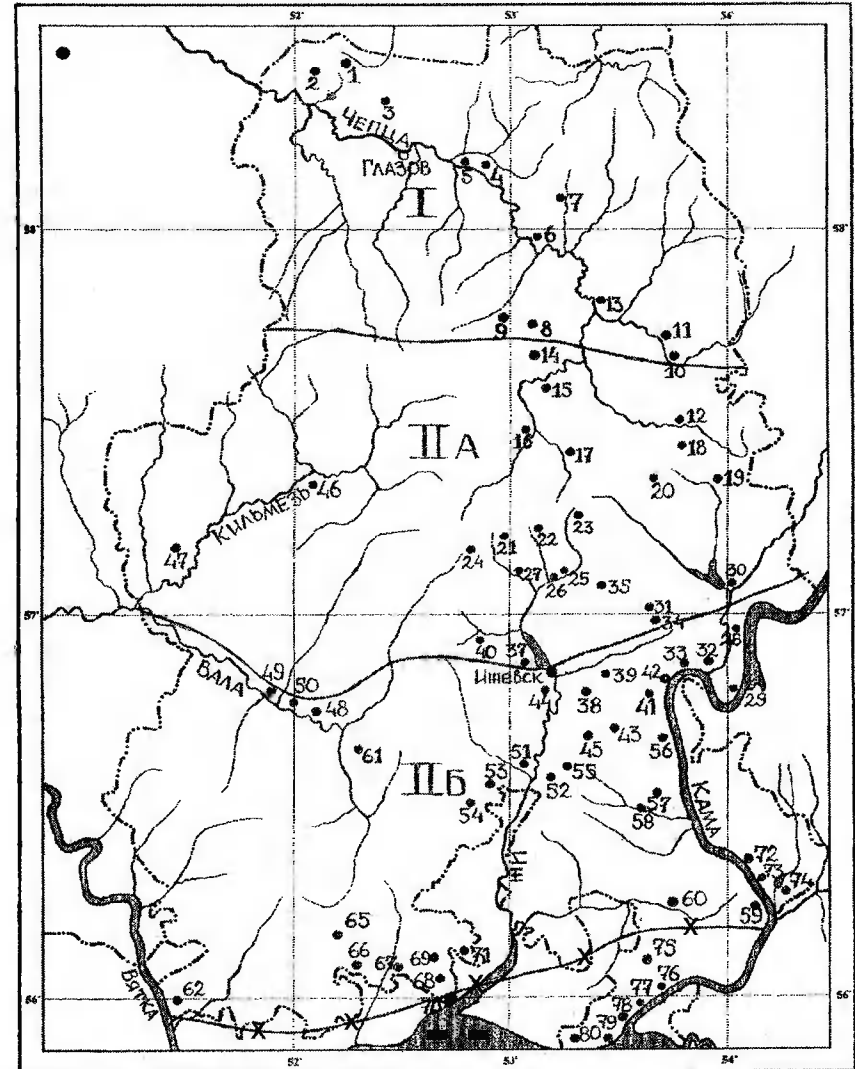


Рис. 1. Карта-схема размещения пунктов по изучению населения Шмелиных на территории Удмуртии.

I – подзона южной тайги, II А – полоса хвойно-широколиственных лесов, II Б – полоса широколиственно-хвойных лесов; - X - X - северная граница подзоны северной лесостепи.

### 2. 3. Природные условия территории Удмуртии

Распространение организмов определяется целым рядом факторов, которые в общем случае могут быть подразделены на абиотические, биотические и антропогенные. Ведущими среди абиотических являются климат, рельеф и тип почвообразующих пород, при совместном воздействии которых формируется всё разнообразие естественных ландшафтных комплексов и входящих в их состав биотопов и местообитаний видов и сообществ. При экологической оценке местообитаний ведущая роль принадлежит растительности, которая в своей структуре наиболее чётко отражает совокупное действие ландшафтообразующих факторов и создаёт условия для распространения большинства групп организмов. Что касается Шмелиных, то ведущими факторами их распространения и видовой представленности на уровне регионов являются характер природной зональности, выражающийся в доминировании тех или иных типов растительности и свойственный данной территории уровень антропогенной освоенности, определяющий картину реального биотопического разнообразия.

Территория республики входит в состав ландшафтной области Высокого Заволжья и Предуралья которая охватывает регионы, расположенные во внеледниковом геоморфологическом секторе Русской равнины. Это определяет преобладание на территории республики и Вятско-Камского междуречья в целом возвышенных эрозионно выработанных ландшафтов на суглинистой коре выветривания, которые пространственно сочетаются с задровыми ландшафтами низменностей, почвообразующими породами в которых выступают пески водно-ледникового происхождения (Исаченко, 1991; Экология ландшафтов..., 1995). С севера на юг по территории Удмуртии происходит закономерная смена зональных типов ландшафтов - от южнотаёжных в северной половине к подтаёжным в южной половине республики.

За основу подразделения растительности Удмуртии в данной работе принята схема ботанико-географического районирования Европейской части (Исаченко, Лавренко, 1980) с уточнениями расположения подзональных-полосных границ, обоснованными О. Г. Барановой (2002) (см. рис. 1).

Подзона южной тайги. Занимает северную часть республики, охватывая такие орографические элементы как Верхнекамская и

Красногорская возвышенности. Температура самого тёплого месяца года – июля имеет самые низкие на территории республики значения, изменяясь с севера на юг подзоны в диапазоне 17-18°C. Сумма эффективных температур, определяющая продолжительность вегетационного периода растительности равна 1600-1800°C, радиационный индекс сухости находится в диапазоне 0,8 – 0,85 (Агроклиматические ресурсы..., 1974; Стурман, 1997; Экология ландшафтов..., 1995). Основу растительности составляют южнотаёжные пихтово-еловые и еловые сложные леса преимущественно зеленомошно-кисличного цикла, в ряде случаев в состав доминантов травянистого яруса лесов может входить субнеморальное широколиственное и крупнотравье. Общий процент лесистости данной территории достаточно высок и составляет около 70%. Наименьшей облесённостью отличаются сельскохозяйственно освоенные районы Красногорской возвышенности, и прилегающие к долине р. Чепцы водоразделы.

Подзона смешанных лесов. Занимает центральную и южную половину республики и является переходной по характеру растительности от собственно тайги к расположенной южнее территории республики зоне лесостепи. По сравнению с южной тайгой, теплообеспеченность подзоны смешанных лесов существенно выше. Сумма эффективных температур характеризуется выраженным градиентом нарастания – от 1800°C на северной границе смешанных лесов до 2100°C на южной. Радиационный индекс сухости изменяется в пределах от 0,85 до 1,05. Климатические факторы, а так же особенности почвообразующих пород определяют неоднородность облика зональной растительности данной подзоны и обуславливают её подразделение на две полосы - хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных лесов.

Полоса хвойно-широколиственных лесов охватывает орографические выделы Тыловайской возвышенности, Центрально-Удмуртской низины и Кильмезской низменности. Роль широколиственных пород, и в частности липы, в составе зональной растительности по сравнению с южной тайгой существенно выше. На суглинистых водоразделах преобладают высокобонитетные ельники сложные широколиственно-крупнотравного цикла. Почвообразующими породами низменных ландшафтов являются пески водно-ледникового происхождения, что определяет доминирующие позиции в составе растительности сосновых лесов зеленомошного цикла. Общая

облесённость данной полосы составляет около 55%, наименьшей сельскохозяйственной освоенностью и высокой лесистостью отличаются территории песчаных низменностей.

Полоса широколиственно-хвойных лесов охватывает водораздельные территории Можгинской и Сарапульской возвышенности и участки долин рр. Камы и Вятки, входящие в административные границы республики. Водораздельные ландшафты полосы, отличающиеся высокими агро-химическими показателями, в значительной степени освоены, в связи, с чем лесистость ландшафтов не превышает 30%. В составе лесной растительности значительную долю составляют широколиственные породы, существенная историческая и ландшафтная роль среди которых принадлежит дубу. Одним из факторов определяющих своеобразие облика фитоценозов данной полосы является выраженное остепнение биотопов, проявляющееся как на уровне лесного, так и особенно в луговом типе растительности. Низкая современная лесистость наряду с остепнением и гидротермическими параметрами ландшафтов позволяют отнести южную оконечность Сарапульской и Можгинской возвышенности к лесостепной зоне (Баранова, 2002).

Наряду с зональной лесной растительностью, значительную долю в фитоценологическом облике территории республики занимает луговой тип растительности, отличающийся от лесного повышенным разнообразием цветковых растений, служащих основой популяционной стабильности значительного количества групп насекомых и в том числе населения шмелей. Важнейшее значение в поддержании энергетического баланса поселений шмелей играют крупноразнотравные луга со значительным участием в травостое растений из семейств Сложноцветные (*Asteraceae*), Бобовые (*Fabaceae*), Розоцветные (*Rosaceae*), Ворсянковые (*Dipsacaceae*), Гераниевые (*Geraneaceae*), Губоцветные (*Lamiaceae*), Норичниковые (*Scrophulariaceae*). Данные типы растительных сообществ, как правило, свойственны местоположениям, отличающимся достаточным увлажнением и богатством почв и относятся к классам формаций торфянистых, настоящих мезофитных и остепнённых лугов. Распространённость лугов в лесной зоне в первую очередь связана со степенью антропогенной освоенности территории, в связи с чем, их общая площадь с севера на юг республики существенно растёт.

## 2. 4. Видовой состав и экологическая характеристика фауны шмелей Удмуртии

Зональный облик растительности, а так же пространственное сочетание и соотношение площадей лесов и лугов в конкретных ландшафтных условиях определяют параметры видового и численного состава фауны шмелей Удмуртии (табл. 1).

Таблица 1

Зональное распределение, биотопическая приуроченность и встречаемость шмелей на территории Удмуртии

виды	Зональные типы ландшафтов			Биотопические группы шмелей
	южная тайга	хвойно-шир. леса	широк.-хвойн. леса	
<b>B. (Cf.) confusus Schenck</b>		x	xx	остепенно – луговая
<b>B. (Ls.) maculidorsis Scor.</b>		!	x	луговая, остепенно-луговая
<b>B. (Th.) muscorum L.</b>	x	x	x	луговая, остепенно-луговая
<b>B. (Th.) ruderarius Mull</b>	xx	xxx	xxx	лугово-лесная
<b>B. (Th.) veteranus F.</b>	xx	xxx	xxx	луговая, лугово-лесная
<b>B. (Th.) sylvarum L.</b>	x - xx	xx	xxx	остепенно- луговая
<b>B. (Th.) humilis Ill.</b>	xx	xxx	xxx	луговая, лугово-лесная
<b>B. (Th.) pascuorum Scop.</b>	xxx - xxxx	xxx - xxxx	xxx - xxxx	широколесная
<b>B. (Th.) schrencki F. Mor.</b>	xx	xx	x	хвойнолесная
<b>B. (Th.) subbaicalensis Vogt</b>	x	x - xx	x - xx	лесо-луговая
<b>B. (Mg.) ruderatus F.</b>		!	x?	остепенно – луговая
<b>B. (Mg.) hortorum L.</b>	xx - xxx	xx - xxx	xx - xxx	широколесная

Продолжение табл. 1

<b>B. (Rh.) pomorum</b> Panz.		x	x - xx	остепенно – луговая
<b>B. (Kl.) soroensis</b> F.	xx	xx	xx	лесо-луговая
<b>B. (St.) fragrans</b> Pall.			x	остепенно- луговая
<b>B. (St.) subterraneus</b> latreillellus Kirby		x - xx	xxx	остепенно- луговая
<b>B. (St.) distinguendus</b> F. Mor.	x - xx	xx	xxx	луговая, лугово- лесная
<b>B. (Pr.) hypnorum</b> L.	xx - xxx	xx - xxx	xx - xxx	широколесная
<b>B. (Pr.) modestus</b> Ev.	x	x	?!	хвойнолесная
<b>B. (Pr.) pratorum</b> L.	xxx	xxx	xxx	широколесная
<b>B. (Pr.) jonellus</b> Kirby	x - xx	x - xx	x	хвойнолесная
<b>B. (s. str.) sporadicus</b> Nyl.	x	x		хвойнолесная
<b>B. (s. str.) terrestris</b> L.	x	x - xx	xx	остепенно – луговая
<b>B. (s. str.) patagiatus</b> Nyl.	x - xx	x		хвойнолесная
<b>B. (s. str.) lucorum</b> L.	xxx - xxxx	xxx - xxxx	xxx - xxxx	интразональная
<b>B. (Cu.) semenoviellus</b> Skor.	x - xx	x - xx	x - xx	лесо-луговая
<b>B. (Cu.) cullumanus</b> Kirby		!	x	остепенно – луговая
<b>B. (Ml.) sichelii</b> Rad.	xx	xx	xx	лесо-луговая
<b>B. (Ml.) lapidarius</b> L.	xx	xxx	xxx - xxxx	луговая, постепенно – луговая
<b>B. (Ml.) consobrinus</b> Dahl.	xx	xx	xx	широколесная
Всего видов:	23	26	27	

Примечание: x – редкий вид; xx – немногочисленный вид; xxx – обычный вид; xxxx – массовый вид; ? – необходимо подтверждение обитания; ! – возможно обнаружение.

Анализ современной картины зонального распространения шмелей на территории республики показывает выраженное увеличение количества видов с севера на юг, от подзоны южной тайги к полосе широколиственно-хвойных лесов, что определяется в первую очередь существенными изменениями в характере растительности и целом ряде других составляющих ландшафтов. В частности, граница между полосами хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных лесов на своём протяжении в значительной степени совпадает со сменой низменных ландшафтов на песчаных почвообразующих породах эрозионно освоенными возвышенными ландшафтами на суглинках. Снижение общей облесённости в полосе широколиственно-хвойных лесов имеющее антропогенно-исторический характер и увеличение площадей занятых суходольными лугами и агроценозами создаёт предпосылки и условия к устойчивому обитанию видов относящихся к постепенно-луговой биотопической группе и росту численности шмелей луговой и лугово-лесной биотопических групп.

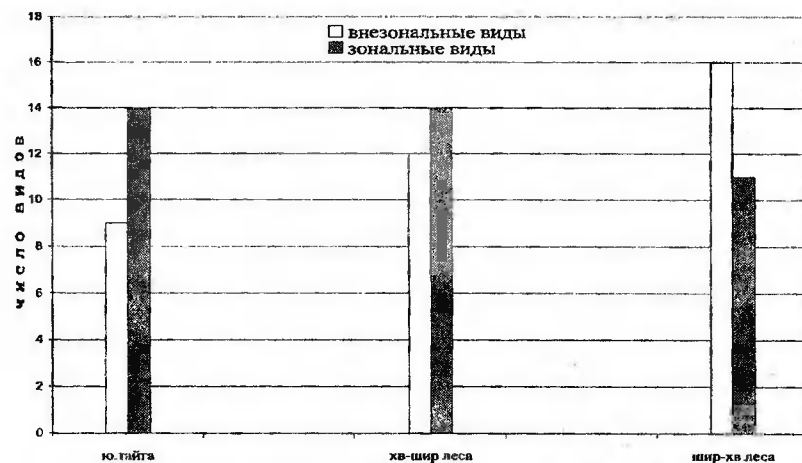


Рис. 2. Соотношение количества видов различных биотопических классов в составе подзонально-полосных фаун шмелей на территории Удмуртии  
Примечания: Класс лесных биотопов - широколесная, хвойнолесная, лесо-луговая биотопические группы шмелей; класс луговых биотопов - лугово-лесная, постепенно-луговая, интразональная биотопические группы шмелей.

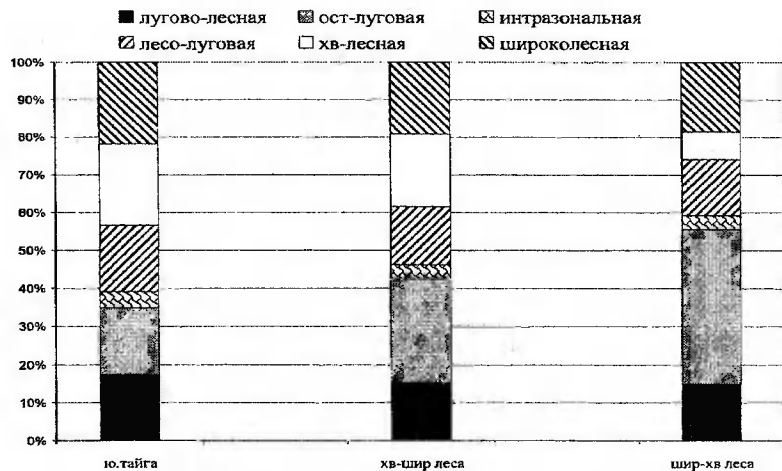


Рис. 3. Долевое участие видов различных биотопических групп в подзонально-полосных фаунах шмелей на территории Удмуртии

По-видимому, не последнюю роль в изменении видового состава шмелей на ландшафтных границах играют и биотические факторы, к которым можно отнести, например, устойчивость поселений мышевидных грызунов в открытых биотопах, способствующих увеличению в видовом составе подземно гнездящихся видов шмелей. Совершенно обратная картина свойственна видам хвойнолесной, широколесной и лесо-луговой биотопических групп исчезающих или заметно снижающих свою численность при заметном преобладании преобразованных ландшафтов над зональными лесными (рис. 2, 3).

## 2. 5. Ареалографическая характеристика шмелей Удмуртии

Важной составляющей анализа фауны является её характеристика с точки зрения установления особенностей географического распространения и происхождения входящих в неё видов. В связи с этим различают ареалографический и географо-генетический анализ фаун (Второв, Дроздов, 1978). При ареалографическом анализе проводят типизацию ареалов видового состава в отношении зонально-секторных (широтно-долготных) особенностей распространения организмов. Географо-генетический анализ, основываясь на ареалографическом анализе, устанавливает сходство

или различие видов в отношении областей их происхождения. В случае если ареал вида имеют небольшое простирание, то установление центра его происхождения не вызывает затруднений, гораздо сложнее бывает установить центр возникновения видов имеющих широкие транспалеарктические или полизональные ареалы.

Знание особенностей распространения организмов и их ареалографической специфики существенно расширяет кругозор исследователя, нацеливая его на выявление причин и анализ факторов среды, обуславливающих встречаемость определённых видов в конкретной местности.

**1. В. (*Confusibombus*) *confusus* Schenck, 1859 – Шмель смешивающийся.** Западнопалеарктический суббореальный вид. Лесостепная зона и юг лесной зоны.

**2. В. (*Laesobombus*) *maculidorsis* (Scorikov, 1922) – Шмель пятноспинный.**

Европейско-сибирский температурный вид (распространён в умеренном поясе в пределах лесной и лесостепной зон). Юг лесной зоны и лесостепь.

**3. В. (*Thoracobombus*) *muscorum* (Linnaeus, 1758) – Шмель моховой.** Транспалеарктический полизональный вид. От тундр до степей, однако более многочислен в южных частях ареала.

**4. В. (*Thoracobombus*) *rudararius* (Muller, 1776) – Шмель малый каменный.** Западнопалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.

**5. В. (*Thoracobombus*) *veteranus* (Fabricius, 1793) – Шмель конский.**

Европейско-сибирский температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.

**6. В. (*Thoracobombus*) *sylvarum* (Linnaeus, 1761) – Шмель лесной.** Западнопалеарктический суббореальный вид. Лесостепная и юг лесной зоны.

**7. В. (*Thoracobombus*) *humilis* Illiger, 1806 – Шмель изменчивый.** Западнопалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.

**8. В. (*Thoracobombus*) *pasuorum* (Scopoli, 1763) – Шмель полевой.** Транспалеарктический температурный вид. Лесная, лесостепная и степная зоны.

**9. В. (*Thoracobombus*) *schrencki* Morawitz, 1881 – Шмель Шренка.** Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона. Лесной.

10. **B. (Thoracobombus) subbaicalensis Vogt, 1911** – Шмель прибайкальский. Транспалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
11. **B. (Megabombus) ruderatus (Fabricius, 1775)** – Шмель щебневый. Средиземноморский суббореальный вид. Степная и лесостепная зоны.
12. **B. (Megabombus) hortorum (Linnaeus, 1761)** – Шмель садовый. Транспалеарктический полизональный вид. От лесотундр до степей.
13. **B. (Rhodobombus) pomorum (Panzer, 1805)** – Шмель плодовый. Средиземноморский суббореальный вид. Степная, лесостепная и юг лесной зоны.
14. **B. (Kallobombus) soroensis (Fabricius, [1777])** – Шмель сестринский. Европейско-сибирский температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
15. **B. (Subterraneobombus) fragrans (Pallas, 1771)** – Шмель степной. Восточноевропейско-казахстанский суббореальный вид. Степная и лесостепная зоны.
16. **B. (Subterraneobombus) subterraneus (Linnaeus, 1758)** – Шмель подземный. Восточноевропейско-казахстанский суббореальный вид. Степная, лесостепная и юг лесной зоны.
17. **B. (Subterraneobombus) distinguendus Moravitz, 1869** – Шмель чесальщик. Транспалеарктический температурный вид. Лесостепная и лесная зоны.
18. **B. (Pyrobombus) hypnorum (Linnaeus, 1758)** – Шмель городской. Транспалеарктический полизональный вид. Лесная и лесостепная зоны.
19. **B. (Pyrobombus) modestus Eversmann, 1852** – Шмель скромный. Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона. Гнездование подземное.
20. **B. (Pyrobombus) pratorum (Linnaeus, 1761)** – Шмель луговой. Европейско-сибирский температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
21. **B. (Pyrobombus) jonellus (Kirby, 1802)** – Шмель ионеллус. Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона.
22. **B. (s. str.) sporadicus Nylander, 1848** – Шмель спорадический. Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона.
23. **B. (s. str.) terrestris (Linnaeus, 1758)** – Шмель большой земляной. Восточноевропейско-казахстанский суббореальный вид. Степная, лесостепная и юг лесной зоны.
24. **B. (s. str.) patagiatus Nylander, 1848** – Шмель окаймлённый.

- Транспалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
25. **B. (s. str.) lucorum (Linnaeus, 1761)** – Шмель малый земляной. Транспалеарктический полизональный вид. Распространён от тундр до степей.
26. **B. (Cullumanobombus) semenoviellus Skorikov, 1910** – Шмель семёновский. Европейско-сибирский температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
27. **B. (Cullumanobombus) cullumanus (Kirby, 1802)** – Шмель пластинчатозубый. Восточноевропейско-казахстанский суббореальный вид. Степная, лесостепная и юг лесной зоны.
28. **B. (Melanobombus) sichelii Radoszkowski, 1860** – Шмель Зихеля. Транспалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны.
29. **B. (Melanobombus) lapidarius (Linnaeus, 1758)** – Шмель большой каменный. Западнопалеарктический суббореальный вид. Степная, лесостепная и юг лесной зоны.
30. **B. (Megabombus) consobrinus Dahlbom, 1832** – Шмель родственник. Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона.

Таблица 2

## Географические особенности фауны шмелей Удмуртии

Ареолографический комплекс	Зональная группа				Всего видов / % от общего числа видов
	суббореальная	температная	бореальная	полизональная	
Западнопалеарктический	3	2	-	-	5/16,6
Европейско-сибирский	-	5	-	-	5/16,6
Транспалеарктический	-	5	5	4	14/46,6
Средиземноморский	2	-	-	-	2/6,6
Восточноевропейско-казахстанский	4	-	-	-	4/13,3
<b>Всего видов / % от общего числа видов</b>	<b>9/30</b>	<b>12/40</b>	<b>5/16,6</b>	<b>4/13,3</b>	

Результаты ареалографического анализа фауны шмелей Удмуртии (табл. 2) демонстрируют её переходный бореально-суббореальный характер, отвечающий зонально-подзональной специфике её территории, располагающейся на контакте лесной и лесостепной зон. Более 50% от общего видового состава принадлежит широко распространённым в европейской части лесо-луговым умеренно термофильным (температным и полизональным) видам, как правило, имеющим оптимум своего ареала в пределах юга лесной зоны и лесостепи. Выраженное историческое и современное участие остепнённых растительных сообществ в ландшафтной картине территории республики, определяет относительно высокий процент в региональной фауне суббореальных (лесостепных и степных) видов шмелей. Несмотря на различные способности лесостепных видов к освоению антропогенно преобразованных ландшафтов, в настоящее время их численное и доленое участие в локальных фаунах на территории Удмуртии имеет выраженную тенденцию к росту. Позиции бореальных видов, как правило, имеющих оптимум ареала собственно в таёжной зоне, на территории республики относительно невысоки, что связано в первую очередь с ограниченностью распространения таёжных биоценозов, а так же с особенностями биологии данных видов шмелей.

## 2. 6. Ареалографическая и биотопическая характеристика шмелей – кукушек Удмуртии

- 1. *Psithyrus flavidus* Eversmann, 1852** Транспалеарктический бореальный вид. Лесная зона. Лесо-луговой вид.
- 2. *Psithyrus quadricolor* (Lepeletier, 1832)** Западнопалеарктический температурный вид. Лесная и лесостепная зоны. Лесо-луговой вид.
- 3. *Psithyrus sylvestris* (Lepeletier, 1832)** Транспалеарктический температурный вид. Тайга и юг лесной зоны. Лесной вид.
- 4. *Psithyrus norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918)** Транспалеарктический температурный вид. Тайга и юг лесной зоны. Лесной вид.
- 5. *Psithyrus rupestris* (Fabricius, 1793)** Транспалеарктический полизональный вид. Лесная, лесостепная и степная зоны. Луговой вид.

**6. *Psithyrus campestris* (Panzer, 1801)** Транспалеарктический полизональный вид. Лесная, лесостепная и степная зоны. Лесо-луговой, луговой вид.

**7. *Psithyrus barbutellus* (Kirby, 1802)** Транспалеарктический полизональный вид. Лесная, лесостепная и степная зоны. Луговой вид.

**8. *Psithyrus bohemicus* Seidl, 1837** Транспалеарктический полизональный вид. Лесная, лесостепная и степная зоны. Лесной вид.

**9. *Psithyrus vestalis* (Geoffroy, 1758)** Западнопалеарктический суббореальный вид. Лесостепь и юг лесной зоны. Луговой вид.

Таблица 3

## Географические особенности фауны шмелей-кукушек Удмуртии

Ареалографический комплекс	Зональная группа				Всего видов / % от общего числа видов
	суббореальная	температная	бореальная	полизональная	
Западнопалеарктический	1	1	-	-	2/22,2
Транспалеарктический	-	2	1	4	7/77,7
Всего видов / % от общего числа видов	1/11,1	3/33,3	1/11,1	4/44,4	

Анализ ареалографических особенностей фауны шмелей-кукушек территории Удмуртии (табл. 3) показывает, что преобладающие позиции занимают виды полизонального и температурного комплексов (более 70%), при невысокой доле собственно бореальных и суббореальных видов. Данная картина географического распространения шмелей-кукушек обусловлена в первую очередь особенностями паразито-хозяйных связей данных насекомых (см. табл. 4). В случае выраженной многохозяйности, ареал шмелей-кукушек, как правило, является полизональным, при олиго или монохозяйности распространение шмелей-кукушек ограничивается лишь областью распространения облигатного вида-хозяина.

## Глава 3. Биологические и экологические особенности Шмелиных

### 3. 1. Основные черты биологии шмелей и шмелей-кукушек

Шмели являются представителями группы общественных насекомых, для которых свойственен семейный образ жизни с наличием морфологически и поведенчески отличающихся групп особей, а именно крупных самок-основательниц, рабочих различных размеров и самцов. В отличие от медоносных пчёл и муравьёв, шмелиные семьи образуются лишь на один сезон, по окончании которого все рабочие особи и самцы, кроме зимующих самок, погибают.

Перезимовавшие самки различных видов шмелей появляются в первую-вторую половину весеннего периода, обычно с конца апреля до середины мая. Для созревания яиц и проявления инстинкта гнездостроения им необходимо углеводное и белковое питание. Поэтому в это время их можно заметить на различных раннецветущих растениях – ивах, клёнах, первоцветах. Созревшие самки в тот или иной момент приступают к наиболее ответственному для закладки семьи этапу - поиску подходящих мест для гнездования. Во время поисков гнезд насекомые, как правило, держатся невысоко над землёй, активно исследуя всевозможные полости, входы в мышиные гнёзда и норы, травяные кочки и тд. Где бы ни располагалось занимаемое самкой гнездо, оно обязательно тщательно маскируется, что существенно затрудняет их поиск при исследованиях. После занятия гнезда, самка некоторое время приводит его в порядок, а затем начинает сбор пыльцы и углеводного корма для собственного питания и развития личинок. Пыльца скапливается на покрытой густыми волосками спинке насекомого, откуда счищается и переносится в гнездо на видоизменённой внешней стороне голени задней лапки - корбикуле или корзинке, а нектар - в зобике. Наличие пыльцевых обножек у шмелей является неперенным указателем начала их гнездования. Через некоторое время внутри гнезда строится несколько восковых чаш для нектара и камеры для развития потомства, куда и откладываются некрпные яйца. Во время развития личинок, помимо их кормления пыльцой, самка-основательница постоянно омывает их нектаром для дезинфекции и активно обогревает личиночную камеру. Рабочие шмели первой когорты появляются, как правило, спустя

примерно месяц после откладки первой партии яиц. Размеры их существенно меньше самки и их основная задача в семье - уход за личинками и их обогрев во время отсутствия самки. По мере выхода новых рабочих, имеющих более крупные размеры, всё большее количество из них становится фуражирами, что способствует активному росту пищевых гнездовых запасов и увеличению количества развивающихся пакетов с личинками. Интересной чертой биологии шмелей является смена самок, когда в сформировавшееся гнездо проникает самка либо того же, либо даже другого вида шмелей и тем или иным путём занимает место самки-основательницы.

Численный рост обитателей гнезда подготавливает превращение отдельных развивающихся личинок не в рабочих, а в самцов и самок нового поколения. Количество самцов, как правило, заметно превышает количество самок и морфологически они выглядят более стройными. Длинноусых самцов можно заметить на цветах уже в середине лета. Их главной задачей является не снабжение гнезда запасами, они не имеют для этого соответствующих морфологических приспособлений, а привлечение и поиск самок. Для этого они выделяют стойкие запаховые секреты, размещаемые и постоянно возобновляемые на так называемом брачном маршруте. Сложная сеть данных маршрутов и запаховых меток обычно располагается в наиболее аттрактивных (привлекательных) для шмелей участках растительных сообществ и обеспечивает эффективную встречу полов.

С момента вылета самцов и самок шмелиные семьи постепенно приходят в упадок и, в конце концов, гнездо окончательно пустеет. Оплодотворённые самки в осенний период зарываются в подстилку или мох и с наступлением холодов впадают в оцепенение до новой весны. К концу сезона в гнездах шмелей скапливается большое количество паразитов, в связи с чем, они повторно никогда не используются. Несмотря на это, у вновь загнездившихся весной самок наблюдается определённое тяготение к тем участкам, где они вывелись из гнезда в прошлый сезон. Это может быть обосновано наличием достаточного количества ресурсов в данном местообитании и служит основой относительной территориальной стабильности популяций шмелей.

Шмели-кукушки являются специфическими паразитами шмелей и распространены в пределах всего их ареала. В отличие от шмелей,

рабочих особей шмели-кукушки не имеют и из отложенных ими в гнездах шмелей яиц развиваются только самцы и самки. Основной стратегией паразитического поведения кукушек является проникновение в уже основанное шмелями гнездо и устранение или отстранение самок-основательниц от размножения. В связи с этим весенний вылет перезимовавших самок шмелей-кукушек происходит существенно позже основной массы шмелей, в конце мая и начале июня. К этому времени в большинстве шмелиных семей уже появляется первая и вторая партия рабочих и увеличивается количество белково-углеводного корма приносимого в гнездо. Обнаружить замаскированное гнездо шмелей кукушкам помогает вероятнее всего запах. Поведение самок-кукушек в шмелиных гнездах различно, одни ведут себя агрессивно и зажаливают основательницу и отдельных рабочих, другие поначалу не проявляют враждебности, постепенно пропитываются запахом гнезда, а затем постепенно сменяют основательницу. После занятия доминирующего места в шмелином гнезде, кукушки уничтожают имеющийся в личиночнике расплод шмелей и приступают к откладке собственных яиц. Уход за ними производится имеющимся к тому времени потомством шмелихи-основательницы. По сравнению с развитием личинок шмелей, потомство шмелей-кукушек развивается существенно быстрее, что оправдано отсутствием у их самок фуражировки и ограниченностью численного состава рабочих шмелей в занятом гнезде. Из развившихся личинок вылетают самцы и самки шмелей-кукушек, а шмелиная семья после этого быстро распадается (Халифман, 1971; Гребенников, 1990).

### **3. 2. Основные параметры выделения экологических ниш шмелей**

Одной из характеристик вида, устанавливающей его функциональную (трофическую, энергетическую) и пространственную специфичность в биоценозе и биотопе является понятие экологической ниши. Оно используется для выделения потенциального и актуального объёма среды используемого популяцией данного вида организмов на протяжении жизненного цикла. Параметры экологических ниш видов во многом определяются их морфо-биологическими особенностями, совокупность которых даёт представление о жизненной форме организмов (Шарова, 1987).

Индивидуальность экологических потребностей видов является одним из основных положений концепции экологической ниши, однако в реальных биологических сообществах степень расхождения экологических ниш таксономически близких видов во многом зависит от количества средовых ресурсов, разнообразия условий биотопа, проявления влияния отдельных лимитирующих факторов, сукцессионного статуса сообщества и т.д.

Шмели входят в представительную и разнородную в таксономическом отношении группу беспозвоночных - опылителей. В пределах неё шмели занимают достаточно чётко обособленную морфо-биологическую нишу антофильной мезофауны, являясь крупными общественными политрофными (связанными со многими растениями) опылителями длинновенчиковых растений. Наличие морфологических и экологических особенностей присущих различным видам шмелей позволяет в пределах общего типа их жизненной формы наметить следующие тенденции и параметры разделения экологических ниш отдельных видов и реализации соответствующих экотопических предпочтений (Панфилов, 1957; Гребенников, 1984; Благовещенская, 1954):

1. Длина хоботка. Определяет трофическую специализацию видов и их способность использовать имеющуюся кормовую базу, представленную растениями с различной длиной венчика. Можно выделить три основные группы шмелей в отношении длины хоботка: длиннохоботковые (9-12 мм и более), среднехоботковые (8-9 мм) и короткохоботковые (6-8 мм). Для сравнения средняя длина хоботка медоносных пчёл различных рас колеблется в пределах 5-6 мм.

2. Тип расположения гнёзд. Большинство видов шмелей достаточно консервативны в выборе типов гнездования (надземное или подземное), что может считаться их видоспецифическим признаком. Другие виды достаточно разнообразны в способах устройства гнёзд, что может служить одним из факторов их экологической пластичности.

3. Эдафические и орографические факторы. Характер почвенных условий и мезорельеф местности достаточно заметно влияют на пространственное распределение мест гнездования. Установлена относительная избирательность видов шмелей к типу почв (супесчаные, легкосуглинистые, суглинистые) и выраженное тяготение поселений к склонам южных румбов. Основную роль в этом, по-видимому, играет температурный и влажностный режим

верхних почвенных горизонтов, поскольку шмели избегают селиться в местах с повышенной влажностью почв или высоким уровнем стояния грунтовых вод.

4. Температурные предпочтения видов. Термопрефендум относится к комплексу важных адаптивных свойств организмов и у шмелей определяется филогенетической принадлежностью к мезоклиматическим параметрам определённых типов ландшафтных сред. Все таёжные виды и большинство широколесных и лесолуговых относятся к микротермам (то есть успешно проходят жизненный цикл при относительно невысоких температурах окружающей среды), луговые и лугово-лесные виды являются мезотермами, виды остепнённо-лугового комплекса относятся к макротермам, полизональные виды являются эвритермами. При установлении термопрефендума видов встречающихся в одном биотопе могут использоваться следующие их особенности: температурные предпочтения видов во время фуражировочной активности, сроки появления (вылета) самок с зимовки, предпочтение мест зимовок самками (почвенный ярус, биоценоз).

### 3. 3. Морфологические и биологические особенности шмелей распространённых на территории Удмуртии

#### 1. В. (*Confusibombus*) *confusus* Schenck, 1859 – Шмель смешивающийся.

Гнездование наземное или, реже, подземное. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (середина мая). Термопрефендум: макротермный вид.

#### 2. В. (*Laesobombus*) *maculidorsis* (Scorikov, 1922) – Шмель пятноспинный.

Гнездование наземное или, реже, подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (середина мая). Термопрефендум: макротермный вид.

#### 3. В. (*Thoracobombus*) *muscorum* (Linnaeus, 1758) – Шмель моховой.

Гнездование наземное или надземное (полостное). Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая - вторая декада мая). Термопрефендум: мезо-макротермный вид.

#### 4. В. (*Thoracobombus*) *rudarius* (Muller, 1776) – Шмель малый каменный. Гнездование наземное. Среднехоботковый. Вылет самок

с зимовки в средние сроки (первая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

#### 5. В. (*Thoracobombus*) *veteranus* (Fabricius, 1793) – Шмель конский.

Гнездование наземное или, реже, подземное. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая - вторая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

#### 6. В. (*Thoracobombus*) *sylvarum* (Linnaeus, 1761) – Шмель лесной.

Гнездование наземное или подземное. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

#### 7. В. (*Thoracobombus*) *humilis* Stiger, 1806 – Шмель изменчивый.

Гнездование наземное или подземное. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

#### 8. В. (*Thoracobombus*) *pascuorum* (Scopoli, 1763) – Шмель полевой.

Гнездование наземное или подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовок ранний (конец апреля). Термопрефендум: микротермный вид.

#### 9. В. (*Thoracobombus*) *schrencki* Morawitz, 1881 – Шмель Шренка.

Гнездование подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая - вторая декада мая). Термопрефендум: микротермный вид.

10. В. (*Thoracobombus*) *subbaicalensis* Vogt, 1911 – Шмель прибайкальский. Гнездование малоизучено. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая - вторая декада мая). Термопрефендум: микро-мезотермный вид.

#### 11. В. (*Megabombus*) *rudaratus* (Fabricius, 1775) – Шмель щетневый.

Гнездование подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая).

#### 12. В. (*Megabombus*) *hortorum* (Linnaeus, 1761) – Шмель садовый.

Гнездование подземное или надземное (полостное). Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовок ранний (конец апреля). Термопрефендум: мезотермный вид.

#### 13. В. (*Rhodobombus*) *pomorum* (Panzer, 1805) – Шмель плодовый.

Гнездование подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**14. В. (Kallobombus) soroeensis (Fabricius, [1777]) – Шмель сестринский.**

Гнездование подземное. Короткохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

**15. В. (Subterraneobombus) fragrans (Pallas, 1771) – Шмель степной.**

Гнездование подземное. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**16. В. (Subterraneobombus) subterraneus (Linnaeus, 1758) – Шмель подземный.** Гнездование подземное. Длиннохоботковый. Вылет

самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**17. В. (Subterraneobombus) distinguendus Moravitz, 1869 – Шмель чесальщик.** Гнездование подземное или, реже, полостное.

Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

**18. В. (Pyrobombus) hypnorum (Linnaeus, 1758) – Шмель городской.**

Гнездование наземное (полостное). Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки ранний (конец апреля). Термопрефендум: макротермный вид.

**19. В. (Pyrobombus) modestus Eversmann, 1852 – Шмель скромный.**

Гнездование малоизучено. Короткохоботковый. Время вылета самок с зимовки требует изучения. Термопрефендум: макротермный вид.

**20. В. (Pyrobombus) pratorum (Linnaeus, 1761) – Шмель луговой.**

Гнездование наземное или наземное (полостное). Короткохоботный. Вылет самок с зимовок ранний (конец апреля). Термопрефендум: макротермный вид.

**21. В. (Pyrobombus) jonellus (Kirby, 1802) – Шмель ионеллус.**

Гнездование наземное или подземное. Короткохоботковый. Вылет самок с зимовок ранний (конец апреля – начало мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**22. В. (s. str.) sporadicus Nylander, 1848 – Шмель спорадический.**

Гнездование малоизучено. Короткохоботковый. Время вылета самок с зимовки требует изучения. Термопрефендум: макротермный вид.

**23. В. (s. str.) terrestris (Linnaeus, 1758) – Шмель большой земляной.**

Гнездование подземное. Короткохоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

**24. В. (s. str.) patagiatus Nylander, 1848 – Шмель окаймлённый.**

Гнездование малоизучено. Короткохоботковый. Время вылета самок с зимовки требует изучения. Термопрефендум: макротермный вид.

**25. В. (s. str.) lucorum (Linnaeus, 1761) – Шмель малый земляной.**

Гнездование подземное. Короткохоботный. Вылет самок с зимовок ранний (конец апреля). Термопрефендум: эвритермный вид.

**26. В. (Cullumanobombus) semenoviellus Skorikov, 1910 – Шмель семёновский.** Гнездование наземное. Короткохоботковый. Вылет

самок с зимовки в средние сроки (первая декада мая).

Термопрефендум: мезотермный вид.

**27. В. (Cullumanobombus) cullumanus (Kirby, 1802) – Шмель пластинчатозубый.** Гнездование подземное. Среднехоботковый.

Вылет самок с зимовки поздний (вторая декада мая).

Термопрефендум: макротермный вид.

**28. В. (Melanobombus) sichelii Radoszkowski, 1860 – Шмель Зихеля.**

Гнездование подземное. Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**29. В. (Melanobombus) lapidarius (Linnaeus, 1758) – Шмель**

**большой каменный.** Гнездование подземное или, реже, наземное (полостное). Среднехоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая декада мая). Термопрефендум: макротермный вид.

**30. В. (Megabombus) consobrinus Dahlbom, 1832 – Шмель родственник.**

Гнездование малоизучено. Длиннохоботковый. Вылет самок с зимовки в средние сроки (первая – вторая декада мая). Термопрефендум: мезотермный вид.

### **3. 4. Биологические особенности шмелей-кукушек, определяющие их распространение**

Основной чертой, определяющей встречаемость и разнообразие шмелей-кукушек, является успешное прохождение ими жизненного цикла, основанного на тесной связи с определённым кругом шмелей, выступающих хозяевами этих специализированных паразитических насекомых.

Наблюдения за общей численностью шмелей-кукушек в отдельных локальных фаунах на территории республики, проведённые в 2004-2006 гг., показывают, что их численность, по отношению к численности шмелей, в среднем не превышала 5%. Многолетние исследования фауны шмелей-кукушек Среднего Поволжья показали, что процентное отношение этой группы к общей численности шмелей в локальных фаунах в среднем составляло порядка 13% (Ефремова, 1985).

Поддержание популяционной численности паразитов и в частности шмелей-кукушек базируется на устойчивости паразито-хозяйинных отношений и во многом зависит от численности шмелей и уровня видовой специализации шмелей-кукушек. В связи с этим оптимальной стратегией поддержания численности их популяций является расширение видового спектра шмелей-хозяев и/или предпочтение хозяев имеющих стабильно высокую численность. Особенности паразито-хозяйинных взаимоотношений шмелей-кукушек лесной зоны и лесостепи отражены в табл. 4.

