

На правах рукописи

КОЛОСОВА Юлия Сергеевна

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA,
APIDAE, BOMBUS) ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОЙ
ТАЙГИ РУССКОЙ РАВНИНЫ**

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Сыктывкар - 2007

Работа выполнена в лаборатории комплексного анализа наземной
и космической информации для экологических целей
Института экологических проблем Севера УрО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Болотов Иван Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, доцент
Юркина Елена Вениаминовна
кандидат биологических наук, доцент
Татаринов Андрей Геннадьевич

Ведущее учреждение: Пермский государственный университет

Защита состоится 28 февраля 2007 г. в 14.30 час. на заседании диссертационного совета Д.004.007.01 в Институте биологии Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, ГСП-2, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

Факс: (8212) 24-01-63; e-mail: dissovet@ib.komisc.ru.

Адрес сайта Института: <http://www.ib.komisc.ru>.

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

Автореферат разослан 24 января 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Г. Кудяшева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Шмели (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus*) – одна из наиболее многочисленных и широко распространенных систематических групп насекомых на Севере. В тундрах Евразии они составляют около 85-95 % от общего числа особей Apoidea, в таежной зоне Европы и Западной Сибири – 55-70 % (Панфилов, 1968) и играют значимую роль в функционировании экосистем как основные опылители энтомофильных растений.

Географическое распространение шмелей отражает не только современные экологические условия ландшафтов, но и прошлые их изменения (Панфилов, 1957). Поэтому изучение локальных фаун и топических комплексов шмелей представляет особый интерес в историческом аспекте, позволяя уточнить пути формирования биоценозов региона (Болотов, Подболоцкая, 2003). Исследования, посвященные количественному анализу связей уровня разнообразия шмелей с ландшафтными условиями, выполняются в основном за рубежом (Steffan-Dewenter et al., 2002; Westphal et al., 2003; etc.).

Велика значимость шмелей и в практическом аспекте. С одной стороны, широко известна их роль в опылении сельскохозяйственных культур (Velthuis, 2002), с другой – как достаточно уязвимых видов, сокращающихся в численности при усилении антропогенной нагрузки (Лыков, 1989, 1992) и являющихся биоиндикаторами состояния природной среды (Bäckman, Tiainen, 2002; Pawlikowski, Pawlikowski, 2004). Так, численность многих видов шмелей в последние десятилетия резко снизилась как в Евразии, так и в Северной Америке, что потребовало разработки различных программ по их сохранению в природных и культурных экосистемах (Williams, 1986; Rasmont, 1995; Banaszak, 1996; Buchmann, Nabhan, 1996; Edwards, 1999; Goulson et al., 2002).

Работа выполнена в рамках одного из основных направлений исследований ИЭПС УрО РАН: «Комплексная оценка экологических проблем Европейского Севера России и прилегающих арктических акваторий» (пост. Президиума УрО РАН № 7-22 от 30.10.03).

Целью настоящей работы явилось изучение видового состава, разнообразия и структуры топических комплексов шмелей лесных экосистем северной тайги Русской равнины.

Для достижения этой цели в процессе исследования решались следующие **задачи**:

1. провести сравнительный анализ фауны и относительного обилия видов шмелей для зональных северотаежных ельников восточной и западной частей Русской равнины;
2. исследовать структуру и видовое разнообразие топических комплексов шмелей в условиях зональных лесных экосистем северной тайги Русской равнины (на примере еловых лесов);

3. изучить структуру и видовое разнообразие топического комплекса шмелей в условиях аazonальных лесных экосистем северной тайги Русской равнины (на примере экосистемы поймы крупной реки);
4. оценить влияние лесопользования на структуру и видовое разнообразие топических комплексов шмелей зональных еловых лесов северной тайги Русской равнины (на примере вырубок и вторичных березняков).

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Видовой состав шмелей в зональных еловых лесах северной тайги Русской равнины однороден в направлении с востока на запад; для этого региона типичны виды *B. schrencki* и *B. modestus*, не проникающие далее на северо-запад Европы. В долготном направлении прослеживается перестройка набора численно преобладающих видов шмелей в лесных экосистемах.
2. Топические комплексы шмелей зональных лесных экосистем разных районов северной тайги Русской равнины отличаются невысоким и сходным по величине видовым разнообразием из-за наличия в их структуре видов, резко преобладающих по численности; видовое разнообразие шмелей в условиях лесопользования снижается, в структуре комплексов на вырубках и в молодых вторичных лесах по численности резко преобладают эвритопные виды.