Таблица 4

**Особенности паразито-хозяйинных связей шмелей-кукушек распространённых на территории Удмуртии**

Шмели-кукушки	Шмели, являющиеся хозяевами шмелей-кукушек
<i>Psithyrus flavidus</i>	<i>B. (Pr.) jonellus</i>
<i>Psithyrus quadricolor</i>	<i>B. (Kl.) soroensis, B. (Th.) ruderarius, B. (s. str.) lucorum, B. (Pr.) pratorum, B. (Pr.) jonellus, B. (Th.) veteranus</i>
<i>Psithyrus sylvestris</i>	<i>B. (Pr.) pratorum, B. (Pr.) jonellus</i>
<i>Psithyrus norvegicus</i>	<i>B. (Pr.) hypnorum</i>
<i>Psithyrus rupestris</i>	<i>B. (Ml.) lapidarius, B. (Ml.) sichelli, B. (Th.) sylvorum, B. (Th.) ruderarius, B. (Th.) pascuorum, B. (St.) distinguendus</i>
<i>Psithyrus campestris</i>	<i>B. (Th.) pascuorum, B. (Th.) ruderarius, B. (Pr.) pratorum, B. (Mg.) hortorum, B. (Mg.) ruderatus, B. (Th.) humilis, B. (St.) distinguendus, B. (Kl.) soroensis, B. (Th.) muscorum</i>
<i>Psithyrus barbutellus</i>	<i>B. (Mg.) hortorum, B. (Th.) humilis, B. (Th.) pascuorum, B. (St.) distinguendus, B. (Mg.) ruderatus, B. (Th.) ruderarius</i>
<i>Psithyrus bohemicus</i>	<i>B. (s. str.) lucorum, B. (s. str.) terrestris</i>
<i>Psithyrus vestalis</i>	<i>B. (s. str.) terrestris, B. (s. str.) lucorum</i>

**Глава 4. Основные моменты формирования разнообразия Шмелиных на локальном и региональном уровнях**

**4. 1. Общие подходы к выделению естественных совокупностей организмов**

Изучая какую-либо группу организмов, исследователь всегда имеет дело с определёнными совокупностями организмов, для обозначения которых могут быть использованы следующие термины: биоценоз, сообщество, растительность и животное население, флора и фауна. Не останавливаясь подробно на различиях и объёме указанных понятий, отметим, что наиболее общее значение имеет термин сообщество, обозначающий совокупность видовых популяций определённой группы организмов в пределах того или иного объёма среды. Несмотря на достаточную произвольность данного термина, во главу угла при выделении и изучении сообществ, ставится свойство целостности как одного из атрибутов естественных природных образований. Это означает, что композиции видов входящих состав сообщества не являются случайными, а формируются в ходе совокупного приспособления к абиотическим и биотическим факторам среды. Наряду с понятием сообщества, для зооценозов довольно широкое распространение имеет термин животное население, который, как правило, употребляется в отношении групп организмов близких в таксономическом, биоморфологическом или экологическом отношении. Основной акцент, который делается при изучении животного населения это выявление закономерностей организации внутренней структуры сообществ и их пространственной неоднородности в пределах зонально-региональных особенностей среды (Чернов, 1971).

Выделение и рассмотрение сообществ как относительно целостных образований в общем случае может основываться либо на характеристиках самих сообществ как совокупностей взаимодействующих популяций организмов или опираться на средовые параметры. В первом случае предполагается, что разделение и занятие экологических ниш и пространства видами происходит на основании конкурентных (или конкурентно-равновесных) взаимоотношений, присущих видам жизненных стратегий и адаптивной системы жизненных форм (экобиоморф). В ярком виде это наблюдается в растительных сообществах и служит

основой имеющихся систем классификации растительности – доминантной и флористической (Ярошенко, 1969; Миркин и др., 2000). Во многом это связано с качественной особенностью автотрофного блока геосистем, определяющего многие параметры энерго и массообмена в ландшафтах. Большинство же прочих групп организмов относящихся к гетеротрофному блоку геосистем отличаются снижением тесноты связи экотоп – биоценоз, в связи с чем, при их выделении важнейшее значение принимают внешние для них параметры, а именно биотопические и экотопические характеристики среды, являющиеся для них системообразующими. Это определяет тот факт, что при всех имеющихся морфо-функциональных различиях параметры организованности населения позвоночных или беспозвоночных во многом оказываются сходными или подчиняются общим средовым регуляциям (Равкин и др., 2003).

В этой связи, важное значение имеют границы, очерчивающие тот объем среды, в пределах которого трактуется и изучается сообщество организмов или животное население. В наземных условиях под ним, как правило, понимается определённая территория, выделяемая на основании однородности каких-либо её параметров (экотопических, биотопических, геоморфологических, ландшафтных и т.д.) и представляющая собой факториально-экологическое пространство, занимаемое теми или иными совокупностями организмов.

Можно выделить два территориальных интегрированных уровня изучения сообществ – локальный и региональный. Несмотря на типологичность термина сообщество, пространственный объём среды соответствующий данному уровню надорганизменных биосистем, как правило, касается геосистем локального уровня. Во многом это связано с тем, что именно на низших звеньях организации многовидовых природных совокупностей системообразующими выступают собственно экологические (биотопические и экотопические) параметры среды. Региональное же разнообразие во многом определяется историческими условиями развития биоты и может служить объектом биогеографического рассмотрения (Второв, Дроздов, 1978). Сочетание локального и регионального уровней изучения организмов позволяет с одной стороны достаточно полно выявить роль актуальных экологических факторов определяющих облик и состав сообществ, с другой стороны даёт возможность интерпретации полученных данных с учётом особенностей фауны и флорогенеза рассматриваемой территории.

На локальном уровне изучения сообществ широко употребляемым термином является местообитание, которое может быть определено как однородный по экологическим условиям участок территории занятый определённым биоценозом или популяцией организмов.

Могут быть использованы следующие подходы к выделению местообитаний:

1. Фитоценотический или биотопический. Основывается на выраженной средообразующей и индикационной роли растительности, отражающей экологические условия местообитаний и являющейся каркасом наземных экосистем. В данном случае применение понятия местообитания может быть равнозначно термину биотоп, который представляет собой участок территории занятый определённым фитоценозом (растительным сообществом) или растительностью (совокупностью растительных сообществ) и характеризующийся соответствующим животным населением (зооценозом). При описании биотопов большое значение приобретает установление характера фитоценоза, которое, как правило, является основой экологического анализа животного населения. Выделение фитоценозов может опираться на синтаксономические уровни доминантной или флористической классификации растительности: ассоциация, группа ассоциаций, растительная формация, класс растительности, тип растительности и др. (Ярошенко, 1969; Миркин и др., 2000). При изучении лесных биогеоценозов, отличающихся сложностью физиономической структуры и пространственной организации, для типизации и установления биотопических условий может быть использовано понятие типа леса (Сукачёв, 1972). Тип леса устанавливается на основании изучения и последующего объединения растительных ассоциаций, сходных по доминантам древесного яруса и занимающие экотопически однородные местообитания, то есть характеризующихся однородностью лесорастительных условий. На основании этого, установление типов леса в большей мере отражает биогеоценотическую структуру растительного покрова, что во многом соответствует задачам по изучению пространственной организации биологических сообществ и их животного населения.

2. Экотопологический. Выделение местообитаний опирается на такие особенности территорий как почва, рельеф, механический состав почвообразующих пород, режим увлажнения которые, как правило, закономерным образом влияют на характер растительности

и животного населения. При выделении и характеристике местообитаний или биотопов связанных в мезорельефе может быть использован понятийный аппарат, применяемый при ландшафтно-геохимической или катенарной классификации местоположений. Под катеной или экотопологическим профилем понимается совокупность экосистем, биотопов, местообитаний связанных водным стоком в геохимическое и ландшафтное единство (Стебаев, 1976; Глазовская, 1988). На протяжении катены наблюдается выраженное изменение в первую очередь таких экотопических характеристик местообитаний как трофность (плодородие) почв и характер увлажнения. Совокупность трофо-гигрогенных вариантов экотопов связанных в мезорельефе в итоге образует внутриландшафтную факториально-экологическую матрицу местообитаний, позволяющую анализировать видовую и экологическую структуру сообществ на основании индивидуальных экологических предпочтений видов.

В наиболее упрощённом варианте обычно используется трёхчленная схема деления катены, отвечающая основным особенностям и направленности вещественно-энергетического обмена в основных звеньях мезоландшафтного профиля. Водораздельная часть катены или элювиальный геохимический ландшафт характеризуется направленным выносом вещества; склоновая часть объединяет транзитно-элювиальный, транзитный и транзитно-аккумулятивный геохимические ландшафты и дифференцируется по соотношению уровня привноса и выноса вещества; долинная или наиболее пониженная в рельефе часть катены образует аккумулятивный геохимический ландшафт, отличающийся выраженным привносом вещества как из вышележащих звеньев катены, так и за счёт его дальней миграции.

Данные особенности звеньев катены создают и различия в условиях и направленности биоценотического отбора. В верхних звеньях мезоландшафтного ряда, лимитируемых по количеству элементов питания, преобладает стабилизирующий отбор с чётким разделением экологических ниш видов. В транзитно-аккумулятивном и аккумулятивном геохимическом ландшафте ведущим является отбор на разнообразие, проявляющийся в условиях избытка ресурсов среды. Наблюдается рост численности многих групп организмов, повышение видового и экологического разнообразия, широкое перекрывание экологических ниш, расширение спектра жизненных форм, что в итоге отвечает повышению интенсивности

функционирования и устойчивости данных типов биоценозов (Стебаев, 1978).

Таким образом, использование катенарного подхода при выделении сообществ позволяет целостно отражать их мезоландшафтную неоднородность и анализировать экологическую и функционально-видовую специфику на мезо и макроландшафтном уровне. Кроме того, однородность экотопических режимов звеньев катены позволяет использовать их при типологии животного населения и на региональном уровне его изучения (Базилевич и др., 1986; Чернов, 1978; Мордкович и др., 1985). Учёт характера почвообразующих пород и геоморфологических особенностей местности в большей степени отвечает ландшафтному уровню изучения сообществ.

3. Ландшафтный подход к выделению местообитаний и сообществ организмов определяется объективной пространственной неоднородностью территорий, как правило, представляющих собой сложные совокупности природно-территориальных комплексов (геосистем) различного масштаба. Уровнями выделения сообществ выступают иерархически взаимосвязанные единицы организации природно-территориальных комплексов или геосистем локального или регионального уровня: фации, урочища, типы местностей, индивидуальные ландшафты, ландшафтные районы и т.д. (Исаченко, Шляпников, 1989).

Низшей единицей выделения местообитаний является фация, характеризующаяся однородностью условий местоположения и одним типом биоценоза (фитоценоза). Объединение сопряжённых в пространстве фаций в пределах одной формы мезорельефа и однородного субстрата образует ландшафтное урочище. Закономерность протекания рельефообразующих процессов на уровне природных зон, областей, провинций и регионов определяет высокую степень типичности форм мезорельефа в их пределах и соответственно внешний облик и характер пространственного размещения урочищ. На этом основании данный уровень организации геосистем во многом соответствует проявлению их качественной пространственной неоднородности, что однозначным образом сказывается на организации их биотической компоненты. При установлении характера урочищ используются следующие параметры: генетические формы рельефа включающего в свой состав данные урочища, элементы мезорельефа образующие

территориальную основу урочищ (тип геотопа), литологический состав грунтов, водный режим почвогрунтов (тип гигротопа), тип почв и их богатство (тип трофотопа), характер растительности (Колбовский, 2006). Крупномасштабное ландшафтное картирование территорий, базирующееся на их мезоландшафтной и биогеоценотической неоднородности создаёт наиболее объективную основу изучения пространственной организации биоты и должно быть основой изучения животного населения эталонных экосистем. Совокупности урочищ в пределах генетически единого типа рельефа образуют типы местностей и индивидуальные ландшафты, которые, как правило, являются высшими уровнями ландшафтной классификации местообитаний.

Геосистемам локального уровня свойственна высокая степень типичности (сходства) компонентов (растительность, почвы и почвообразующие породы, местоположения), напротив геосистемы регионального уровня (зоны, области, провинции, районы и индивидуальные ландшафты) своеобразны по большинству своих характеристик. Это предполагает активное использование при изучении сообществ имеющихся схем типологического и индивидуального ландшафтного районирования регионов, отражающих в своей совокупности сложность и интегрированность их территориальной организации (Исаченко, 1991).

Характеристики какой-либо группы организмов, полученные на локальном и региональном уровне изучения их изучения, могут служить основой типологии и классификации животного населения крупных территорий и использоваться для составления соответствующих карт и кадастров населения (Чернов, 1978; Равкин и др., 2001).

#### 4. 2. Основные принципы организации сообществ

Под организацией сообществ понимается генеральная совокупность их характеристик определяющая проявление основных эмерджентных свойств данного уровня организации биосистем – целостности, устойчивости, избыточности и др. Важнейшими аспектами организации сообществ являются функциональный, структурный и динамический (временной). В связи с этим в пространственно-функциональном отношении любой биотоп или местообитания сообществ могут быть представлены как многомерные совокупности экологических факторов и ресурсов,

определяющих потенциально возможные параметры их видового и численного состава. В ходе заселения биотопа виды в той или иной степени реализовывают свои экологические предпочтения, занимая своеобразные экологические ниши в соответствующих пропорциях численности. Несмотря на биологические и экологические различия организмов, можно выделить ряд общих закономерностей формирования сообществ, проявляющихся как на локальном, так и на региональном уровне их выделения и изучения. По своему происхождению факторы, организующие сообщество могут быть подразделены на внутренние и внешние. Внутренние связаны с системой межвидовых взаимоотношений, внешние – отражают модифицирующее и лимитирующее воздействие со стороны прочих средовых факторов.

В качестве основных принципов формирования структуры и организации сообществ организмов можно выделить следующие:

- Любое сообщество или территориальная группировка организмов, за исключением примеров реликтовых или эндемичных, представляет собой полифилетическое образование, то есть складывается видами различными в отношении своего происхождения и экологических потребностей (Уиттекер, 1980; Второв, Дроздов, 1978).
- Соотношение видов и их численность в сообществе формируется в ходе разделения и занятия экологических ниш, представляющих собой пространственное и функциональное место вида в данном объёме среды (Реймерс, 1994).
- Экологические ниши организмов близких в таксономическом отношении, как правило, перекрываются (Уиттекер, 1980).
- Количество экологического ресурса (объём фундаментальной экологической ниши) имеющегося в распоряжении организмов сходных по экологическим потребностям ограничено (Одум, 1975).
- В случае избытка ресурсов близкородственные виды могут занимать в биотопе одну и ту же экологическую нишу без конкурентного исключения (Реймерс, 1994).
- Количество ресурса имеющегося в данном местообитании всегда превышает реально используемый его объём (Реймерс, 1994).
- С уменьшением необходимых ресурсов в среде численность и видовое разнообразие организмов убывает (Одум, 1975).

- Численность и разнообразие организмов может быть ограничено одним из факторов среды, если его значение существенно отклоняется от нормы и является пессимальным (Реймерс, 1994).
- Снижение видового богатства в сообществах приводит к закономерному возрастанию (концентрированию доминирования) численности имеющихся видов (Одум, 1975).
- Разнообразие видов и экологических групп в сообществе в первую очередь определяется разнообразием условий среды (Реймерс, 1994).
- Виды, входящие в состав сообщества, как правило, имеют различную численность (встречаемость) и в общем случае могут быть подразделены на редких, обычных и многочисленных (Одум, 1975; Беклемишев, 1970).
- Численный и видовой состав организмов в сообществах не является постоянным, а испытывает изменения, что связано с динамикой численности, как самих видов, так и параметров среды (Реймерс, 1994; Максимов, 1984).
- Параметры видового разнообразия в пределах сообществ на локальном уровне скоррелированы с разнообразием видов на региональном уровне и в общем случае стремятся к необходимому и достаточному максимуму (оптимуму) (Реймерс, 1994).

#### 4. 3. Формирование разнообразия Шмелиных на локальном и региональном уровне

Исследования показывают, что, несмотря на численное обилие шмелей, в конкретных сообществах конкуренция между ними за кормовой ресурс, как правило, отсутствует или не носит выраженного характера. В связи с этим многими авторами поддерживается позиция сверхобилия кормовых ресурсов в сообществах опылителей и в частности шмелей (Фегри, ван дер Пейл, 1982).

Отсутствие или опосредованность конкуренции и наличие перекрывания в использовании кормовых ресурсов различными гильдиями шмелей предполагает, что соотношение видов и их численность на уровне локальных сообществ определяется в большей мере внешними, макроэкосистемными процессами, нежели,

допустим, регулируется на основании разделения экологических ниш. В данном случае правильнее говорить об отчуждении шмелями, как гильдией крупных политрофных опылителей преимущественно одлинновенчиковых растений, некоего пространства единой фундаментальной экологической ниши. Её потенциальный объём устанавливается в ходе фауно и ценогенеза, на уровне же регионов или локальных геосистем зависит от актуального множества ландшафтных и биогеоценотических параметров среды. Исходя из аксиомы ограниченной ёмкости экологической ниши, можно предположить, что она в первую очередь задаётся предельно возможной численностью (биомассой) шмелей в целом, нежели определённым долевым участием отдельных видов.

В этом отношении важное эвристическое значение для понимания процессов формирования локального разнообразия шмелей приобретает концепция регионального видового фонда (Алпатов и др., 2002). Она основана на той точке зрения, что видовое богатство биоценозов зависит от баланса процессов, ведущих к увеличению или снижению числа видов. К снижению или оптимизации числа видов ведут локальные процессы в сообществах, связанные с наличием конкуренции, пресса хищников или экзогенезом (нарушением или видоизменением среды). Эти процессы компенсируются размножением и иммиграцией особей из соседних мест, что определяется характеристиками регионального видового фонда сообществ, формируемого в результате процессов фауногенеза и филоценогенеза.

В русле данной концепции предполагается, что внедрение и укоренение новых видов в сообществах шмелей не зависит от числа ранее присутствующих, а является случайным процессом, интенсивность и направленность которого определяется в первую очередь видовым составом и численностью шмелей на региональном уровне. В соответствии с этим виды шмелей, входящие в состав соответствующих локальных сообществ, могут быть разделены на основных и сателлитных (сопутствующих) (Hanski, 1982). Основные виды отличаются высокой частотой региональной (и локальной встречаемости) и чётким разделением реализованных экологических ниш, реализуемым в первую очередь на уровне их популяционной плотности. Сателлитные виды относятся к регионально и локально редким, участие их в совокупном подразделении экологических ниш выражено менее. Константность состава основных видов на

региональном (зональном) уровне определяется как современным экологическим фоном, так и фауногенетическими процессами и может служить основой региональной типологии и классификации населения Шмелиных.

Учитывая, что устойчивость сообществ и экосистем к внешним воздействиям повышаются не только путём наращивания проходящего потока энергии, но и за счёт повышения видового разнообразия можно утверждать, что любые сообщества, и в том числе сообщества Шмелиных, естественным путём эволюционировали в сторону увеличения числа функционально близких видов. В этом случае возможно осуществление эффективного экологического дублирования, определяющего множественность стационарных состояний биоценологических систем.

Современный системный подход, постулирующий иерархичность организации экосистем, флор, фаун, фрактальность (сложность) их внутренней хронологической организации однозначно указывает на повышенную устойчивость биосистем именно высокого (ландшафтного, зонального, регионального) ранга и низкую целостность их локальных вариантов. Это подтверждается и высокой степенью дискретности (целостности и оформленности) ландшафтной оболочки и её живой составляющей на региональном масштабе и континуальностью (пространственной непрерывности) её единиц локального уровня (Исаченко, 1991; Кафанов, 2005). С другой стороны, наличие выраженной коадаптации комплексов растений и опылителей говорит об определённой целостности имеющих сообществ в рамках биоценозов. Всё это в целом открывает большие перспективы в углублённом изучении биологии, экологии и геоэкологии шмелей.

В связи с вышесказанным можно наметить стратегические задачи и направления исследований, которыми необходимо руководствоваться при изучении региональной фауны Шмелиных (и вообще многих групп беспозвоночных):

1. Уточнение и детализация представлений о региональном видовом фонде сообществ на уровне дифференцированного ландшафтно-биотопического анализа населения. Наиболее целостно это может быть решено путём сплошного инвентаризационного картирования видового и численного состава шмелей Удмуртии в масштабной сетке 10x10 км. В пределах каждого квадрата (локальной фауны) осуществляется ранжирование видов по

численности и представленности в различных типах биотопов и экотопов. Подобный подход, например, успешно применяется при изучении региональных фаун шмелей Западной Европы (Williams, 1982).

2. Углублённое исследование модельных биотопических (экологических, элементарных) и локальных фаун. При этом ставится задача не только выявления основных показателей точечного видового разнообразия, но и предполагается установление и оценка параметров видовых экологических ниш, степени их перекрывания и зависимости актуального (наблюдаемого) разнообразия от динамики средовых факторов.

## Глава 5. Охрана и привлечение шмелей

### 5. 1. Комплексный экологический статус вида в регионе как критерий его экологической значимости

Охрана живых объектов в настоящее время является одной из важнейших составляющих работ по инвентаризации биоты и изучению биоразнообразия. Ёмкость и смысловое содержание термина биоразнообразие позволяют рассматривать его как одну из важнейших характеристик и свойств живой природы на всех уровнях её организации. Отражая эмерджентные свойства биосистем (устойчивость, оптимальность и др.) биоразнообразие может являться мерой их проявления, что обуславливает важность сохранения и поддержания полнотности биосистем, как эколого-эволюционных и территориальных единиц природы (Пучковский, 1998; Чернов, 1991).

В связи с всё более возрастающим и многообразным воздействием на природу со стороны человека и стоящими перед биологической наукой задачами по её охране возникает потребность и необходимость в расширении спектра критериев и углублении подходов, которые традиционно используются при географическом и биотопическом анализе регионального видового состава. Это может выражаться в том, что параметры, которые используются при проведении комплексного экологического анализа группы в регионе должны:

1. Определяться экологическими и биологическими потребностями данных организмов, то есть быть таксономически адаптированными.
2. Опираются на подробный экологический анализ данной группы организмов в регионе.
3. Основываться на параметрах видовых популяций или долевого участия вида в составе биотопов, определяющих региональный экологический спектр данной группы организмов.

Подобный подход отвечает, на наш взгляд, естественной диалектике природы. Примером тому может служить взаимодополняющее друг друга типологическое и индивидуальное районирование в ландшафтоведении, ареалографический и географо-генетический анализ в биогеографии и т.д.

Естественно, что комплексная экологическая характеристика конкретной группы организмов должна опираться на высокую

степень её региональной фаунистической изученности, наличии данных по долговременному региональному мониторингу и стационарным популяционным исследованиям.

### 5. 2. Критерии, используемые или возможные к применению при установлении комплексного экологического статуса вида в регионе

Географический. Устанавливает наличие или отсутствие границы вида в регионе. Отдельно группируются виды, находящиеся на северной, южной, западной, восточной границе или их комбинации.