Научная новизна. Проведена инвентаризация фауны шмелей лесных экосистем северной тайги Русской равнины. В исследуемом регионе автором выявлено 24 вида, причем 2 вида на данной территории обнаружены впервые. Обобщены данные по топической приуроченности видов шмелей региона в разных участках их ареалов, по этому признаку они подразделены на три группы (лесные, луговые и эвритопные). Показано, что видовой состав шмелей в лесах северной тайги Русской равнины практически не изменяется в долготном направлении. Изучены структура и разнообразие лесных топических комплексов шмелей региона (в условиях зональных еловых лесов, аazonальной лесной экосистемы в долине крупной реки, вырубок и вторичных березняков). Установлено, что в направлении с востока на запад северной тайги Русской равнины происходит перестройка набора численно преобладающих видов шмелей в зональных лесных экосистемах, при этом видовой состав топических комплексов остается практически без изменений. Выявлено, что топические комплексы шмелей зональных лесных экосистем исследуемого региона отличаются невысоким и сходным по величине видовым разнообразием из-за наличия в их структуре видов, резко преобладающих по численности. В условиях лесопользования разнообразие шмелей снижается, в структуре топических комплексов по численности преобладают эвритопные виды. Выделены основные закономерности формирования топических комплексов шмелей лесных экосистем северной тайги.

Практическая значимость. Результаты исследований могут быть использованы при составлении различных фаунистических сводок и кадастров. Автором предложен перечень охраняемых видов шмелей для второго издания Красной книги Архангельской области. Эта информация передана Комитету по экологии администрации Архангельской области. Выявлено, что некоторые виды шмелей, занесенные в Красную книгу Архангельской области (1995) и приложение к Красной книге России (Приказ..., 1998) (*B. schrencki*, *B. modestus*, *B. sporadicus*), в условиях зональных лесных экосистем северной тайги запада Русской равнины входят в число обычных видов (Колосова, 2005а). Результаты работы могут быть использованы в вузовских лекционных курсах «Зоология беспозвоночных», «Энтомология», «Экология насекомых», «Экология и природопользование», при проведении полевых практик студентов.

Связь работы с научно-исследовательскими темами. Исследования проводились в рамках ФНИР ИЭПС УрО РАН № 01.200.112818 (2001-2005 гг.) и № 01.2.006 06972 (2006-2008 гг.). Отдельные разделы диссертационной работы выполнялись при поддержке грантов РФФИ (№ 02-04-97505, 05-04-97508, 05-05-97512, 05-05-64430) и ФЦП «Интеграция науки и высшего образования России» (№ Э3033/1605).

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы докладывались и обсуждались на трех молодежных научных конференциях Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2004, 2005, 2006), международном семинаре «Летопись природы Пинежского заповедника: история, современное состояние и перспективы мониторинга природного комплекса» (Пинега, 2004), международной научной конференции «Экологическое образование и экологическая наука: сотрудничество и проблемы» (Архангельск, 2004), Всероссийской конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2006), научно-практической конференции «Мониторинг природной среды Соловецкого архипелага: предварительные результаты и дальнейшие перспективы» (Архангельск, 2006), Всероссийской конференции с международным участием «Академическая наука и ее роль в развитии производительных сил в северных регионах России» (Архангельск, 2006), на заседаниях Ученого совета ИЭПС УрО РАН (2004, 2005, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них три статьи в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложений. Основной текст изложен на 149 страницах, включая 41 таблицу и 19 рисунков. Список литературы содержит 186 источников, из них 45 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географическая характеристика северной тайги Русской равнины

В главе выполнена характеристика климата, геологического строения, рельефа, почвенно-растительного покрова исследованных районов северной тайги Русской равнины (Южный Тиман, Беломорско-Кулойское плато и Онежский полуостров).

Глава 2. Изученность фауны и видового разнообразия шмелей лесных экосистем Северной Европы и Западной Сибири

В главе рассмотрены морфологические, экологические и биологические особенности шмелей (May, 1959; Sakagami, 1976; Определитель насекомых..., 1978; Радченко, Песенко, 1994; Williams, 1998; и др.), история фауны шмелей Евразии (Панфилов, 1957). Показано, что изученность фауны и экологии шмелей лесов Северной Европы и Западной Сибири в целом носит фрагментарный характер. Есть работы по локальным фаунам шмелей отдельных пунктов Ленинградской области (Скориков, 1922), Республики Коми (Купчикова, 1954, 1960, и др.), Кировской области (Сысолетина, 1974) и Соловецких островов (Болотов, Подболоцкая, 2003). Достаточно полно исследована фауна шмелей Скандинавии (Løken, 1973, 1984) и некоторых областей Западной Сибири, а именно Кемеровской (Еремеева, 1998, 2003; и др.) и Томской (Конусова, 1998, 2000; и др.).