Пространственно-популяционный. Устанавливает территориальный масштаб местообитаний видовых популяций в пределах ландшафта:

- микроландшафтный - территориальный уровень местообитаний видов соответствует ландшафтным фациям или парцеллам растительного покрова;
- мезоландшафтный - территориальный уровень элементарных популяций соответствует рангу ландшафтных урочищ как сопряжённой системы фаций в пределах одной мезоформы рельефа (понижение занятое болотом, остепнённый склон, пойменные гривы и т.д.);
- макроландшафтный – территориальный уровень популяций соответствует типу местности (водораздельному, склоновому, долинному, надпойменно-террасовому, задровому и т.д.) представляющему собой характерное для данной территории сочетание доминантных и субдоминантных урочищ;

Хорологический. Устанавливается на основании дробного хорологического анализа группы в регионе. Целью хорологического анализа является формально-логическое обобщение и типизация региональных ареалов видов, основанное на зонально-ландшафтной неоднородности среды и пространственно-биотопических предпочтениях видов. В частности анализируются ареалы основных типов хорионов видов, с точки зрения занимаемой площади, долевого участия в общей ландшафтной картине, степени фрагментации, присутствующего им уровня видового разнообразия и видовой специфичности.

Фитоценотический. Устанавливает региональный уровень встречаемости характерных растительных сообществ служащих

местообитаниями вида или потенциально пригодных для него: зональные, локальные, редкие, уникальные.

**Трофический.** Устанавливается на основании широты трофических связей вида в регионе:

- монофаги - виды, трофически связанные с одним видом растений.
- олигофаги - виды, трофически связанные с растениями одного семейства.
- полифаги – виды, трофически связанные с растениями различных семейств.

На основании тех же подходов опылители могут быть разделены по широте спектра посещаемых растений: монотрофы, олиготрофы, политрофы.

**Сукцессионный.** Устанавливает связь вида на уровне местообитания с теми или иными сукцессионными и сериальными стадиями характерного растительного сообщества:

- ценофилы - виды тяготеющие к сериальным ценозам и поздним стадиям сукцессии;
- ценоксены – виды характерные только для ранних стадий сукцессии;
- виды соответствующие сукцессионным рядам сообществ, свойственных тем или иным экотопическим условиям а) по увлажнению субстратов: ксеросерийные, мезосерийные, гидросерийные; б) по механическому составу субстратов: псаммосерийные, литосерийные, элювиальные, делювиальные, аллювиальные; в) по богатству элементами питания: эвтрофные, мезотрофные, олиготрофные (Разумовский, 1981).

**Популяционный.** Может оценивать следующие параметры: а) миграционная активность особей в пределах локальной популяции или тип пространственной структуры популяции: оседлый, факультативно-миграционный, факультативно оседлый, миграционный; б) тип динамики численности особей в пределах элементарных популяций: стабильный – имеют место лишь небольшие колебания численности около определённого уровня; продромальный – в отдельные годы наблюдаются выраженные подъёмы численности по отношению к постоянному погодичному; эруптивный – динамика численности характеризуется выраженными колебаниями и резкими изменениями годового уровня встречаемости.

**Уровень распространённости вида в регионе.** Определяется на основании количества выявленных элементарных популяций. Может быть оценен по следующей схеме: 1 - вероятно исчезнувший вид, не

отмечавшийся в течение последних 10 лет; 2 – уникальный, известный в регионе по одной находке в последние 10 лет или известный в виде единственной локальной популяции; 3 - узколокальный, распространён в регионе в виде изолированных локальных популяций в микроландшафтах; 4 – локальный, распространён в регионе в виде локальных популяций в мезоландшафтах; 5 – малочисленный, распространён в регионе в виде популяций в макроландшафтах, имеющих стабильно невысокий уровень численности; 6 – многочисленный, распространён в регионе в виде популяций доминантов и субдоминантов в макроландшафтах.

**Степень подверженности антропогенному воздействию.** Оценивается в регионе на основании уровня численности видовых популяций в микро, мезо и макроландшафтах при различной степени их антропогенной трансформации. На локальном уровне изучения вида (биоценоз) основным является по возможности точная оценка степени антропогенной трансформации местообитаний, устанавливаемая, как правило, на основании фитоценологических параметров (Каплин, 2001). На ландшафтном уровне могут быть использованы процентные показатели трансформации зональной растительности.

В результате комплексного экологического анализа виды ранжируются и группируются с присвоением им определённого регионального созобиологического статуса (Большаков, 1998, 1999):

- исчезнувшие виды;
- угрожаемые виды, находящиеся в критическом состоянии;
- находящиеся под угрозой исчезновения и уязвимые виды;
- потенциально угрожаемые виды, находящиеся в состоянии близком к угрожаемому;
- не угрожаемые виды вызывающие наименьшее опасение (созобиологически индифферентные);

В случае необходимости в снижении субъективности при выработке представлений о природоохранном статусе вида в регионе, для его установления может быть использован так называемый созологический (хорологический) индекс, получаемый суммированием балльных оценок по важнейшим экологическим и хорологическим критериям (Мартыненко, 2000).

### 5. 3. Мероприятия по оптимизации численности популяций и привлечению шмелей

Современный подход к разработке научно обоснованных природоохранных стратегий регионов предполагает важнейшим условием стабильности видов сохранение среды их обитания. Этим же определяется и подход к поддержанию многовидовых сообществ организмов ориентированных на дифференцированное использование экологически значимого для них объёма ресурсов среды. В отношении сохранения устойчивой численности шмелей к основным лимитирующим факторам можно отнести в первую очередь наличие мест гнездования и условий для устойчивого роста сформированных семей. В большой мере эти факторы в настоящее время перешли из ранга биоценотического регулирования в разряд антропогенно-биоценотического. Действительно, стоит сравнить численность и видовое разнообразие шмелей, к примеру, на долинных и лесных лугах с населением шмелей в агроландшафтах с высоким уровнем пасквальной дигрессии, чтобы понять насколько велики наблюдаемые различия. Особенности биологии шмелей таковы, что они, по сравнению со многими другими группами насекомых, зависят от констелляционного воздействия значительной совокупности биоценотических факторов, куда входит возобновление мест гнездования, интенсивность паразитарного фона, состояние и сезонная изменчивость трофической базы и пр. В связи с этим, можно говорить о некоем предельном уровне антропогенной трансформации среды, при котором эффективность любых биотехнических и природоохранных мероприятия становится нецелесообразной или не оправдывает прикладываемых усилий. Известны примеры, когда повышенная ежегодная концентрация поселений шмелей в отдельных резерватах приводила со временем к ослаблению семей за счёт значительно возросшего количества эктопаразитов. Агроценотические же мероприятия, рассчитанные на поддержание кормовой базы шмелей в преобразованных ландшафтах часто признаются бесполезными за счёт необратимой потерей данной группой численных позиций среди опылителей. Наиболее критическая ситуация в этом отношении в Удмуртии сложилась на наш взгляд в сельскохозяйственно освоенных южных районах. Каковы же пути решения данных проблем?

В нашей стране нарабатан достаточно богатый теоретический и практический опыт по регулированию популяций опылителей и шмелей в частности. Основные направления работ, способствующих поддержанию и усилению популяций опылителей, касаются:

1. Ограничения режима природопользования (в первую очередь сенокосения и выпаса) на отдельных участках с приданием им статуса микрозаказников.

2. Осуществления биотехнических мероприятий по увеличению плотности поселений шмелей путём создания шмелепасек.

С опытом работы в русле прикладного шмелеведения можно познакомиться в замечательных книгах В. С. Гребенникова (1984, 1990) и работах Н. Р. Богатырёва (1990, 2001). Можно предложить и третий путь: выработку региональной программы по сохранению и усилению популяций опылителей, разработка и реализация которой имеет важное природоохранное, теоретическое и практическое значение и невозможна без координации усилий учёных и сельскохозяйственных работников.

### 5. 4. Охрана шмелей

Существуют две основные формы охраны видов - территориальная и экстерриториальная. Территориальная охрана видов и их сообществ реализуется в создании различных форм особо охраняемых природных территорий (ООПТ), отличающихся по целям, задачам и функциям. В соответствии с ними реализуется определённый уровень охраны природы (полное заповедание, ограниченное природопользование и т.д.), отвечающий занимаемой ООПТ площади и установленным режимам ограничения в них человеческой деятельности (Реймерс, Штильмарк, 1978). Основной формой экстерриториальной охраны видов является создание Красных книг.

Согласно статусу, Красная книга в России является государственным документом, обеспеченным законодательным актом Правительства Российской Федерации. Внесённые в неё виды сразу оказываются в зоне особого законодательного права, предполагающего особую регламентацию их использования, обязательное принятие по отношению к ним особых дополнительных мер по сохранению и восстановлению. С другой стороны, не последней целью создания Красных книг является пропаганда идей по охране природы среди различных слоёв населения. В настоящее

время широкое распространение в России получило движение по составлению и правовому обеспечению региональных списков редких и исчезающих видов организмов. Они служат важным дополнением к Красной книге Российской Федерации и позволяют эффективно координировать природоохранную деятельность на межрегиональном уровне.

С момента создания Красных книг шмели всегда оказывались в перечне охраняемых видов, что является показателем высокого внимания ученых к этой группе насекомых (см. табл. 5)

Таблица 5

**Видовая представленность шмелей в Красных книгах и перечнях охраняемых видов организмов различных территорий**

Виды	Красные книги и прочие списки охраняемых видов организмов								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>B. (St.) fragrans</i> Pall.	*	*		*	*	*	*		*
<i>B. (Mg.) czerskii</i> Skor.	*								
<i>B. (Ag.) masrtucatus</i> Ger.	*								
<i>B. (Th.) muscorum</i> L.	**	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>B. (Th.) ruderarius</i> Mull									
<i>B. (Th.) sylvarum</i> L.			*		*				
<i>B. (Th.) schrencki</i> F. Mor.	**	*		*	*			*	*
<i>B. (Th.) subbaicalensis</i> Vogt	**	**		*	*			*	
<i>B. (Mg.) ruderatus</i> F.	**	*		*	*		*	*	*
<i>B. (Rh.) pomorum</i> Panz.	**	*	*	*	*	*	*		
<i>B. (Ls.) maculidorsis</i> Skor.		*		*	*				*
<i>B. (Kl.) soroensis</i> F.									
<i>B. (Pr.) modestus</i> Ev.	**	*	*		*			*	*
<i>B. (Pr.) jonellus</i> Kirby		**		*	*				
<i>B. (s. str.) sporadicus</i> Nyl.	**	*	*	*	*			*	*
<i>B. (s. str.) patagiatus</i> Nyl.		*	*	*	*				

Продолжение табл. 5

<i>B. (Cu.) cullumanus</i> Kirby	**	*			*	*	*	*	*	*
<i>B. (Cu.) semenoviellus</i> Skor.						*				
<i>B. (Ml.) sichelii</i> Rad.					*	*				
<i>B. (Th.) humilis</i> Ill.						*				
<i>B. (Ml.) consobrinus</i> Dahl.		**			*	*				
<i>B. (Th.) tristis</i> Seidl			**			*				
<i>B. (Rh.) armeniacus</i> Rad.					*		*	*		
<i>B. (Mg.) argillaceus</i> Scop.	**						*	*	*	
<i>B. (Kl.) proteus</i> Ger.							*	*		
<i>B. (Ls.) laesus</i> F. Mor.							*	*		
<i>B. (Cf.) paradoxus</i> Dalla Tore							*			
<i>B. (Cf.) confusus</i> Schenck							*			
<i>B. (Pr.) pratorum</i> L.							*			

Примечание: \* - вид находящийся в Красной книге; \*\* - вид внесённый в Приложение к Красной книге (список объектов нуждающихся в особом внимании). 1 – Красная книга Российской Федерации; 2 – Красная книга Удмуртской Республики; 3 – Красная книга Кировской области; 4 – Красная книга Республики Татарстан; 5 – Красная книга Московской области; 6 – Красная книга Саратовской области; 7 – Красная книга Ростовской области; 8 – Красная книга Смоленской области; 9 – Европейский Красный список. Приложение 2 Бернской конвенции.

Первоначальный список охраняемых видов организмов на территории Удмуртии, опубликованный в 1988 г. (Редкие и исчезающие..., 1988) включал 5 видов шмелей: *B. (Th.) muscorum* L., *B. (Mg.) ruderatus* F., *B. (s. str.) sporadicus* Nyl., *B. (Pr.) modestus* Ev., *B. (Th.) schrencki* F. Mor. В Красную книгу Удмуртской Республики, вышедшую в 2001 г. (Красная книга..., 2001) помимо указанных видов вошли: *B. (Ls.) maculidorsis* Skor., *B. (Cu.) cullumanus* Kirby, *B. (St.) fragrans* Pall. Список видов шмелей второй редакции Красной книги Удмуртской Республики, утверждённой в 2006 г. расширен такими видами как *B. (Rh.) pomorum* Panz. и *B. (s. str.) patagiatus* Nyl.

## 5. 5. Распространение, встречаемость и необходимые мероприятия по изучению популяций шмелей охраняемых на территории Удмуртии

**Шмель пятноспинный - *B. (Ls.) maculidorsis* Scor.** Категория 3. Редкий вид. На территории республики проходит северная граница распространения этого температурного вида. В настоящее время вид обнаружен только в южной половине республики на территории Малопургинского, Сарапульского, Кизнерского и Граховского районов. Всюду отмечается как редкий вид с низкой встречаемостью. Встречается на суходольных и опушечных разнотравно-злаковых остепнённых лугах. Необходим поиск мест повышенной встречаемости вида с целью выяснения биотопических предпочтений и установления подверженности популяций антропогенным нагрузкам (выпас, сенокосение, фрагментация биотопов).

**Шмель моховой - *B. (Th.) muscorum* L.** Категория 3. Редкий вид. Территория республики полностью входит в ареал распространения этого полизонального вида, однако подавляющее большинство находок сделано в южной половине республики до широты г. Ижевска. Выявлен в Завьяловском, Малопургинском, Алнашском, Сарапульском, Каракулинском и Камбарском районах. По характеру встречаемости может быть назван немногочисленным и редким видом. Тяготеет к открытым биотопам: долинным, суходольным лугам, изредка отмечался на пустошных лугах в сосновых лесах. Необходимо уточнение распространения вида, особенно в северной половине республики, с установлением экологических параметров участия в различных парцеллярных и локальных фаунах шмелей.

**Шмель Шренка - *B. (Th.) schrencki* F. Mor.** Категория 3. Редкий вид. Территория республики полностью входит в ареал распространения этого широколесного и бореального вида. Более обычен в северной половине республики. По характеру региональной встречаемости может быть назван немногочисленным и спорадическим. Лесной вид, тяготеющий к высокотравным опушечным и лесным лугам в пределах лесных зональных биотопов. Обширных открытых пространств выраженно избегает. Необходимо уточнение распространения вида в южной половине республики с оценкой влияния на его популяции трансформации зональной лесной растительности и фрагментации биотопов. Перспективно исследование трофических связей шмеля Шренка в лесных биотопах.

**Шмель щебневый - *B. (Mg.) ruderatus* F.** Категория 3. Редкий вид. На территории республики проходит северная граница распространения этого суббореального вида. В настоящее время неотложной задачей является установления характера обитания вида на территории республики в связи с крайне ограниченным количеством находок. Возможен пересмотр статуса вида с изменением категории «редкий вид» на «сокращающийся в численности» или «находящийся под угрозой исчезновения». В этой связи требуется детальное исследование подходящих для обитания этого вида биотопов (остепнённые луга, долинные комплексы) в южных районах республики путём выборочных проб фауны.

**Шмель плодовый - *B. (Rh.) pomorum* Panz.** Категория 3. Редкий вид. На территории республики проходит северная граница распространения этого суббореального вида. Как редкий и спорадически встречающийся вид отмечен на территории Завьяловского, Сарапульского, Каракулинского, Алнашского и Кизнерского районов. Выражено тяготеет к богатым разнотравно-злаковым остепнённым опушечным лугам. Требуется выяснение параметров антропогенной нагрузки в местообитаниях вида обеспечивающих стабильное существование его популяций.

**Шмель степной - *B. (St.) fragrans* Pall.** Категория 2. Сокращающийся в численности вид. На территории республики проходит северная граница распространения этого суббореального вида. Известен с крайнего юга Удмуртии – Кизнерский и Алнашский районы. Все находки вида приурочены к склоновым суходольным и опушечным лугам в долинах рр. Кама и Вятка. Неотложными задачами, стоящими в русле природоохранных работ по этому занесённому в общероссийскую Красную книгу виду являются: получение достоверных данных о численности вида и его популяционных особенностях, установление численности самок в весенний период, изучение особенностей гнездования, выявление трофических предпочтений и пр. Обязательным является оценка имеющегося уровня антропогенной нагрузки в характерных местообитаниях вида. Желательна тщательная паспортизация мест обитания с возможностью придания им статуса энтомологического памятника природы местного или республиканского уровня.

**Шмель скромный - *B. (Pr.) modestus* Ev.** На территории республики проходит южная граница распространения этого таёжного вида. Имеются единичные находки на территории Ярского,

Игринского и Якшур-Бодьинского районов. Вид тяготеет к разнотравно-злаковым опушечным лугам лесов южнотаёжного облика. Необходимо уточнение распространения вида по всей территории республики с установлением мест повышенной встречаемости путем выборочных проб фауны. В местах обитания вида требуется изучение особенностей гнездования, численности семей и трофических связей. Возможно изменение статуса «редкий вид» на «сокращающийся в численности».

**Шмель спорадичный - *B. (s. str.) sporadicus* Nyl.** На территории республики проходит южная граница распространения этого таёжного вида. Как редкий и немногочисленный достоверно отмечен лишь на территории Ярского района. В фуражировочном отношении тяготеет к переувлажнённым опушечным и лесным лугам. Необходимо уточнение распространения вида на территории республики путем подробного изучения подходящих для обитания биотопов, в первую очередь долинных лесных лугов по малым и средним рекам. Совершенно невыясненными остаются особенности гнездования, численного состава семей. Трофические предпочтения при фуражировке. Возможен пересмотр статуса вида с изменением категории «редкий вид» на «сокращающийся в численности» или «находящийся под угрозой исчезновения».

**Шмель окаймлённый - *B. (s. str.) patagiatus* Nyl.** На территории республики проходит южная граница распространения этого таёжного вида. Как редкий и немногочисленный вид отмечен на территории Ярского и Балезинского районов. В фуражировочном отношении тяготеет к злаково-разнотравным опушечным лугам. Необходимо уточнение распространения вида на территории республики путем подробного изучения подходящих для обитания биотопов, в первую очередь долинных лесных и опушечных лугов. Невыясненными остаются особенности гнездования и численного состава семей.

**Шмель пластинчатозубый - *B. (Cu.) cullumanus* Kirby** На территории республики проходит северная граница распространения этого суббореального вида. Как редкий и немногочисленный отмечен на территории Малопургинского, Сарапульского, Каракулинского, Алнашского и Камбарского районов. В биотопическом отношении тяготеет к разнотравно-злаковым остепнённым и опушечным лугам. Требуется изучение уровня антропогенной нагрузки в местах

обитания вида отвечающего поддержанию стабильности его популяций.

Помимо указанных видов в Приложение к Красной книге Удмуртской Республики (так называемый «Тревожный список») внесены виды, отличающиеся общей спорадичностью распространения, невысоким или низким уровнем локальной численности в связи с чем, они должны находиться в одном поле внимания наряду с уже охраняемыми видами: *B. (Ml.) consobrinus* Dahl., *B. (Th.) subbaicalensis* Vogt, *B. (Pr.) jonellus* Kirby.

Задачи, которые в первую очередь ставятся при изучении видов внесённых в Приложение к Красной книге это: уточнение распространения видов на территории республики с установлением биотопических и ландшафтных связей; выяснение спектра ценотических связей (трофическая, консорциальная специализация); установление степени подверженности антропогенному воздействию и тд.

Наиболее целесообразной формой охраны шмелей на территории Удмуртии в настоящее время является изучение их разнообразия и экологических связей в пределах особо охраняемых природных территорий различного масштаба, к которым относятся национальные и природные парки, заказники и памятники природы (Особо охраняемые..., 2002). Территориальный масштаб локальных популяций насекомых, и в том числе поселений шмелей, их выраженная консорциальная и биотопическая специализация и природоохранный статус позволяют активно использовать данную группу организмов при выделении, мониторинге и паспортизации ООПТ.

## Глава 6. Сообщества шмелей в преобразованной и городской среде

### 6. 1. Основные тенденции изменения населения шмелей в условиях антропогенной динамики ландшафтов

Существенное количество работ по изучению Шмелиных в настоящее время посвящено особенностям их экологии и существования в изменённых человеком ландшафтах и средах (Ефремова, 1986; Мельцер, Соромятин, 1998; Еремеева, 2002; Ясюкевич, Семёнов, 2005). Масштабность процессов преобразования среды в европейских странах, по-видимому, позволяет говорить о существовании на значительной доле их территорий лишь квазиприродных сообществ шмелей, отличающихся повышенной унифицированностью видового состава за счёт нивелирования внутриландшафтных различий населения. В связи с этим изучение особенностей регионального разнообразия Шмелиных в существенной степени должно быть ориентировано на установление принципиальных закономерностей и особенностей формирования их видовой структуры в преобразованных ландшафтах и сравнению полученных результатов с зональными типами сообществ. Подобный подход ориентирован не только на охрану видов, но и позволяет в определённой степени прогнозировать общие изменения фауны на уровне природных зон и регионов.

В настоящее время предложено достаточно большое количество подходов позволяющих оценивать состояние популяций и общее отношение организмов к градиенту трансформации среды их обитания. Достаточно обобщающей на наш взгляд является схема реакций организмов на преобразование среды предложенная Н. А. Хомяковым (1988). Она предполагает выделение следующих сукцессионно-динамических групп организмов:

Эванесценты – виды зональных биотопов, практически полностью исчезающие при их антропогенном преобразовании.

Декресценты – виды зональных биотопов, уменьшающие свою численность при их преобразовании.

Акресценты – виды, численность которых достоверно возрастает при преобразовании зональных биотопов.

Интранты – виды, отсутствующие в зональных типах биотопов и свойственные лишь преобразованным ландшафтам.

Резистенты – виды, численность которых не испытывает достоверных изменений при преобразовании зональных типов сообществ.