Глава 3. Материалы и методика исследования

Изучение экологии шмелей в лесных экосистемах северной тайги Русской равнины проводили в течение трех лет – в летние сезоны 2004–2006 гг. Также были определены коллекционные материалы, имеющиеся в ИЭПС УрО РАН (сборы 1997–2003 гг.). Основной объем материала приведен в табл. 1. Суммарный объем выборки составляет 3653 экз. шмелей. Материалы хранятся в ИЭПС УрО РАН.

Основное внимание в работе уделено экологии шмелей в еловых лесах или их антропогенных модификациях. На Европейском Севере России экосистемы еловых лесов занимают площадь более 30 млн. га, служат стабилизирующим компонентом таежного биома и признаны зональным типом растительности (Дыренков, 1978, 1984; Исаченко, 1977). В общей сложности шмели изучены в 12 лесных экосистемах региона (табл. 1). Подразделение лесных экосистем на зональные и аональные принято по В.В. Алехину (1951) с учетом специфики водотоков (Беклемишев, 1970) и положения на катене (Стебаев, 1976).

Таблица 1

Объем материалов по диссертационному исследованию

Типы экосистем	Локализация в мезорельефе	Растительный покров	Название пункта сборов и его индекс	Кол-во экз. в сборах
Зональные	Склоны долин малых рек и ручьев	Ельники крупнотравные с участками крупнотравных лугов	I - Лыаель (ЮТ)	158
			II - Велью (ЮТ)	232
			III - Седью (ЮТ)	106
			IV - Пармаель (ЮТ)	129
			V - Сотка (БКП)	151
			VI - Ижма (БКП)	193
	Плакор	Ельники черничные и травяные	VII - Светлые озера (БКП)	223
			VIII – озеро Сычево (БКП)	250
	Борта и днища карстовых логов	Ельники крупнотравные с участками крупнотравных лугов	IX - Мосеев лог (БКП)	1072
Азональные	Долина крупной реки	Смешанные елово-березовые леса и ивняки травяные с участками злаково-разнотравных лугов	X - Пинега (БКП)	481
Вторичные (полуприродные)	Плакор	Кипрейные вырубки из-под ельников черничных	XI - Сюзьма (ОП)	379
		Березняки травяные на месте вырубок ельников черничных и травяных	XII - Луковецкий (БКП)	279

Районы исследований: ЮТ – Южный Тиман, БКП – Беломорско-Кулойское плато, ОП – Онежский п-ов.

Для сравнительного анализа состава фауны и относительного обилия видов шмелей зональных северотаежных ельников восточной и западной частей Русской равнины были проведены исследования на Южном Тимане и Беломорско-Кулойском плато (рис. 1). Для определения закономерностей формирования топического комплекса шмелей в условиях азональных лесных экосистем северной тайги были выполнены сборы шмелей в долине реки Пинеги. Специфика больших речных систем заключается в том, что они пересекают несколько природных зон (Беклемишев, 1970). Для оценки влияния лесопользования на структуру и разнообразие топических комплексов шмелей еловых лесов северной тайги Русской равнины были выбраны два варианта вторичных (полуприродных) экосистем – вырубки и молодые вторичные березняки на месте рубок ельников. Отнесение таких экосистем к полуприродным основано на классификации Вестхофа – Ван Левина (Westhoff, Van Leeuwen, 1966, цит. по: Исаков и др., 1980) с уточнениями Ю.А. Исакова и др. (1980).