Данная схема может трактоваться по-разному: на зонально-региональном уровне она отражает исторически сложившуюся систему ландшафтно-биотопических групп организмов; на локальном – служит результатом актуальных процессов антропогенной динамики сообществ. Необходимо отметить, что основой отнесения организмов к той или иной сукцессионно-динамической группе в первую очередь служат численные соотношения видов на том или ином сложившемся средовом фоне.

По отношению к фауне Шмелиных юга лесной зоны, и территории Удмуртии в частности, к эванесцентам можно отнести всех представителей хвойнолесной и большинство представителей широколесной ландшафтных групп, декресцентами являются представители лесо-луговой ландшафтной группы, к акресцентам относятся представители лугово-лесной и интразональной ландшафтных групп, интрантами являются представители остепнённо-луговой ландшафтной группы.

Исследования населения шмелей на территории Удмуртии позволяют выделить следующие антропогенно обусловленные тенденции динамики фауны:

- снижение встречаемости и возможно полное исчезновение большинства видов хвойнолесной биотопической группы в южной половине республики. Так в полосе широколиственно-хвойных лесов республики существенно сократили свою численность или не отмечаются в настоящее время такие виды как *B. (Th.) schrencki* F. Mor., *B. (Th.) subbaicalensis* Vogt, *B. (Pr.) modestus* Ev., *B. (s. str.) sporadicus* Nyl., *B. (s. str.) patagiatus* Nyl.

- расширение регионального ареала таких видов лесо-степной биотопической группы как *B. (Cf.) confusus* Schenck, *B. (s. str.) terrestris* L., *B. (Rh.) pomorum* Panz. Данные виды, отмечаемые в конце 20 века лишь в южных районах республики, в последние годы стали регистрироваться или заметно повысили свою численность и в её центральных районах.

- снижение общей численности населения Шмелиных в антропогенно преобразованных ландшафтах южной половины республики.

Исследования локальных фаун Шмелиных в различных районах республики показали, что наиболее высокая численность данной группы насекомых достигается при невысоком или умеренном уровне преобразования зональной лесной растительности, выражающемся в закономерно обусловленном сочетании лесных массивов и лугов различного типа. Данные природные условия, по-видимому, во многом отвечают естественной мозаике девственных биотопов и эволюционно-историческим экологическим условиям оформления многих видов и соответствующих видовых комплексов шмелей. В условиях же когда существенную долю ландшафтного фонда составляют селитебные участки и агрофитоценозы, а площадное участие высокотравных лугов и лесов не обеспечивает полноты ресурсной базы для поддержания популяций на ландшафтном уровне происходит, необратимое или выраженное снижение как видового, так и численного состава данной группы насекомых. В этих условиях особенно важна задача выявления и сохранения растительных комплексов тех ландшафтных образований, которые отвечают условиям обитания квазиполночленно-видовых сообществ шмелей, что формально и решается при создании ООПТ локального уровня.

## **6. 2. Особенности формирования населения шмелей в пределах крупных городских агломераций**

К особому типу антропогенных сред относится среда крупных городов, отличающаяся выраженной мозаичностью и неоднородностью своей территории в биотопическом, антропогенном, антропическом и историческом отношениях. Тесная связь Шмелиных с почвой как ярусом гнездования и зимовки и фитоценозом как трофической базой существенно снижает адаптационные возможности данной групп к устойчивому обитанию в городских условиях. Основными лимитирующими факторами, ограничивающими возможности к обитанию Шмелиных в городе выступают:

1. Ограниченность подходящих территорий (биотопов), определяющих возможность образования устойчивых поселений шмелей.

2. Неполночленность городских биоценозов, определяющая неустойчивость возобновления условий для гнездования (в первую очередь для подземно гнездящихся видов).

3. Высокая интенсивность ведения зелёного хозяйства в городских условиях. Механизированное кошение дерна на газонах и в скверах приводит к массовой гибели гнёзд поверхностно гнездящихся видов. Массовый сбор и сжигание листвы и подстилки в весенний и осенний периоды затрудняют условия и возможности к построению гнёзд и зимовке самок шмелей за счёт более глубокого промерзания почвы.

4. Неустойчивость и неполноценность кормовой базы шмелей. Определяется существенной видовой обеднёностью городских фитоценозов, травянистый ярус которых формируется преимущественно злаками. Высаживаемые ежегодно декоративно-цветочные культуры не решают проблемы поддержания трофической базы шмелей, поскольку в большинстве своём мало пригодны для их питания. Имеющиеся же в распоряжении опылителей кормовые растения, как правило, имеют низкую встречаемость и выраженную спорадичность размещения.

5. Не последнюю роль в снижении плотности поселений шмелей в урбосреде играет гибель их на автомагистралях. Наши наблюдения показывают, что она особенно высока в весенний период, когда самки-основательницы заняты поиском мест для гнездования, активно перемещаясь между различными биотопами.

Всё это приводит к тому, что самоподдерживающимися в городской среде являются лишь поселения шмелей экстенсивно эксплуатируемых городских территорий (рудеральные биотопы) - пустырей, городских окраин, лесопарков, неудобий и т.д. Население же шмелей на большей части селитебной и промышленной зон поддерживается за счёт ежегодного пополнения из зоны новейшего города и пригорода.

В отношении представленности в городской среде шмелей различных по региональной встречаемости и сукцессионно-динамическому статусу, то выраженной тенденцией является участие в урбосообществах в первую очередь регионально константных видов из групп интрантов, акресцентов и декресцентов при полном отсутствии эванесцентов.

На основании видовых реакций шмелей на условия городской среды они могут быть разделены на следующие группы (Ефремова, 1986):

Урбофобы – избегающие или достоверно снижающие свою численность в городских и крупных селитебных территориях виды. Отличаются преимущественно поверхностным гнездованием. К этой группе на территории юга лесной зоны могут быть отнесены такие виды как *B. (Th.) veteranus* F., *B. (Th.) humilis* Ill., *B. (Th.) sylvarum* L., *B. (Th.) ruderarius* Mull., *B. (Cu.) semenoviellus* Skor. Среди подземногнездящихся видов к урбофобам относятся *B. (St.) distinguendus* F. Mor., *B. (Ml.) lapidarius* L., *B. (Mg.) hortorum* L., *B. (St.) subterraneus latreillellus* Kirby, *B. (Ml.) sichelii* Rad, *B. (Pr.) pratorum* L.

Урботолеранты – виды, численность и удельная доля которых в сообществах в городской среде не испытывает заметных изменений по сравнению с фоновыми сообществами (биотопы зонального облика). К этой группе повсеместно относятся *B. (s. str.) lucorum* L. и *B. (Th.) pascuorum* Scop. и в меньшей степени *B. (s. str.) terrestris* L.

Урбофилы или факультативные синантропы – виды, численные позиции которых в урбаносреде заметно выше, нежели в фоновых условиях. К этой группе относится *B. (Pr.) hypnorum* L., способный активно заселять надземные убежища в различного рода строениях.

Указанные тенденции приводят к тому, что в центральной части крупных городов сообщества шмелей могут быть отнесены к типу моно или олигодоминантных акресцентно-интрантных, что говорит о крайней степени перестройки их видовой структуры по сравнению с зональными сообществами.

## Глава 7. Методическая часть

### 7. 1. Определение Шмелиных

Изучение любой группы организмов всегда начинается с установления видовой специфики, поскольку вид является основной эколого-генетической единицей природы. Для определения шмелей и шмелей-кукушек Удмуртии нами были адаптированы тезы хорошо себя зарекомендовавшего стандартного определителя насекомых Европейской части СССР (Осыпчук и др., 1987). Определитель и основные поясняющие моменты помещены в соответствующей части методического пособия (см. Приложение 1).

### 7. 2. Методы сбора Шмелиных

Отбирая в природе любые биологические объекты, исследователь всегда должен понимать, что тем самым он вольно или невольно приносит ей вред. Поэтому очень важно использовать такие подходы к изучению организмов, которые по возможности минимизировали или исключали бы необходимое отрицательное воздействие. Сбор и изучение живых организмов не является самоцелью, а должно в итоге способствовать развитию личности, повышению её ответственности перед Природой как за свою, так и за общечеловеческую деятельность.

Отлов шмелей и шмелей-кукушек для определения и составления коллекции производится стандартным энтомологическим сачком. Ни в коем случае массовый отлов шмелей не должен производиться в весеннее - раннелетнее время, поскольку в данном случае губятся самки-основательницы. В этот период производятся визуальные наблюдения за шмелями или возможно их мечение. Поскольку Шмелиные относятся к жалящим перепончатокрылым, то при извлечении пойманного шмеля из сачка предварительно можно слегка оглушить его щелчком пальца. После этого насекомое свободно извлекается из сачка и помещается в морилку. Для успешного определения и составления типовой рабочей коллекции шмелей и шмелей-кукушек необходимо сохранение окраски и структуры волосяного покрова. Избежать овощения, ожиривания и слипания волосков шмелей в морилке не всегда удаётся, поэтому в первую очередь необходимо следить за количеством морящего

состава в морилке. Кроме того, ни в коем случае не следует пренебрегать помещением в неё фильтровальной бумаги, служащей для ограничения внешнего контакта насекомых между собой и устранения избытка влаги.

После замаривания шмелей необходимо вовремя извлечь их из морилки, слипшиеся волоски дополнительно «расчесать» плотной кисточкой №№ 3-5 и, либо разложить собранных насекомых на энтомологический матрасик, либо наколоть и этикетировать. Правильное и тщательное этикетирование собранного материала является достоверной основой его фаунистической и экологической интерпретации и включает следующие пункты: административно-территориальная единица (республика, область и т.д.), административный район в пределах административной единицы, где были проведены сборы, ближайший географический пункт, дата сборов, краткое название биотопа, авторство лица собравшего данный экземпляр. После определения на второй этикетке подколотой к экземпляру насекомого указывается его систематическое название. Небольшой видовой состав локальных фаун шмелей и выраженные визуальные отличия в окраске позволяют достаточно быстро изучить «в лицо» всех представителей и ограничиваться лишь эпизодическим отловом отдельных интересных особей.

### 7. 3. Понятие локальной фауны и его применение при исследовании разнообразия Шмелиных

При изучении видового состава и населения организмов какой-либо местности, всегда необходимо понимать, с каким территориальным и факториально-экологическим уровнем среды имеет дело исследователь. Иерархичность геосистемной (экоотопической) организации среды и взаимосвязь с ней популяционной организации биоты определяет наличие следующих основных территориальных уровней её оценки, используемых при изучении регионального биоразнообразия:

- внутриландшафтный (микро и мезоэкоотопический)
- ландшафтный (мезо и макроэкоотопический)
- региональный (мегаэкоотопический)

В настоящее время в синэкологии активно используется терминологическая база категорий разнообразия организмов,

предложенная Р. Уиттекером (1980). Категории или уровни разнообразия разделены на две группы:

-инвентаризационное разнообразие или мера качественного и количественного состава жизни в пределах однородной по какому-либо параметру среды

-дифференцирующее разнообразие как мера неоднородности качественного и количественного состава жизни в пределах определённого уровня среды

Показатели инвентаризационного разнообразия:

α – точечное разнообразие в пределах небольших проб или однородного биотопа (растительного сообщества)

γ – ландшафтное биоразнообразие или биоразнообразие взаимосвязанных в пространстве местообитаний (катена, тип местности, ландшафтный район)

ε – региональное или зональное биоразнообразие

Показатели дифференцирующего разнообразия:

β – мозаичное разнообразие или степень дифференцированности разнообразия между биотопами (местообитаниями) в пределах однородного ландшафта или взаимосвязанных в пространстве местообитаний (катены)

δ – географическая дифференциация биоразнообразия в системе зонально-поясных биомов

Сложность и структурированность ландшафта, включающего совокупность различных по масштабу сообществ, требует использования дополнительных понятий или методологических подходов к анализу биоразнообразия в его пределах. В этой связи, можно обратиться к хорошо зарекомендовавшей себя методологической базе, созданной в русле развития одного из направлений ботаники - сравнительной флористики.

Основным понятием, которым оперирует сравнительная флористика, является флора, понимаемая как иерархически дифференцированная система популяций всех видов растений, населяющих данную территорию (Юрцев, 1982). Высшим территориальным рангом флоры в пределах зонального (подзонального, полосного) выдела данного региона является ботанико-географический район. Изучение флористического разнообразия ботанико-географических районов охватывающих, например, в Удмуртии тысячи км<sup>2</sup> (Баранова, 2002) и производится путём выборочного обследования территорий так называемых

конкретных флор. Требованию соблюдения однородности территории конкретной флоры (в пределах неё не должно проходить ни одной крупной ландшафтной границы) отвечает её соответствие рангу индивидуального ландшафта или вида ландшафта. Конкретные флоры, как объединения флористических комплексов всех типов экотопов существующих в данном ландшафте, имеют большое протяжение (сотни км<sup>2</sup>) и, как правило, достаточно гетерогенны по своей экотопологической и фитосоциологической природе. В связи с этим широкое практическое применение во флористических исследованиях нашёл метод локальных флор.

Под локальной флорой понимается флора достаточно компактных территорий (для лесной зоны это, как правило, порядка 10 км в радиусе от географического пункта), представляющих основное разнообразие парциальных или элементарных флор в окрестностях определённого географического пункта. Изучение локальных флор объективно сопоставимо с силами исследователя (или группы исследователей) и включает два основных этапа:

1. Маршрутный осмотр всех типов экотопов (местообитаний) с выявлением их встречаемости в окрестностях данной локальной флоры. Упор делается как на выявление типичных и константных местообитаний, так и редких и уникальных.

2. Выявление полного видового состава растений на каждом типе и классе экотопов.

3. Установление ареал-минимума или пространственного объёма данной локальной флоры. В связи с относительной дискретностью крупных топо-хорологических единиц биоты устанавливаемый видовой состав данной локальной флоры по мере его выявления приближается к некоему предельному уровню. На этом основании, а так же при появлении несвойственных изучаемой локальной флоре константных (имеющих регулярный уровень встречаемости) видов растений или растительных сообществ на типичных местообитаниях судят о границе локальной флоры.

Элементарными флорами на уровне локальных флор являются парциальные флоры, как естественные флоры любых экологически своеобразных подразделений ландшафта: фитоценозов, биотопов и их естественных пространственных сочетаний (урочищ) или типов местностей.

Однозначность зависимости фауны от фитоценотического (ландшафтного) окружения создаёт объективную основу широкого

применения данного понятийного аппарата и при исследовании животного населения и в частности беспозвоночных (Чернов, 1975; Чернов, Пенёв, 1993; Есюнин, Ефимик, 1994; Penev, 1997; Козырев и др., 2000; Татаринев, Долгин, 2001; Болотов, Подболоцкая, 2003).

Таким образом, под локальной фауной какой-либо группы организмов понимается совокупность биоценотических, биотопических и других внутриландшафтных (парциальных, элементарных) фаун, объединяемых в окрестностях какого-либо географического пункта. Низшей единицей соподчинённой топологической системы фауны выступает элементарная фауна, выделяемая на основании биотопической (фациальной) однородности изучаемых местообитаний. Понятие конкретной фауны может применяться по отношению к фаунам крупных естественных ландшафтных единиц на уровне физико-географических районов, орографических единиц и природно-исторических регионов.

Методологической основой использования метода локальных фаун является направленность на выявление полного видового разнообразия изучаемой группы организмов, что в итоге позволяет связывать состав характеризуемого таксоценоза с основными ландшафтными параметрами среды. В связи с этим территория локальной фауны должна характеризоваться единством физико-географической (ландшафтной) основы и биогеографического статуса (Козырев и др., 2000). Это предполагает, что прежде чем начинать исследование необходимо удостовериться в ландшафтной гомогенности данной территории в смысле её нахождения в пределах одного индивидуального ландшафта или, по крайней мере, вида ландшафта. Сама организация исследований, особенно осуществление её первого этапа - установления экотопического спектра территории, невозможна без наличия и изучения соответствующего средне и крупномасштабного картографического материала масштаба 1:100 000, 1:50 000 или 1: 25 000.

В том случае если долговременных исследований на определённой территории не планируется, можно ограничиться методом выборочных проб биоты, когда, допустим, на дневном маршруте изучается видовой состав организмов на пространственно взаимосвязанной группе биотопов. Подобный метод активно применяется во флористике и фаунистике для выяснения ситуации в не изученных ранее районах. Даже в ходе него опытный исследователь может достаточно объективно оценить параметры

разнообразия биологических объектов в данной точке и установить перспективность дальнейшего продолжения исследований.

#### 7. 4. Оценка видового разнообразия Шмелиных в элементарных и локальных фаунах

Важнейшим показателем видового разнообразия является видовой состав и численность организмов. Учёт и оценка численности позволяют выявить многие экологические и фаунистические параметры изучаемой совокупности организмов, поэтому ни когда не стоит пренебрегать подсчётом численности организмов. Выявление абсолютной численности организмов в рамках определённого естественного выдела среды объективно невозможно, поэтому обычно в пределах исследуемого биотопа определяется численность организмов на нескольких модельных (пробных) площадках. По среднему значению полученных на площадках данных и судят о тех или иных численных параметрах исследуемой совокупности видов. Одним из важнейших условий получения объективной картины численного состава организмов, и, соответственно, экологической информации является минимизация субъективности при учёте. Несмотря на выработку общих требований по учёту различных групп организмов избежать субъективности в полевых исследованиях сложно, да и не всегда требуется абсолютная точность на этапе сбора материала. Необходимо понимать, что любой экологический эксперимент (например, учёт организмов) объективно неповторим, что отвечает выраженной стохастичности организации биосистем низкого ранга и динамике средовых факторов в целом. Важнейшее значение при этом имеет опыт и навык исследователя, приобретение которого есть дело времени и заинтересованности в решении поставленных задач.

При исследовании элементарных фаун шмелей используется прямой метод определения численности: метод безвыборочного отлова и визуальный подсчёт. Несмотря на кажущиеся преимущества первого метода, оба из них страдают определённым субъективизмом поэтому, при определённом навыке, данные, полученные обеими методами вполне сравнимы. Однако ущерб от вылова и уничтожения таких крайне полезных для природы организмов как шмелей, ни в какой мере не компенсируется полученными «объективными» данными. С другой стороны, навыки в определении шмелей в

полевых условиях используемые при визуальном учёте формируются и закрепляются значительно быстрее.

Учёт шмелей обычно производится на транссектах длиной 50-100 метров, которые закладываются в пределах однородного по характеру растительности биотопа. От правильности расположения учётной площадки с точки зрения однородности биоценологических условий во многом зависит интерпретируемость полученных данных. В связи с различием в температурных предпочтениях шмелей при фуражировке, оптимальным временем учёта, отвечающим наиболее полному динамическому составу шмелей, являются утренние (10-12 часов) и предвечерние часы (17-19 часов). При переменной облачности и средней температуре воздуха, дневная депрессия численности шмелей выражена неярко и временные сроки учёта можно видоизменять. Учёт, проводимый в разгар дня при высокой температуре воздуха (выше 28°C) может давать существенный недоучёт видов как за счёт их невысокой динамической плотности и высокой активности. При учёте шмелей встреченные особи видов заносятся в блокнот, где могут быть вписаны названия потенциально возможных или уже известных в биотопе видов. Оптимальная продолжительность учёта может составлять от 0,5 до 1 часа, в течении которых, исследователь находится на учётной площадке. В связи с высокой активностью шмелей при фуражировке, вероятность повторных встреч уже учтённых особей относительно невысока, а получаемый «переучёт» плотности компенсируется более точным выявлением видового состава за счёт встреч видов с низким обилием. К тому же при исследованиях парциальных фаун важнейшее значение в итоге имеет не сама численность, а соотношение обилия отдельных видов.

Характеристика элементарной фауны предполагает обязательную оценку растительности биотопа. При этом должно быть проведено стандартное геоботаническое описание, рекомендуемое для данного типа растительности, с выделением ассоциаций или групп ассоциаций, свойственных данной растительной формации. Особенное внимание требуется обратить на видовой состав трав, сопроводив виды растений оценкой их численного обилия.

Существенное значение для получения объективной картины по видовому составу элементарных фаун имеет повторность учётов, дающая при усреднении наиболее достоверный результат. Если предполагаются стационарные изучения локальной фауны, то

значительный объём информации может быть получен при сезонном сроке работы. При этом повторность учётов шмелей в данной элементарной фауне должна быть не реже двух-трёх раз в неделю, при минимальной в течение одной-двух недель. Единовременные или двух-трёх разовые учёты (пробы фауны) в каком-либо биотопе в большинстве случаев дают либо переучёт, либо недоучёт редких видов установление достоверной численности которых, как правило, имеет важнейшее значение при оценке разнообразия.

После проведения достаточного количества учётов и отсутствии в повторностях новых видов исследователь получает выборку данных, в которой просуммировано всё количество особей каждого встреченного вида. Полученная выборка подвергается ранжированию видов в порядке возрастания их обилия. Важным показателем разнообразия является распределение видов по обилию, которое отражает установившиеся в сообществе параметры численного соотношения видов при определённом уровне воздействия внешних средовых (лимитирующих) факторов.

При изучении локального разнообразия организмов хорошо себя зарекомендовали ограниченные сверху логарифмические шкалы относительного обилия:

Четырёхбалльная линейная шкала относительного обилия предложенная Л. Г. Сысолетиной (1971).

- 1 балл - очень редкие виды:  $> 0,5\%$  от общей численности
- 2 балла - редкие виды:  $0,5 - 1,9\%$  от общей численности
- 3 балла - обычные виды:  $2 - 10\%$  от общей численности
- 4 балла - массовые виды:  $< 10\%$  от общей численности

Пятибалльная логарифмическая шкала относительного обилия предложенная Ю. А. Песенко (1982).

- 1 балл – редкие виды:  $0 - 2\%$  от общей численности
- 2 балла – малочисленные виды:  $2 - 6\%$  от общей численности
- 3 балла – обычные виды:  $6-16\%$  от общей численности
- 4 балла – многочисленные виды:  $16 - 40\%$  от общей численности
- 5 баллов – доминирующие виды:  $40 - 100\%$  от общей численности

В случае если разнообразие в сообществе зависит от большого количества факторов случайным образом взаимодействующих между собой (что, как правило, наиболее часто встречается на практике), то наблюдается нормальное распределение изучаемой переменной. При этом графическая зависимость между числом видов и их

численностью (классами численности) в той или иной мере приближается к колоколообразной симметричной кривой.

Широкое применение при изучении биоразнообразия в настоящее время получили индексы, связывающие численные и видовые параметры характеризуемых совокупностей организмов. Их можно разделить на показатели разнообразия и показатели выравненности (меры численного доминирования одних видов над другими в выборке).

Индексы видового богатства:

1. Индекс Маргалёфа.  $DMg = (S-1)/\ln N$ , где  $S$  – количество видов в данной выборке;  $N$  – общее число особей всех видов в данной выборке.
2. Индекс Шеннона.  $H = -\sum p_i \ln p_i$ , где  $p_i = n_i / N$  ( $n_i$  – количество особей  $i$ -го вида в данной выборке)

Индексы выравненности:

1. Индекс Симпсона.  $DSm = \sum (n_i (n_i - 1) / N(N-1))$
2. Индекс Бергера-Паркера.  $DB-P = N_{max} / N$ , где  $N_{max}$  – количество особей самого обильного вида в выборке.

Поскольку соотношения разнообразия и выравненности обратны, то для облегчения восприятия обычно используют индексы выравненности в обращённой форме:  $1 - DSm$ ,  $1 / DSm$  или  $1 - DB-P$ ,  $1 / DB-P$ .

Не стоит забывать, что одним из самых информативных показателей видового разнообразия в фаунах любого ранга является количество свойственных им видов.

Индексы видового разнообразия отражают его особенности лишь в пределах данной парциальной (локальной) фауны и интерпретируются не сами по себе, а для сравнения разнообразия фаун различного ранга.

Для сравнения элементарных и локальных фаун, то есть получения характеристик дифференцирующего разнообразия используются коэффициенты сходства и применяется кластерный анализ.

Коэффициент сходства Чекановского – Серенсена.  $IC-S = 2j / (a+b)$ , где  $j$  – количество общих видов в сравниваемых парциальных фаунах;  $a$ ,  $b$  – общее количество видов в двух сравниваемых парциальных фаунах.

Использование кластерного анализа или иерархической классификации системы объектов позволяет отразить общую картину связей (степень сходства/различия) между ними в пределах данного

анализируемого множества. При изучении видового разнообразия территорий методом локальных фаун кластеризация может быть проведена:

- на уровне элементарных (биотопических) фаун в пределах локальных. При наличии достаточных по объёму выборок материала сравнение элементарных фаун между собой может выявить степень корреляции их видового состава с пространственной неоднородностью биотопической и экотопической картины и углублению понимания частных особенностей организации населения

- на уровне локальных фаун в пределах достаточно крупных ландшафтных единиц региона (ландшафтных районов, зонально-подзональных отрезков и т.д.). Расположенность локальных фаун в пределах относительно однородных ландшафтных выделов позволяет осуществлять процесс типизирования их населения, например по уровню численности или ширине биотопического префендума. Получаемая при кластеризации картина сходства/различия населения на уровне локальных фаун может являться основой дробного регионального геоэкологического анализа фауны или использоваться при создании сводной классификации населения.

Таким образом, совокупность используемых характеристик при анализе населения Шмелиных в элементарных и локальных фаунах может быть сведена к следующему виду:

- общая численность особей в элементарных фаунах приведённая к количеству экземпляров на 100 м;
- общее число видов в элементарных и локальных фаунах;
- видовое разнообразие – индексы Маргалёфа и Шеннона;
- выравниваемость – индексы Симпсона и Бергера-Паркера;
- относительное обилие видов (в % от общей численности) и его ранговое распределение;
- относительное обилие биотопических групп (в % от общего количества видов);
- пространственная и экологическая (биотопическая) дифференциация населения в локальных фаунах – коэффициент Чекановского-Серенсена и кластерный анализ;

Более подробно с математическими методами оценки видового разнообразия можно познакомиться в соответствующей литературе (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992).

## 7. 5. Методические основы классификации и типологии животного населения

Суть любой классификации сводится к выделению и соотношению между собой определённых элементов или их групп на основании тех или иных признаков. В зависимости от характера признаков, по которым выделяются элементы и их группы можно различать индуктивные и дедуктивные классификации. Индуктивный подход при построении классификаций основан на использовании эмпирических критериев, полученных при анализе и обобщении конкретных данных о наблюдаемых и изучаемых объектах. В этом случае, важное значение имеет репрезентативность первоначальной выборки объектов, которая подвергается делению и объединению. Дедуктивные классификации или классификации от общего к частному предполагают предварительное теоретическое выделение основных принципиальных признаков свойственных изучаемым объектам, которые в данном случае рассматриваются как индивидуальные типы. Затем следует этап проверки и обоснования полученных типов на имеющемся эмпирическом материале. Однако формирование представлений о высших типах сложных совокупностей объектов есть самостоятельный процесс анализа и синтеза большого объёма первичной информации (Василевич, 1966).

В ходе изучения тех или иных сложных природных систем и образований исследователь, как правило, формулирует для себя определённый набор признаков позволяющих выделять в их составе естественные подсистемы на том или ином уровне их целостности. В связи с этим наиболее часто используется совокупность дедуктивных и индуктивных подходов к созданию классификаций объектов, которые в итоге позволяют сформировать представление о внутренней организации сложных природных систем, представленных подсистемами с различным уровнем сложности и целостности.

Создание классификации населения какой-либо группы организмов в пределах региона является своеобразным итогом работ по изучению её хронологии и видового разнообразия. Классификация населения осуществляется на основании особенностей видовой структуры различных вариантов населения и установления степени их сходства или различий. В качестве низших звеньев классификации используются показатели различных элементарных фаун

(биотопических, внутриландшафтных). После проведения кластеризации анализируемого множества следует этап идеализации (логико-интуитивного обобщения) полученной неоднородности населения с разработкой рабочей классификации. Она формируется в ходе приведения множества полученных вариантов населения к опосредованному средней набору неких основных типов. В связи с этим важным требованием к исходному материалу классификации (естественной неоднородности населения) является его исчерпывающая достаточность, позволяющая делать обобщения на достаточном уровне достоверности. По мере увеличения выборки разрабатываемая классификация уточняется и сводится к иерархическому виду. В ходе подобных операций формируется представление о неких идеальных типах населения, которые фактически и логически в значительной степени совпадают (могут совпадать) с крупными выделами региональной ландшафтной оболочки или высшими единицами классификации растительности (типами растительности, растительными формациями). Например, это могут быть группы и виды ландшафтов (возвышенные, низменные и тд.), зонально-подзональные выделы или высотно-растительные пояса.

Тип населения включает в себя определённое количество низших вариантов населения выделяемых на основании естественной неоднородности и определённой целостности в рассматриваемой хронологической системе населения. В его составе могут быть выделены подтипы, классы, подклассы, рода, подрода населения и т.д. Результатом хронологического подхода к анализу неоднородности населения служит составление карт животного населения.

При типологическом подходе к анализу населения фактор пространственной неоднородности оценивается в многомерной совокупности прочих факторов среды. Оценка влияния того или иного фактора на рассматриваемую совокупность организмов позволяет выделить ведущие факторы её пространственной организации и ранжировать их по силе проявления. Графическим выражением данного подхода являются схемы пространственно-типологической структуры населения в многомерном факториальном пространстве (Равкин и др., 2003).

Для объективации и удобства восприятия полученной иерархической классификации населения каждый таксон, как правило, сопровождается информацией с указанием группы

лидирующих по численности видов в очерёдности убывания среднего обилия, их доли в населении (в % или баллах шкал относительного обилия) и основных суммарных показателей сообществ – общего количества видов, долевого участия массовых, обычных и редких видов, плотности населения (число особей, гнёзд на стандартную учётную площадь) (Равкин и др., 2001). Кроме того, для отдельных звеньев классификационной схемы населения возможно указание характерных индикаторных видов, которые, вне зависимости от уровня своей встречаемости (в большинстве своём они входят в разряд редких), как правило, подчёркивают экологическое и видовое своеобразие рассматриваемых вариантов среды и населения.

На основании обработки данных и обобщения материала по локальным фаунам различных районов республики нами получена следующая предварительная классификация населения шмелей территории Удмуртии:

1. Лесной тип населения: лесов, опушек, вырубок, лесных лугов, облесённых переходных болот, лесных пойм (лидируют, в баллах 5-ти балльной логарифмической шкалы: 5-4 балла - *B. (Th.) pascuorum* Scop., *B. (s. str.) lucorum* L., 4-3 балла - *B. (Pr.) pratorum* L., *B. (Mg.) hortorum* L., *B. (Pr.) hypnorum* L.; общее количество видов 18 / в том числе фоновых 6; индикаторные виды: *B. (Ml.) sichelii* Rad. – 3 балла, *B. (Th.) schrencki* F. Mor. – 2 балла, *B. (Pr.) jonellus* Kirby - 2).

Классы населения:

1.1 - хвойно-широколиственных и темнохвойных зеленомошно-травяных лесов северной половины республики (южной тайги и хвойно-широколиственных лесов) (*B. (Pr.) pratorum* L.- 4, *B. (s. str.) lucorum* L.- 4, *B. (Th.) pascuorum* Scop.- 4, *B. (Pr.) hypnorum* L.- 4; 21 / 4; *B. (s. str.) patagiatus* Nyl. - 2, *B. (s. str.) sporadicus* Nyl. 1-2).

1.2 – хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных травяных лесов центра и юга республики и сосновых лесов (*B. (s. str.) lucorum* L.- 4-5, *B. (Th.) pascuorum* Scop.- 4-5, *B. (Pr.) pratorum* L. 2-3, *B. (Pr.) hypnorum* L.- 2-3, *B. (Mg.) hortorum* L.- 2-3; 26 / 5).

2. Луговой тип населения: мезо-ксерофитных, мезофитных и мезогигрофитных пойменных лугов, суходольных остепнённых лугов, агроценозов (*B. (s. str.) lucorum* L.- 4-5, *B. (Ml.) lapidarius* L. – 4-5, *B. (Th.) humilis* Ill. – 3, *B. (Th.) ruderarius* Mull – 3, *B. (Th.) veteranus* F. – 3; 23 / 5).

Классы населения:

2.1 – мезофитных и мезо-гигрофитных лугов центральной части республики (*B. (Th.) ruderarius* Mull. – 3-4-5, *B. (s. str.) lucorum* L. – 3-4-5, *B. (Th.) veteranus* F. – 3-4, *B. (Th.) humilis* Ill. – 3-4; 16 / 4).

2.2 – суходольных остепнённых лугов и антропогенной лесостепи южной половины республики (*B. (Ml.) lapidarius* L. – 4-5, *B. (s. str.) lucorum* L. – 4-5, *B. (Th.) humilis* Ill. – 4-5, *B. (Th.) sylvarum* L. – 3; 27 / 4; *B. (Cf.) confusus* Schenck – 2, *B. (Ls.) maculidorsis* Scor. – 1-2, *B. (Rh.) pomorum* Panz. – 1-2, *B. (St.) subterraneus latreillellus* Kirby – 2, *B. (Cu.) cullumanus* Kirby – 1-2).

## 7. 6. Оценка разнообразия Шмелиных в элементарных и локальных фаунах путем учёта сбитых особей на автотрассах

Одним из способов изучения населения Шмелиных является учёт сбитых особей вдоль крупных автотрасс (Адаховский, Туданов, 2004). Применимость данного метода основана на следующих численных, поведенческих и морфологических особенностях этих насекомых:

- несмотря на повсеместное снижение численности опылителей Шмелиные, и в частности шмели, являются одной из ведущих групп антофильной мезофауны;

- крупный размер тела, относительно небольшая высота полёта и маневренность движения Шмелиных приводит к их более интенсивной гибели от быстродвижущегося автотранспорта по сравнению с большинством прочих групп насекомых;

- важной поведенческой чертой самок-основательниц шмелей в весенний период является выраженное внутри и межландшафтное движение, что повышает риск их гибели от автотранспорта;

По своей сути метод учёта на автотрассах аналогичен перманентному безвыборочному лову насекомых, лишённому всякой субъективности и поэтому он может считаться очень информативным. Основные методические указания для эффективного применения данного метода сводятся к следующему:

1. Эффективный учёт Шмелиных и вообще многих крупных насекомых на автодорогах достоверно отражающий реальную картину их видового разнообразия, в первую очередь производится на крупных автотрассах с высокой интенсивностью и скоростью движения автотранспорта.

2. Как показывают наблюдения, наиболее высока гибель шмелей на открытых участках автодорог без ветрозащитной полосы древесной растительности. Это определяется тем, что активность внутри и межландшафтного перемещения шмелей существенно выше именно на открытых пространствах, однако гибель Шмелиных происходит вообще на всем протяжении автотрасс.

3. Для учёта Шмелиных выбирается участок автодороги известной протяжённости (например, 1-2 км), располагающийся в пределах однородного фитоценотического окружения. Например, это могут быть ландшафты агроценозов с участками лугов, леса и т.д. Проходя по нему сначала с одной, а потом с другой стороны тщательно собираются все насекомые обнаруживаемые в пределах придорожной полосы. Для возможности оценки и сравнения результатов, полученных данным методом на разных автотрассах, обязательно учитывается интенсивность движения автотранспорта, путём подсчёта количества машин за определённый промежуток времени.

4. В случае если планируется получение информации за продолжительный отрезок времени (декада, месяц, сезон), то важное значение имеет периодичность проведения повторных обследований. Она в первую очередь определяется такими факторами как естественное разрушение сбитых насекомых, ускоряющееся при высокой влажности почвы, смыв шмелей с придорожной полосы во время ливней, ветровая потеря шмелей, повреждение шмелей насекомыми (в первую очередь муравьями и мертвоедами) затрудняющее их видовую идентификацию. В связи с этим, оптимальным можно считать повторные обследования модельных участков автодорог не реже 2-3-х раз в неделю. Тщательный и регулярный сбор насекомых позволяет достоверно отслеживать кратковременные динамические процессы в организации населения шмелей, которые до сих пор во многом остаются невыясненными.

Как было сказано, информативность метода учёта Шмелиных вдоль автотрасс потенциально очень высока, в связи с чем, он может быть использован для получения следующих данных и показателей:

1. Выяснение видового и численного состава самок-основательниц шмелей и шмелей-кукушек. Перемещение самок-основательниц в весенний период можно считать преимущественно межландшафтным, в связи с чем, показатели видового разнообразия, полученные в этот период отражают, по-видимому, особенности населения Шмелиных в пределах взаимосвязанных в ландшафте

биотопов или типов местностей, то есть собственно на уровне данной локальной фауны. Вопрос о сопоставимости результатов, полученных методом учёта вдоль автотрасс в весенний период с населением соответствующих парциальных (локальных) фаун должен решаться путём подробного изучения населения шмелей в соответствующих парциальных или локальных фаунах.

2. Изучение особенностей внутри и межландшафтного перемещения самок-основательниц различных биотопических групп шмелей, имеющее непосредственное отношение к типу популяционных структур различных видов (облигатно-оседлый, факультативно-оседлый, миграционно-оседлый и т.д.).

3. Уточнение и выяснение фенологических особенностей видов и сообществ Шмелиных. В частности регулярный учет на автотрассах проводимый с первой половины весеннего периода (появление самок-основательниц микротермных и эвритермных видов достоверно совпадает с устойчивым переходом суточных температур выше +5°C и началом цветения ивы козьей) позволяет собрать полные данные по последовательности появления самок-основательниц шмелей и шмелей-кукушек различных видов, времени вылета первого поколения рабочих-фуражиров, срокам появления самцов различных видов и т.д.

## 7. 7. Основные направления и подходы в изучении экологии опыления в биоценозах

При изучении экологии опыления исследователь должен быть нацелен в первую очередь на выявление феномена кооперативности, который является важнейшим свойством Жизни в целом.

Перекры́стное опыление (аллогамия) является важнейшим условием семенной продуктивности растений, что во многом определяет устойчивость и разнообразие растительной компоненты биоценоза в целом. По характеру и способам опыления растения подразделяются на различные группы, среди которых одной из ведущих по численности являются энтомоопыляемые растения. Облигатность эволюционно выработанных связей между растением и соответствующей группой насекомых выражается в целой системе взаимных адаптаций, отражающихся на обоих агентах коадаптивного процесса энтомофильного опыления.

По отношению растений к имеющемуся спектру опылителей выделяют:

- зуфилию - способность быть использованными широкой группой специализированных опылителей;

- олигофилию - приспособленность к опылению несколькими родственными таксонами или опылителями одной жизненной формы;

- монофилию - опыление одним видом насекомых;

С другой стороны можно выделить следующие уровни приспособленности самих насекомых к опылению того или иного спектра растений:

- полилектия – способность посещать для сбора пыльцы и нектара широкий спектр растений различных семейств;

- олиголектия – приспособленность к посещению ограниченной группы растений, как правило, в пределах одного семейства или растений с одним типом цветка;

- монолектия – облигатное посещение для питания одного вида или рода растений;

Устойчивость процесса опыления обеспечивается диалектизмом взаимоотношений насекомых и растений, выражающимся в определённом балансе специализации и генерализации, что, как правило, обеспечивает избыточность аттрактивных приспособлений растений к опылению и имеющегося в биоценозе спектра опылителей (Фегри, Ван дер Пейл, 1982).

Многими наблюдениями установлено, что шмелей можно отнести к полилектическим (политрофным) опылителям мелиттофильного (опыляемого преимущественно пчёлами и шмелями) комплекса растений, которые отличаются следующими особенностями строения цветков:

- цветок преимущественно зигоморфный с нижней завязью и нектарниками, расположенными в основании длинной цветочной трубки;

- цветок устойчив к механическим воздействиям, с достаточно удобной посадочной площадкой и поверхностью дающей хорошую опору;

- окраска цветков голубая, синяя или пурпуровая;

В связи с широтой трофических связей шмелей для сбора пыльцы и нектара они могут посещать и цветки иного типа. В отдельных случаях особенности строения цветков таковы, что эффективное перекры́стное опыление возможно лишь посредством отдельных

видов шмелей, что определяет облигатность связей между определёнными растениями и шмелями, которые могут быть названы в этом случае олиголектическими.

Наблюдения и эксперименты показывают, что шмели, по сравнению с пчёлами, обладают более гибкой системой фуражировки, которая основана на индивидуальности выработки фуражировочного стереотипа. Это во многом определяется отсутствием обмена информации в гнезде о пищевых объектах и невысоким объёмом оперативной памяти у шмелей по сравнению с пчёлами. Невысокая ёмкость памяти и её высокая чувствительность к внешним вмешательствам (информационному шуму) позволяет популяциям шмелей потенциально оперировать всем объёмом ресурса, который предоставляется биоценозом в данный временной интервал (Оганезов, 2005). Во время фуражировки шмели более часто, чем пчёлы посещают различные растения, однако оптимальность поддержания ресурсной базы гнезда строится на наличии фуражировочного стереотипа. Приобретение фуражировочного стереотипа основано на обязательном наличии у растений пищевых аттрактантов и, в частности, во многом зависит от обилия нектара. В связи с этим шмели путём проб и ошибок достаточно быстро способны переключаться с одних пищевых объектов на другие. Наиболее часто это связано с биологией растений, существенно различающихся по срокам начала и продолжительности цветения. С началом массового цветения определённого аттрактивного вида растений посещения прочих видов становятся большей частью случайными. Однако это не исключает и посещений других растений, поскольку многие пищевые предпочтения шмелей формируются индивидуально, а так же могут изменяться и без видимых причин. На основании этого, а так же избытка трофических ресурсов в биоценозах можно говорить о наличии гильдий мелиттофильных растений разделение экологических ниш которых основано на устойчивых различиях в сроках зацветания (Длусский и др., 2004).

Изучение экологии опыления шмелей является важной составляющей частью стационарных наблюдений в модельных парциальных фаунах. Данное направление исследований позволяет существенно расширить круг вопросов, которые традиционно затрагиваются при изучении населения шмелей на региональном уровне, и может включать следующие основные направления:

1. Выявление трофических предпочтений шмелей, связанных с различием видов по длине хоботка и частными видовыми предпочтениями. В связи с участием в элементарных фаунах шмелей, отличающихся по длине хоботка, первоначально устанавливаются наличие или отсутствие выраженных трофических предпочтений представителями той или иной гильдии. Затем в пределах гильдии (длинно, средне или короткохоботковые виды) изучают наличие видовых предпочтений в фуражировке. При этом необходимо учитывать, что многие короткохоботные виды шмелей, например *V. (s. str.) lucorum* L., при посещении длинновенчиковых растений добывают нектар через прокус в основании цветочной трубки (операторы), что требует отдельного изучения. Для получения точных данных по корреляции гильдий шмелей с отдельными видами растений может дополнительно применяться измерение длины цветочных трубок.

2. Изучение особенностей фуражировки различных каст шмелей (самок, мелких и крупных рабочих) в пределах одного вида основанных на объективных различиях в длине хоботка.

3. Изучение активности и выраженности флоромиграции шмелей при фуражировке. Под флоромиграцией понимается способность фуражиров переключаться при сборе нектара и пыльцы с одного растения на другое в пределах данного фитоценоза. Выраженность флоромиграции имеет значение при высокой концентрации цветущих растений и полидоминантности сообществ опылителей. Она позволяет насекомым, и в данном случае шмелям, избегая конкуренции, поддерживать высокую интенсивность поступления нектара и пыльцы в гнездо и способствует эффективному перекрёстному опылению растений мелиттофильного комплекса. Флоромиграция, помимо видовых и индивидуальных особенностей шмелей, может определяться времен суток и динамической плотностью опылителей. Это связано с особенностями поступления и накопления нектара в цветах и реакцией на это опылителей. Изучение флоромиграции близко по содержанию к выявлению актуального (мгновенного) спектра посещаемых шмелями растений и может устанавливаться на видовом или микропопуляционном уровне. В обоих случаях изучение флоромиграции должно сопутствовать пыльцевому изучению обножек шмелей.

4. Изучение сезонной изменчивости в фуражировке основанной на динамике аспектированной картины данного фитоценоза. Для этого на

изучаемой модельной площадке (маршруте) выявляют спектр цветения растений по принятым методикам (Борисова, 1972; Бейдеман, 1974) обязательно регистрируя такие фазы как начало, разгар, спад цветения конкретных энтомофильных видов растений. Кроме того, для рассматриваемого вида растений определяют обилие и неоднородность пространственного распределения. Для характеристики последней можно пользоваться балльной шкалой Браун-Бланке (Ярошенко, 1969) для обозначения скученности произрастания растений: 1 балл – растёт единично; 2 балла – растёт группами или кучками; 3 балла – растёт мелкими пятнами; 4 балла – растёт мелкими колониями или крупными пятнами; 5 баллов – образует ковёр.

По мере смены стадий цветения видов на основании подсчётов выявляют устойчивые группы или виды растений, привлекающие в данный отрезок времени наибольшее количество шмелей. При этом акцентируют внимание на наличии или отсутствии перекрывания по времени цветения у наиболее аттрактивных видов мелиттофильных растений.

5. Применение пыльцевого анализа обножек и гнездовых запасов шмелей для установления спектра посещаемых растений (флоромиграции) и трофического постоянства. Пыльцевой анализ в данном случае основан на установлении видоспецифичности пыльцы полученной из обножек шмелей, который может быть осуществлён либо на основании знакомства с атласами пыльцевых зёрен, либо, что проще и достовернее, путём прямого сравнения пыльцы из обножек с пыльцой имеющих в фитоценозе мелиттофильных растений. Отбор проб пыльцевых обножек производят с предварительно оглушённых в сачке шмелей (несильное оглушение с кратковременным обездвиживанием в большинстве случаев не снижает жизнеспособности шмелей) стараясь при этом не смешивать обножки собранные с разных видов шмелей и в разные сроки. Попутно производят сбор цветков и соцветий растений для изготовления фиксированных препаратов пыльцы. Собранные обножки и цветы можно обрабатывать сразу или оставить на хранение.

Простейшие методики обработки пыльцы (Сладков, 1962):

А) Щелочной метод. Пыльца, помещённая на предметное стекло заливается 10% раствором щёлочи и кипятится в течение 3-5 минут. Затем отмывается водой, высушивается и помещается в глицерин-желатину.

Б) Спиртовой метод. Пыльца на предметном стекле нагревается до кипения в 50-70% спирте. Затем пыльца промывается каплей спирта, окрашивается каплей основного фуксина в спирте и помещается в глицерин-желатину.

Указанными способами готовятся постоянные препараты пыльцы цветковых растений данной парциальной или локальной фауны. При пыльцевом анализе обножки её часть помещается на предметное стекло, растирается, отмывается каплей спирта с красителем, разбавляется водой, накрывается покровным стеклом и помещается под микроскоп. Просматривая временный препарат обножки в поле зрения микроскопа, выделяют основные типы пыльцевых зёрен, устанавливают их видоспецифичность путём сравнения с постоянными препаратами пыльцы растений и приблизительно оценивают их долевое участие.

6. Определение влияния нектароносности растений на интенсивность их посещений шмелями. Установлено что шмели, как правило, выбирают растения с большим количеством нектара, который служит важным пищевым подкреплением при формировании фуражировочного стереотипа. Выделение нектара является одним из важнейших приспособлений энтомофильных растений к привлечению насекомых. Хотя количество нектара и зависит от видоспецифичности растений, однако оно не является постоянной величиной, а в существенной степени зависит от целого ряда факторов: суточного хода нектаровыделения, изменения нектаропродуктивности за период цветения цветка и растения в целом, размера и месторасположения цветка на растении и в соцветии, условий роста растения (почвы, влажность, освещённость и т.д.). Установлено, что наиболее интенсивно нектар выделяется в ночное и предутреннее время, позже в течение дня его секреция ослабевает и изменяются качественные характеристики в первую очередь касающиеся содержания влаги. Обычно в течение дня происходит сгущение нектара за счёт снижения его влажности. Аналогично долговременное пересыхание почв, приводящее к подвяданию растений, существенно снижает нектаровыделение. В

пчеловодстве существует понятие нектаропродуктивности сообщества, которое определяется количеством цветков определённого вида растений на единицу площади и обилием нектароносителей на площади фуражировки (Учёт медоносных..., 2001). На модельной площадке она может быть оценена исходя из определения нектароносности растений, их обилия и характера пространственного размещения.

Методы определения нектарной продуктивности растений делятся на прямые и косвенные. К прямым относятся методы смывания, микробумажек, микропипеток и пр. Косвенными методами являются показания взятка семьи, оценка плотности фуражиров на 1 м<sup>2</sup> в течение определённого времени и др. Лабораторное определение нектаропродуктивности растений опирается на количественную оценку сахаров в пробе нектара и требует тщательного химического анализа (Определение нектаропродуктивности..., 2004) в связи с чем, данный показатель может быть оценён с использованием имеющихся в литературе данных по нектаропродуктивности растений (Губарь, 1963; Глухов, 1974).

#### 7. Изучение фуражировочной активности шмелей.

Одним из дополнительных направлений по изучению трофически обусловленного поведения шмелей в парциальных фаунах является изучение фуражировочной активности. Под ней понимается динамическая и пространственная плотность шмелей, выявляемая на экспериментальных площадках. Основные изучаемые параметры: плотность растений на экспериментальных площадках /1м<sup>2</sup>; плотность шмелей на 100м<sup>2</sup> по видам; зависимость плотности шмелей от температуры воздуха по видам.

## Глава 8. Нерешённые и перспективные проблемы в изучении экологии шмелей

Существенной особенностью науки как области общечеловеческого знания является её открытость и развитие. В ходе него постоянно возникают и решаются новые цели и задачи, которые могут вытекать из имеющегося уровня развития или намного опережать его, иметь прикладное значение или быть теоретическими. Основным генератором нового выступает разум человека, развивающегося посредством взаимодействия со своим окружением, важнейшей частью которого является Природа.

Изучение шмелей, которое традиционно начиналось как фаунистическое направление, в настоящее время активно переходит в экологическое русло, то есть позволяет рассматривать различные проблемы биологии и экологии шмелей не только в региональном ключе, но и выходить на общенаучный междисциплинарный уровень. Этому способствует в первую очередь важнейшее биоценотическое значение данных насекомых, обладающих сложным рефлексорным поведением, а так же возможность практического использования шмелей в качестве опылителей возделываемых растений. Многими наблюдениями показано, что объём и глубина получаемых сведений о природных объектах во многом зависят от характера используемых при их изучении методических приёмов, направленных на получение адекватной информации об изучаемом объекте. Исходя из современного уровня изученности Шмелиных, приоритетное значение в настоящее время должно отдаваться в первую очередь стационарным наблюдениям, призванным, в том числе, способствовать отработке отдельных методических приёмов по изучению особенностей экологии и населения данных насекомых.

Ниже перечисляются актуальные и во многом нерешённые на сегодняшний день вопросы в русле изучения населения и различных аспектов экологии шмелей (Богатырёв, 1990), которая может в настоящее время быть обозначена как достаточно самостоятельная теоретическая и практическая отрасль экологии насекомых:

1. Учёт численности шмелей. Несмотря на активное использование при изучении шмелей стационарных наблюдений, в настоящее время отсутствуют методики, позволяющие достоверно учитывать абсолютную численность их гнёзд на заданной территории. В связи с

этим возникают объективные сложности при получении точной информации о населении и характере межвидовых взаимодействий на уровне многовидовых сообществ шмелей.

2. Фуражировочное поведение. Несмотря на многочисленные полевые эксперименты и наблюдения в настоящее время нет однозначных данных о таких аспектах фуражировочного поведения шмелей как радиус и характера разлёта фуражиров из гнезда, по-видимому, коррелирующий с определёнными параметрами биоценотического окружения. Кроме того, не установленными остаются видовые различия фуражировочного поведения, как важнейшего биоценотически и этологически обусловленного процесса, нацеленного на поддержание энергетического баланса шмелиной семьи.

3. Устойчивость видового состава элементарных фаун Шмелиных. Одной из важнейших проблем в изучении сообществ Шмелиных является выяснение постоянства и временной устойчивости их населения на уровне элементарных и локальных фаун. Основными направлениями исследований в данном русле могут являться следующие: установление степени корреляции регионального (зонального) разнообразия Шмелиных, как исторически сложившейся совокупности видов и экологически обусловленных (актуальных и динамичных) локальных и элементарных фаун; выяснение миграционных возможностей самок Шмелиных, вылетающих после зимовки на уровне мезо и макроландшафтов.

4. Особенности организации многовидовых сообществ опылителей. Требуют дальнейшего изучения взаимоотношения шмелей и прочих групп опылителей, с точки зрения совместного использования ресурсной базы биогеоценозов и существования проблемы разделения экологических ниш.

5. Охрана и поддержание численности шмелей. Несмотря на имеющийся опыт по привлечению и управлению популяциями шмелей не решёнными остаются проблемы выделения биологически и экологически оправданных параметров микрозаказников по сохранению опылителей. В связи с этим, в подавляющем большинстве случаев меры охраны редких видов шмелей носят лишь рекомендательный характер.

*Шмели*



1. *B. (Cf.) confusus*  
Schenck



2. *B. (Rh.) pomorum*  
Panz.



3. *B. (Ml.) lapidarius*  
L.



4. *B. (Pr.) hypnorum*  
L.



5. *B. (Pr.) modestus*  
Ev.



6. *B. (Th.) pascuorum*  
Scop.



7. *B. (Mg.) consobrinus*  
Dahlb.



8. *B. (Th.) schrencki*  
F. Mor.



9. *B. (Th.) humilis*  
Ill.



10. *B. (Th.) muscorum* L.

Таблица II



1. *B. (Ls.) maculidorsis*  
Scor.



2. *B. (Th.) sylvarum*  
L.



3. *B. (Th.) veteranus*  
F.



4. *B. (Th.) subbaicalensis*  
Vogt



5. *B. (St.) fragrans*  
Pall.



6. *B. (St.) distinguendus*  
F. Mor.



7. *B. (Mg.) hortorum*  
L.



8. *B. (Mg.) ruderatus*  
F.



9. *B. (St.) subterraneus*  
*latreillellus* Kirby



10. *B. (Th.) ruderarius* Mull.

Таблица III



1. *B. (Pr.) jonellus*  
Kirby



2. *B. (s. str.) sporadicus*  
Nyl.



3. *B. (Cu.) cullumanus*  
Kirby



4. *B. (s. str.) patagiatus*  
Nyl.



5. *B. (Cu.) semenoviellus*  
Skor.



6. *B. (Ml.) sichelii*  
Rad.



7. *B. (s. str.) lucorum*  
L.



8. *B. (s. str.) terrestris*  
L.



9. *B. (Kl.) sorocensis*  
F.



10. *B. (Pr.) pratorum* L.

**Таблица IV**

**Шмели - кукушки**



**1. B. (Ps.) flavidus  
Ev.**



**2. B. (Ps.) quadricolor  
Lep.**



**3. B. (Ps.) sylvestris  
Lep.**



**4. B. (Ps.) norvegicus  
Sparre-Schneider**



**5. B. (Ps.) rupestris F.**



**6. B. (Ps.) campestris  
Panz.**



**7. B. (Ps.) barbutellus  
Kirby**



**8. B. (Ps.) bohemicus  
Seidl**



**9. B. (Ps.) vestalis  
Geoffroy**

## Словарь терминов

**Биогеоценоз** – элементарная внутренне однородная экосистема, выделяемая в рамках фитоценоза.

**Биоразнообразие** – типологическое понятие, отражающее меру качественных и количественных характеристик жизни в пределах определённого участка среды. Может быть оценено на всех основных уровнях организации биологических систем – от генетического до биомного. В пределах конкретных территориальных выделов биоты (природная зона, регион, ландшафт, фауна) основными уровнями изучения разнообразия являются видовой и экосистемный (разнообразие биологических сообществ, типов местообитаний).

**Биотоп** – относительно однородное по абиотическим и биотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом. Выделение биотопов проводится в основном по характеру растительности.

**Биоценоз** – совокупность живых организмов, включающая продуцентов, консументов и редуцентов, входящих в состав одного биогеоценоза и населяющих один биотоп.

**Геоэкология** – направление зоогеографии, занимающееся изучением зонально-ландшафтной хорологии видов.

**Геосистема** – типологическое понятие, в общем смысле обозначающее природно-территориальный комплекс какого-либо масштаба. Геосистемы локального уровня (фации, урочища, типы местностей и индивидуальные ландшафты) служат основным предметом изучения ландшафтоведения, геосистемы регионального уровня (природные пояса, зоны, сектора, провинции и т.д.) изучаются собственно в рамках физической географии.

**Гильдия** – совокупность видов организмов отличающихся сходством в использовании определённого ресурса среды.

**Животное население** – совокупность особей определённой группы организмов, населяющих какую-либо территорию.

**Жизненная форма** – морфо-биологический, морфо-экологический тип организма, отражающий систему его приспособлений к среде обитания.

**Зооценоз** – формальная часть экосистемы, охватывающая её животное население.

**Катена** – ландшафтно-экологический мезорельефный профиль или совокупность экосистем взаимосвязанных в рельефе за счёт водного стока.

**Климатическое сообщество** – конечный этап сукцессионного развития сообщества, отвечающий его равновесию с экотопическими параметрами среды.

**Ландшафт** – широко употребляемое понятие, в общем смысле обозначающее определённую обособленную в своей целостности территорию. Совокупность абиотических компонентов ландшафта, к которым относятся верхние горизонты земной коры, почва, рельеф, климат, воды определяет весь спектр условий и факторов, поддерживающих существование и организованность территориальных выделов биоты – от биогеоценозов и сообществ до биомов.

**Местообитание** – широко употребляемый термин, во многом являющийся аналогичным по содержанию понятию экотоп. Местообитание может быть определено как однородный по экологическим (экотопическим) условиям участок территории, занятый определённым биоценозом или популяцией организмов.

**Парцелла** – типологическая единица пространственной неоднородности среды, выделяемая на основании экотопических или биоценологических признаков.

**Популяция** – типологическое понятие в общем случае обозначающее совокупность особей одного вида населяющих определённую территорию. В зависимости от объёма среды и степени объединённости генофонда различают следующие уровни популяций: суперпопуляция или планетарная видовая популяция; географическая популяция или популяция на уровне подвида; метапопуляция или структурированная система популяций вида на уровне ландшафта; экологическая популяция или популяция вида в пределах одного типа биотопа; микропопуляция или совокупность особей одного вида в пределах экологически своеобразного участка биотопа или микроландшафта. Термин локальная популяция используется по отношению к подразделениям метапопуляции и к микропопуляциям.

**Созология** – наука об охране природы.

**Сообщество** – типологическое понятие, обозначающее совокупность популяций определённых организмов в пределах того или иного участка или выдела среды.

**Сукцессия** – направленный процесс смены биоценозов, сопровождающийся качественными изменениями в их составе.

**Сукцессионная серия** – совокупность последовательно сменяющих друг друга сообществ в пределах определённого экотопического фона.

**Таксоценоз** – совокупность представителей какого-либо таксона выделяемая и изучаемая в пределах определённого участка среды.

**Фауна** – типологическое понятие, обозначающее полную совокупность видовых популяций животных населяющих определённую территорию. В соответствии с этим можно говорить об иерархической системе фаун, охватывающих сопряжённые уровни ландшафтной среды: микро, мезо, макро и мегаландшафты. С возрастанием территориальной ёмкости фауны от парциального уровня до зонального, помимо количественных происходит изменение и таких её качественных характеристик как фауногенетическая однородность, экотопическая ёмкость, целостность, устойчивость видового состава и пр.

**Фитоценоз** – формальная часть экосистемы, включающая совокупность растений.

**Хорология** – отрасль биологии, рассматривающая различные биологические явления в пространственной перспективе.

**Экотоп** – относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом. Экотопы классифицируются и выделяются в первую очередь по абиотическим компонентам среды: типам почв и почвообразующих пород, увлажнению почвенного яруса, характеру мезорельефа, микроклимату и т.д.

**Экосистема** – одно из центральных понятий экологии в общем смысле обозначающее биокостную биоцентрическую систему биоты и её внешней среды в пределах зоны эффективного обратного влияния биоты на среду. В зависимости от пространственного объёма выделяют следующие уровни экосистем: микроэкосистемы (лабораторная культура, нора, лужа, ствол дерева и т.д.), мезоэкосистемы (лес, луг, река и её долина и т.д.), макроэкосистемы (материк, пояс, биом). Высшим уровнем организации экосистем является биосфера Земли.

## Литература.

Агроклиматические ресурсы Удмуртской республики. Л.: Гидрометеоздат, 1974. 116 с.

*Адаховский Д. А.* Зонально-ландшафтная специфика фауны отдельных групп беспозвоночных (Odonata; Orthoptera; Hymenoptera, Bombinae, Formicidae; Lepidoptera, Diptera) на территории Вятско-Камского междуречья как объективная основа ведения региональных Красных книг // Проблемы Красных книг регионов России. Матер. межрегион. науч.-практ. конф. 30 ноября-1 декабря 2006 г. Пермь, Пермь, 2006. С. 199-202.

*Адаховский Д. А., Борисов В. В., Туданов Р. А.* Итоги изучения фауны шмелиных (Hymenoptera, Apidae) Удмуртии // Тез. докл. 6-й рос. унив.-акад. науч.-практ. конф. Ижевск, 2003. С. 303-304.

*Адаховский Д. А., Туданов Р. А.* О возможности учёта шмелей (Hymenoptera, Apidae) на автомагистралях // Вестн. Удм. ун-та. 2004. Сер. Биология. №10. С. 235-237.

*Алпатов В. В., Чефранов С. Г., Акатова Т. В.* Гипотеза видového фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 2. С. 112-121.

*Базилевич И. И., Гребенников О. С., Тишков А. А.* Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.

*Баранова О. Г.* Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана: Учеб. пособие. Ижевск, 2002. 199 с.

*Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 156 с.

*Беклемишев В. Н.* Биогеоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.

*Благовещенская Н. Н.* Основные виды пчелиных – опылителей люцерны в Ульяновской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 1954. 28 с.

*Богатырёв Н. Р.* Дифференцированная оценка ёмкости среды и оптимизация планировки энтомологических резерватов на примере шмелей // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Тез. докл. Всерос. конф. Ч. 3. Новгород: НГПИ. 1990. С. 23-25.

*Богатырёв Н. Р.* Нерешённые проблемы экологии шмелей // Материалы коллоквиумов секции общественных насекомых Всесоюзного энтомологического об-ва. I коллоквиум. Ленинград, 2-8 октября 1990. Л., 1990. С. 43-48.

*Богатырёв Н. Р.* Прикладная экология шмелей / Под ред. А. Ю. Харитоновой. Новосибирск, Из-во городского центра развития образования, 2001, 160 с.

*Болотов И. Н., Подболоцкая М. В.* Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) Европейского Севера России: Соловецкие

острова // Вестник Поморского ун-та. Серия «Естественные и точные науки». 2003. 1(3). С. 74-87.

*Большаков Л. В.* Булавоусые чешуекрылые Тульской области. Тула: Гриф и К°, 1998. 64 с.

*Большаков Л. В.* Принципы составления региональных охранных списков угрожаемых видов насекомых. Тула: Гриф и К°, 1999. 35 с.

*Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного сообщества / Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. т. IV, с. 5-94.

*Василевич В. И.* Что считать естественной классификацией / Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966. С. 177-190.

*Второв П. П., Дроздов Н. Н.* Биогеография. Учеб. пособие. М.: Просвещение, 1978. 271 с.

*Глазовская М. А.* Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М.: Высш. шк., 1988. 328 с.

*Глухов М. М.* Медоносные растения. М.: Колос, 1974. 304 с.

*Гребенников В. С.* Шмели – опылители клевера. М.: Россельхозиздат, 1984. 62 с.

*Гребенников В. С.* Тайны мира насекомых. Новосибирск. 1990. 272 с.

*Гребенников В. С.* Мой мир. <http://www.bronzovka.ru/index.html>

*Губарь Г. Д.* Нектаропродуктивность растений. Рыбное, 1963. 321 с.

*Длусский Г. М., Глазунова К. П., Лаврова Н. В.* Связь между строением цветков и соцветий сложноцветных (Asteraceae) и составом их опылителей // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, №6. С. 490-499.

*Еремеева Н. И.* Влияние факторов городской среды на структуру населения шмелей // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. IX, №4. С. 441-443.

*Есюнин С. Л., Ефимик В. Е.* Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114, вып. 4. С. 415-422.

*Ефремова З. А.* Фауна и экология шмелей и шмелей-кукушек (Bombus и Psithytus, Hymenoptera, Apidae) Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1985. 24 с.

*Ефремова З. А.* Шмели (Bombus, Apidae) антропогенных ландшафтов Среднего и Нижнего Поволжья // Бюлл. МОИП. Сер. Биология. 1986. Т. 91, вып. 3. С. 71-73.

*Ефремова З. А.* Шмели Поволжья: Учеб. пособие. Ульяновск: УГПИ. 1991. 92 с.

*Жерихин В.В.* Зоогеографические связи палеогеновых насекомых. Докл. на 22-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского, 14 апр. 1969 г. Л.: Наука, 1970. С. 29-88.

*Исаченко А. Г.* Ландшафтоведение и физико-географическое районирование: Учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1991. 366 с.

*Исаченко А. Г., Шляпников А. А.* Природа мира. Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10-22.

Каплин В. Г. Биондикация состояния экосистем: Учеб. пособие. Самара: Самарская ГСХА, 2001. 143 с.

Кафанов А. И. Континуальность и дискретность Геомериды: биомический и биотический аспекты // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, №1. С. 28-54.

Козырев А. В., Есюнин С. Л., Козьминых В. О. Состав локальных фаун жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Урала и Приуралья // Вест. Перм. ун-та. 2000. вып.2. С. 165-215.

Колбовский Е. Ю. Ландшафтоведение: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: Академия, 2006. 480 с.

Красная книга Удмуртской республики. Животные. Ижевск: Удмуртия, 2001. С. 44-50.

Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Т-во научных изданий КМК, 2002. 237 с.

Леви Э. К., Сысолетина Л. Г., Шернин А. И. Отряд Перепончатокрылые // Животный мир Кировской области. Вып. 2. Киров, 1974. С. 236-289.

Лыков В. А. Фауна шмелей Прикамья // Вестн. Перм. ун-та. Сер. Биология. 1997. вып. 3. С. 117-121.

Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.

Мартыненко А. Б., Глуценко Ю. Н. Проблемы охраны булавоусых чешуекрылых в Приморском крае // Чтения памяти А. И. Куренцова. 2000. вып. IX. С. 5-16.

Мельцер Н. А., Сорочин А. В. Шмели как индикаторы антропогенных нагрузок юга Западной Сибири // Экология. 1998. №5. С. 414-416.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2000. 264 с.

Мордкович В. Г., Шахотина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 117 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Оганезов Т. Г. Индивидуальные различия в спонтанном цветковом предпочтении у шмелей *V. derhamellus* Kby. и *V. lucorum* L. (Hymenoptera, Apidae) при фуражировке // Вестн. Моск. ун-та. 2005. Сер. Биология. №4. С. 33-36.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Определение нектаропродуктивности растений.  
<http://paseka.nm.ru/medonosy/4.htm>

Особо охраняемые природные территории Удмуртской республики: Сборник / Под ред. Н. П. Соловьёвой. Ижевск, 2002. 211 с.

Осыпчук А. З., Панфилов Д. В., Пономорёва А. А. Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 3, ч. 1. 584 с.

Панфилов Д. В. Шмели (Bombidae) Московской области. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потёмкина. М. 1957. Т. 65, С. 191-219.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Природа Удмуртии. Ижевск. 1972. С. 369-379.

Пучковский С. В. Эволюция и экология 2: Проблема биологического разнообразия. Ижевск, 1998. 110 с.

Равкин Е. С., Равкин Ю. С., Вартапетов Л. Г. и др. Классификация летнего населения птиц равнин Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2001. Т. 8, № 6. с. 741-766.

Равкин Ю. С., Цыбулин С. М., Ливанов С. Г. и др. Особенности биоразнообразия российского Алтая на примере модельных групп животных // Успехи соврем. биологии. 2003. Т. 123, № 4. С. 409-420.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биогеоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.

Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1988. С. 129-132.

Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994. 367 с.

Реймерс Н. Ф., Штильмарк Ф. Р. Особо охраняемые природные территории. М.: Мысль, 1978. 295 с.

Ситдииков Н. А. Фауна пчёл (Hymenoptera, Apidae) Удмуртии с описанием *Melitta udmurtica* sp. n. // Труды Зоол. Ин-та. Т. 159. Систематика перепончатокрылых насекомых. Л., 1986. С. 103-107

Скориков А. С. Шмели Палеарктики. Общая биология (с включением зоогеографии). Изв. Сев. обл. станции защиты растений от вредителей. Петроград. 1922. Т.IV, вып. 1. 173 с.

Сладков А. Н. Морфология пыльцы и спор современных растений в СССР. М.: МГУ. 1962. 256 с.

Стебаев И. В. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов // Зоол. журн. 1976. Т. 55, №2. С. 191-204.

Стебаев И. В. Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши // Математическое моделирование в экологии. Материалы III школы по математическому моделированию сложных биологических систем. М.: Наука, 1978. С. 52-64.

Стурман В. И. Ландшафты Удмуртии // Геоэкологические проблемы Удмуртии: Учеб. пособие / Под ред. В. И. Стурмана. УдГУ. Ижевск, 1997. С. 104-124.

Сукачёв В.Н. Избранные труды / под ред. Е.М. Лавренко. Т. 1: Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л. : Наука, 1972. 419 с. ;

Сысолетина Л. Г. Шмели Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань: Казанский гос. ун-т. 1971. 16 с.

Татаринов А. Г., Долгин М. М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.

Уиттекер Р. Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Учёт медоносных ресурсов и оценка нектарной и пыльцевой продуктивности. / Под ред. А. Н. Бурмистрова, И. М. Ишемгуловой. М. 2001. 42 с.

Фезри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 380 с.

Халифман И. А. Трубачи играют сбор. М.: Детгиз, 1971. 160 с.

Хомяков И. П. Дивергенция сообществ свободноживущих гамазовых клещей // Экология, 1988, № 6. С. 72-75.

Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 4. С. 425-438.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222с.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.

Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111, вып. 4. С. 499-507.

Чернов Ю. И., Пенёв Л. Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113, вып. 5. С. 151-531.

Шарова И. Х. Экологическая морфология животных (методические указания). М.: МГПИ им. Ленина, 1987. 68 с.

Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (прогнозный Атлас-монография) / Коломыц Э. Г. и др. Н. Новгород: Интер - Волга, 1995. 163 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Сер. Биология. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3-22.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. Пособие для студентов педвузов. М.: Просвещение, 1969. 200 с.

Ясюкевич В. В., Семёнов С. М. Изменение биоразнообразия и численности шмелей в антропогенных экосистемах города Москвы // Муравьи и защита леса. Матер. XII Всерос. мимрмекологического симпозиума и сателлитного совещания «Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование» в рамках сибирской зоол. конф. Новосибирск 7-14 августа 2005 г. Новосибирск, 2005. С. 79-84.

Hanski I. Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis // Ann.zool. fenn. 1982. 19. №2. С. 65-73.

Williams P. H. The distribution and decline of British bumble bees (*Bombus Latr.*) // Journal of Apicultural Reserch. 1982. 21. P. 236-245.

Williams P. H. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bull. Of the Natural History Museum, Entomol. Ser. 1998. V. 67, № 1. P. 79-152.

Penev L. Concrete biotas -- a neglected concept in biogeography? // Global Ecology and Biogeography Letters. 1997. N 6. P. 91-96.

#### Основные Интернет-сайты по Шмелиным

<http://www.nature.org.uk/research-curation/projects/bombus/index.html>

<http://www.wildbienen.de/hummeln.htm>

<http://www.shmel.org/>

<http://www.bombus.de/>

### Определительные таблицы Шмелиных Удмуртии

Для определения Шмелиных необходимо иметь основное представление о строении данных насекомых. Тело Шмелиных состоит из трёх отделов: *головой*, *груди* и *брюшка*. На голове располагаются органы зрения в виде *сложных фасеточных глаз* и *простых глазков* и сложные сенсорные органы – *усики*. Ротовой аппарат Шмелиных лижущего типа и состоит из *верхней губы*, прикрывающей основание верхней челюсти или *жвал* и *хоботка*, образованного из видоизменённых частей нижней челюсти и нижней губы. Обособленная часть головы между основанием усиков и основанием верхней губы называется *наличником*. Область головы между нижним краем сложного глаза и основанием верхних челюстей носит название *щёк*.

Каждый отдел тела насекомого состоит из определённого количества сегментов, скелетной основой которых является кутикулярное кольцо, подразделённое на четыре отдельных склерита. Верхняя часть сегмента носит название *тергита*, нижняя называется *стернитом*, боковые стенки носят название *плейритов*. Грудной отдел морфологически подразделён на три сегмента: *передне*, *средне* и *заднегрудь*. Спинное полукольцо каждого грудного сегмента носит соответственно название *передне*, *средне* и *заднеспинки (щитик)*. К задней (дорсальной) части средне и заднеспинки прикрепляются крылья. Основной особенностью покровов Шмелиных является дифференцированное по окраске густое опушение. Самки и рабочие особи шмелей и самки шмелей-кукушек имеют брюшко, состоящее из шести сегментов, самцы – из семи сегментов. Подсчёт сегментов брюшка ведётся от его основания.

Данные определительные таблицы шмелей и шмелей-кукушек касаются только самок и рабочих особей, надёжное определение шмелей и шмелей-кукушек по самцам, как правило, проводится с изучением генитального аппарата. Познакомиться с определительными таблицами самцов шмелей и шмелей-кукушек можно по определителю насекомых Европейской части СССР (Осыпчук и др, 1987).

Данные определительные таблицы построены по общепринятому методу тезы – цифра без скобок и антитезы – цифра в скобках,

переход на которые в ходе определения производится согласно указанному номеру. Помимо основных морфологических признаков вида после названия набранного жирным курсивом приводятся дополнительные признаки, выделенные подчёркиванием.

В настоящей определительной таблице приводятся названия шмелей согласно современной систематической сводке (Williams, 1998), в связи, с чем в ряде случаев после видового названия выделенного жирным курсивом в скобках приведены синонимические названия, так же используемые в литературе.

## Определительная таблица шмелей Удмуртии

- 1 Самки и рабочие особи. Брюшко с 6 тергитами. Усики из 12 члеников. Жало имеется.
- 2 (7) Вся спинка в чёрных или коричневато-чёрных волосках (иногда с небольшой примесью жёлтых или серых волосков на переднеспинке и щитике). Последние тергиты брюшка в оранжевых волосках.
- 3 (4) Верхние края боковых простых глазков лежат ниже прямой линии, соединяющей верхние края сложных глаз. (рис. 1, б).  
.....*B. (Cf.) confusus* Schenck, 1859 (Табл. I, рис. 1)
- 4 (3) Верхние края боковых простых глазков лежат на прямой линии, соединяющей верхние края сложных глаз или немного выше (рис. 1, а).
- 5 (6) 3-й тергит брюшка в оранжево-коричневых волосках.  
.....*B. (Rh.) pomorum* (Panzer, 1805) (Табл. I, рис. 2)  
переднеспинка и щитик в серых волосках
- 6 (5) 3-й тергит брюшка в чёрных волосках.  
.....*B. (Ml.) lapidarius* (Linnaeus, 1758) (Табл. I, рис. 3)
- 7 (2) Вся спинка в светлых, коричневых волосках или с перевязями и большими пятнами из светлых и тёмных волосков.
- 8 (21) Вся спинка в жёлтых или рыжих волосках (иногда с небольшой примесью чёрных волосков, заметных только при увеличении).
- 9 (18) 3-й тергит брюшка полностью или отчасти в чёрных волосках.
- 10 (13) Длина щёк меньше ширины основания жвал (рис. 2, б).
- 11 (12) 4-5-й тергиты брюшка в белых волосках. Спинка без примеси чёрных волосков.  
.....*B. (Pr.) hypnorum* (Linnaeus, 1758) (Табл. I, рис. 4)  
1-3-й тергиты брюшка в чёрных волосках
- 12 (11) 4-5-й тергиты брюшка в светло-жёлтых волосках. Спинка между основаниями крыльев с примесью чёрных волосков.  
.....*B. (Pr.) modestus* Eversmann, 1852 (Табл. I, рис. 5)  
1-й тергит брюшка в светло-жёлтых, 2-й тергит брюшка в коричневато-жёлтых волосках
- 13 (10) Длина щёк больше ширины основания жвал (рис. 2, а).
- 14 (17) 5-й тергит брюшка без чёрных волосков.

- 15 (16) 4-5-й тергиты брюшка в рыжих волосках, задние края этих тергитов в желтовато-белых волосках.  
.....*B. (Th.) pascuorum* (Scopoli, 1763) (Табл. I, рис. 6)  
= (*B. agrorum* F.)
- 16 (15) 4-5-й тергиты брюшка только в белых или желтовато-белых волосках.  
.....*B. (Mg.) consobrinus* Dahlbom, 1832 (Табл. I, рис. 7)
- 17 (14) 5-й тергит брюшка в чёрных волосках, его задняя половина в светлых волосках.  
.....*B. (Th.) schrencki* F. Morawitz, 1881 (Табл. I, рис. 8)  
1-2-й тергиты брюшка в рыжих волосках, 3-5-й тергиты в контрастных полосах чёрных и светлых волосков
- 18 (9) 3-й тергит брюшка без чёрных волосков.
- 19 (20) На спинке к желтоватым или светло-коричневым волоскам в различном количестве примешаны чёрные волоски, как правило, не образующие выраженных пятен.  
.....*B. (Th.) humilis* Illiger, 1806 (Табл. I, рис. 9)  
= (*B. solstitialis* Pz., *B. helferanus* Seidl)
- 20 (19) На спинке нет примеси чёрных волосков.  
.....*B. (Th.) muscorum* (Linnaeus, 1758) (Табл. I, рис. 10)  
переднеспинка в оранжево-жёлтых, все тергиты брюшка в жёлтых волосках
- 21 (8) На спинке тёмные и светлые волоски образуют перевязи или пятна.
- 22 (53) Переднеспинка и щитик в светлых волосках.
- 23 (24) На спинке около основания крыльев волоски такого же цвета, как на щитике и на переднеспинке, желтовато-рыжие. Только середина спинки с пятном из чёрных волосков.  
.....*B. (Ls.) maculidorsis* (Scorikov, 1922) (Табл. II, рис. 1)  
все тергиты брюшка в желтовато-рыжих волосках, края задних голеней в светло-жёлтых волосках
- 24 (23) На спинке между основаниями крыльев сплошная перевязь из тёмных волосков.
- 25 (30) Тёмная поперечная перевязь на спинке с неясно ограниченным передним краем (см. сбоку).
- 26 (27) 4-5-й тергиты брюшка в рыжих волосках, задние края этих тергитов в светло-жёлтых волосках.  
.....*B. (Th.) sylvarum* (Linnaeus, 1761) (Табл. II, рис. 2)
- 27 (26) 4-5-й тергиты брюшка без рыжих волосков.

- 28(29) Основания 2-5-го тергитов брюшка в светло-жёлтых волосках, лишь с примесью чёрных.  
 .....**B. (Th.) veteranus** (Fabricius, 1793) (Табл. II, рис. 3)  
 = (*B. equestris* F.)
- 29(28) Основание 2-го тергита брюшка в светло-коричневых волосках, основания 3-5-го тергитов в смешанных черных и желтовато-серых волосках.  
 .....**B. (Th.) subbaicalensis** Vogt, 1911 (Табл. II, рис. 4)
- 30(25) Тёмная поперечная перевязь на спинке с ясно ограниченным передним краем.
- 31(34) 3-й тергит брюшка в только в жёлтых волосках.
- 32(33) Лоб ниже основания усиков в чёрных волосках.  
 .....**B. (St.) fragrans** (Pallas, 1771) (Табл. II, рис. 5)  
переднеспинка, щитик и все тергиты брюшка в ярко-жёлтых волосках
- 33(32) Лоб ниже основания усиков в желтоватых волосках.  
 .....**B. (St.) distinguendus** F. Moravitz, 1869 (Табл. II, рис. 6)  
переднеспинка, щитик и все тергиты брюшка в тёмно-жёлтых волосках
- 34(31) 3-й тергит брюшка в чёрных или тёмно-коричневых волосках.
- 35(48) Лоб ниже основания усиков только в чёрных или тёмно-коричневых волосках.
- 36(43) Длина щёк больше ширины основания жвал (рис. 2, **А**).
- 37(42) Большая часть 2-го тергита брюшка в чёрных волосках.
- 38(41) Задний край 2-го тергита брюшка в чёрных волосках.
- 39(40) Ширина перевязи из чёрных волосков между основаниями крыльев в 2 раза больше ширины перевязи из жёлтых волосков на щитике.  
 .....**B. (Mg.) hortorum** (Linnaeus, 1761) (Табл. II, рис. 7)
- 40(39) Ширина перевязи из чёрных волосков между основаниями крыльев почти равна ширине пятна из жёлтых волосков на щитике.  
 .....**B. (Mg.) ruderatus** (Fabricius, 1775) (Табл. II, рис. 8)
- 41(38) Задний край 2-го тергита брюшка в светло-жёлтых волосках.  
 .....**B. (St.) subterraneus latreillellus** Kirby, 1802 (Табл. II, рис. 9)
- 42(37) Весь 2-й тергит брюшка в светло-серых волосках.  
 .....**B. (Th.) ruderarius** (Muller, 1776) (Табл. II, рис. 10)

- = (*B. derhamellus* Kirby)  
переднеспинка, щитик и первые 2 тергита брюшка в светло-серых волосках, 3-й и основание 4-го тергита в чёрных волосках, задний край 4-го и 5-й тергит брюшка в оранжевых волосках
- 43(36) Длина щёк меньше ширины основания жвал (рис. 2, **Б**).
- 44(47) 5-й тергит брюшка в белых или желтовато-белых волосках.
- 45(46) 2-й тергит брюшка в чёрных волосках.  
 .....**B. (Pr.) jonellus** (Kirby, 1802) (Табл. III, рис. 1)
- 46(45) 2-й тергит брюшка в жёлтых волосках.  
 .....**B. (s. str.) sporadicus** Nylander, 1848 (Табл. III, рис. 2)
- 47(44) 5-й тергит брюшка в оранжевых волосках.  
 .....**B. (Cu.) cullumanus** (Kirby, 1802) (Табл. III, рис. 3)  
 = (*B. serrisguama* F. Mor.)
- 48(35) Лоб ниже основания усиков хотя бы отчасти в жёлтых волосках.
- 49(52) 5-й тергит брюшка в белых волосках.
- 50(51) Переднеспинка и щитик в светло-серых волосках, большая часть 2-го тергита брюшка в светло-жёлтых волосках.  
 .....**B. (s. str.) patagiatus** Nylander, 1848 (Табл. III, рис. 4)
- 51(50) Переднеспинка и щитик в жёлтых волосках, большая часть 2-го тергита брюшка в чёрных волосках.  
 .....**B. (Cu.) semenoviellus** Skorikov, 1910 (Табл. III, рис. 5)
- 52(49) 5-й тергит брюшка в светло-оранжевых или желтовато-белых волосках.  
 .....**B. (ML) sichelii** Radoszkowski, 1860 (Табл. III, рис. 6)  
переднеспинка, щитик и большая часть 2-го тергита брюшка в светло-серых волосках
- 53(22) Только переднеспинка в светлых (жёлтых) волосках.
- 54(59) 5-й тергит брюшка в белых волосках.
- 55(58) Верхняя губа и основание наличника широкие, длина щёк существенно меньше ширины основания жвал (рис. 3, а).
- 56(57) Расстояние между боковым и средним простыми глазками почти равно диаметру бокового глазка.  
 .....**B. (s. str.) lucorum** (Linnaeus, 1761) (Табл. III, рис. 7)  
переднеспинка и 2-й тергит брюшка в жёлтых волосках, жёлтая перевязь на 2-м тергите цельная
- 57(56) Расстояние между боковым и средним простыми глазками почти в 2 раза меньше диаметра бокового глазка.

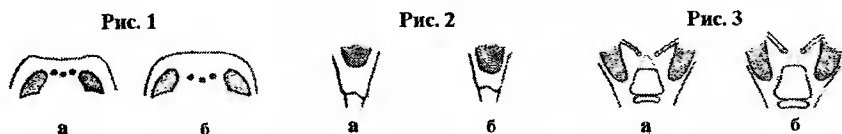
.....*B. (s. str.) terrestris* (Linnaeus, 1758) (Табл. III, рис. 8)  
переднеспинка и 2-й тергит брюшка в тёмно-жёлтых волосках,  
жёлтая перевязь на переднеспинке узкая

58 (55) Верхняя губа и основание наличника уже, длина щёк меньше ширины основания жвал. (рис. 3, б)

.....*B. (Kl.) soroensis* (Fabricius, [1777]) (Табл. III, рис. 9)  
переднеспинка и 2-й тергит брюшка в жёлтых волосках, жёлтая  
перевязь на 2-м тергите прервана в центральной части  
небольшим количеством тёмных волосков

59 (54) 5-й тергит брюшка в оранжевых волосках.

.....*B. (Pr.) pratorum* (Linnaeus, 1761) (Табл. III, рис. 10)



#### Определительная таблица шмелей-кукушек Удмуртии

1. Самки. Брюшко с 6 тергитами, усики из 12 члеников. Жало имеется.
2. (8) Конец брюшка умеренно подогнут. При рассматривании конца брюшка сверху, последний тергит виден.
3. (4) Переднеспинка и щитик в жёлтых волосках.  
 .....*B. (Ps.) flavidus* Eversmann, 1852 (Табл. IV, рис. 1)
4. (3) Только переднеспинка в жёлтых волосках.
5. (6) 3-й тергит брюшка преимущественно в коричнево-оранжевых волосках.  
 .....*B. (Ps.) quadricolor* (Lepeletier, 1832) (Табл. IV, рис. 2)
6. (7) 3-й тергит брюшка в чёрных волосках, у заднего края по бокам в белых волосках.  
 .....*B. (Ps.) sylvestris* (Lepeletier, 1832) (Табл. IV, рис. 3)
7. (6) 3-й тергит брюшка преимущественно в белых или светло-жёлтых волосках, посередине с небольшой примесью чёрных волосков.  
 ....*B. (Ps.) norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918) (Табл. IV, рис. 4)

8. (2) Конец брюшка сильно подогнут. При рассматривании конца брюшка сверху, последний тергит не виден.

9. (10) Валики по бокам 6-го стернита брюшка выдаются углом.

.....*B. (Ps.) rupestris* (Fabricius, 1793) (Табл. IV, рис. 5)  
переднеспинка и щитик в светло-жёлтых волосках, 5-й тергит  
брюшка в оранжевых волосках.

10. (9) Валики по бокам 6-го стернита брюшка с округлым контуром.

11. (14) Переднеспинка и щитик в жёлтых волосках.

12. (13) 4-5-й тергиты брюшка по бокам в золотисто-жёлтых волосках.

.....*B. (Ps.) campestris* (Panzer, 1801) (Табл. IV, рис. 6)

13. (12) 4-5-й тергиты брюшка в белых волосках.

.....*B. (Ps.) barbutellus* (Kirby, 1802) (Табл. IV, рис. 7)

14. (11) Только переднеспинка в жёлтых волосках.

15. (16) Переднеспинка в светло-жёлтых волосках, 5-й тергит брюшка по бокам в белых волосках.

.....*B. (Ps.) bohemicus* Seidl, 1837 (Табл. IV, рис. 8)

16. (15) Переднеспинка в тёмно-жёлтых волосках, 5-й тергит брюшка по бокам в желтоватых волосках.

.....*B. (Ps.) vestalis* (Geoffroy, 1758) (Табл. IV, рис. 9)

**Адаховский Дмитрий Александрович**

**ИЗУЧЕНИЕ ФАУНЫ, ЭКОЛОГИИ И  
РАЗНООБРАЗИЯ ШМЕЛИНЫХ УДМУРТИИ**

*Монография*

Рисунки Д.А. Адаховский  
Компьютерная обработка издания А.В. Смехов

Отпечатано в авторской редакции  
с оригинал-макета заказчика

Подписано в печать 30.11.07. Формат 60x84 1/16.  
Бумага для ВХИ. Печать на ризографе. Усл. печ. л. 6,5. Уч.-изд. л. 6,8.  
Тираж 100 экз. Заказ № 2060.

Типография ГОУВПО «Удмуртский государственный университет»  
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1, корп. 4.