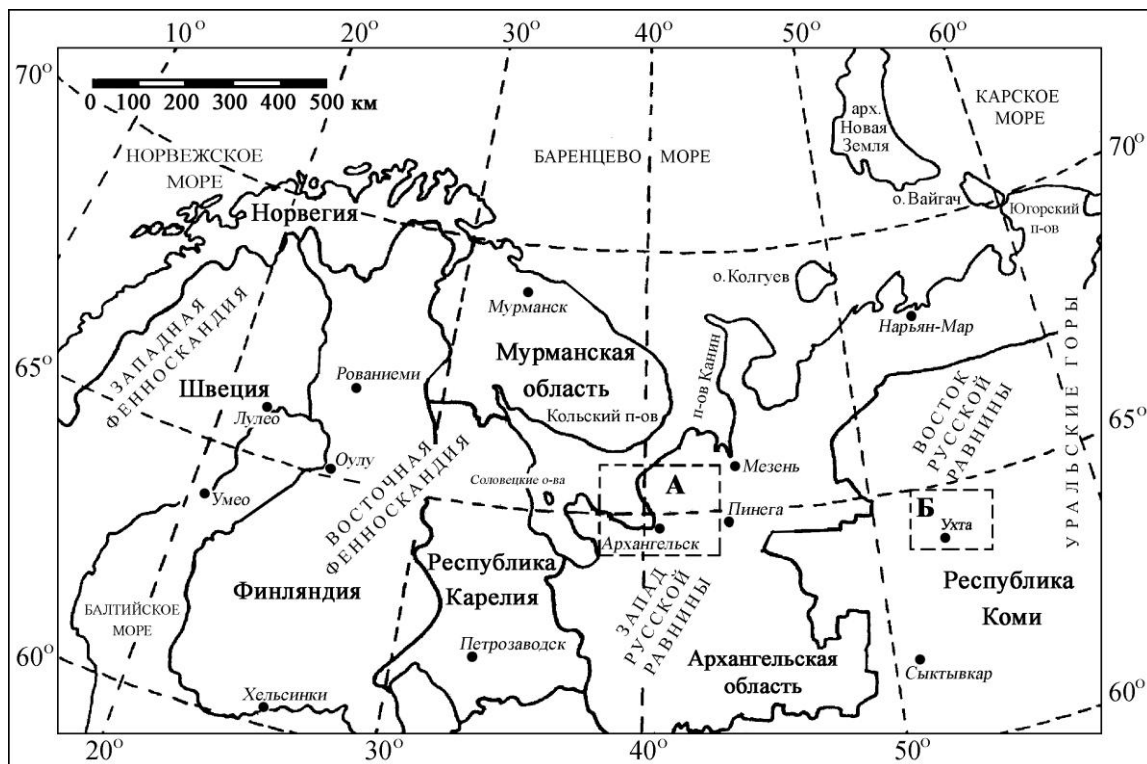


Рис. 1. Обзорная карта Северной Европы с обозначением районов полевых исследований. А – Беломорско-Кулойское плато и Онежский п-ов; Б – Южный Тиман.

Изучение топического распределения шмелей довольно проблематично в связи с особенностями их биологии (Болотов, Подболоцкая, 2003а). Традиционно проводят исследования без учета данных о местах гнездования тех или иных видов (Песенко, 1974). Судя по современным данным, шмели избегают фуражировать ближе, чем 350-600 м от гнезда (Dramstad, 1996; Saville et al., 1997), причем дальность фуражировки является видоспецифичной – например, у *B. muscorum* в среднем 55 м, *B. lapidarius* – 260 м, *B. terrestris* – 663 м (Walther-Hellwig, Frankl, 2000, 2000а). Обобщая сведения, изложенные в этих и других работах, можно заключить, что выборка шмелей, сделанная в данном местообитании, характеризует видовой состав не только этого участка, но и всех граничащих в радиусе не менее 2 км. Поэтому термин «топическая группировка, вполне устоявшийся для типологической характеристики многих таксонов (Татаринов, Долгин, 2001), затруднительно применять в отношении шмелей. На наш взгляд, речь должна идти о топических комплексах шмелей определенных экосистем, которые приурочены к конкретным ландшафтным выделам, включающим весь спектр основных биогеоценозов того или иного ключевого участка. Такой подход и был взят за основу при подготовке настоящей диссертационной работы. Ранг таких ландшафтных выделов в первом приближении близок к рангу урочища. По мнению С.А. Дыренкова (1984: стр. 148), такие выделы можно рассматривать как мезоэкосистему, отвечающую понятию «тип лесного массива». Описание растительности каждого из изученных участков вы-

полнялось по преобладающим типам фитоценозов на основе данных маршрутных исследований, анализа фондовых материалов и литературы (Леонтьев, 1935; Соколова, 1935; Губанов и др., 1976, 2002; Луговые травянистые растения..., 1990; Дегтева и др., 1997; Леса Республики Коми, 1999; Структура и динамика..., 2000).

Полевые работы проводили преимущественно во второй половине лета и начале сентября, когда видовое разнообразие топических комплексов шмелей максимально в силу наибольшей численности семей. Основным методом полевых работ был вылов всех встреченных особей шмелей без выбора в исследуемых местообитаниях с помощью энтомологического сачка (Песенко, 1972, 1982; Татаринев, Долгин, 2001; и др.). Метод позволяет получить случайные выборки, по которым можно обоснованно судить о соотношениях видов в составе топических комплексов.

Определение видовой принадлежности собранных шмелей проводили на основе работ А. Løken (1973) и Д.В. Панфилова (1978). Виды подрода *Psithyrus* определяли по А. Løken (1984), в отдельных случаях использовали также таблицы В. Pittioni (1939). Идентификацию самцов проводили на основании анализа морфологии копулятивного аппарата (Bumble Bees of the World, 2005). Латинские названия видов и подродов шмелей и их порядок в тексте работы приведены по каталогу мировой фауны этой систематической группы (Williams, 1998; Bumble Bees of the World, 2005).

При анализе структуры и разнообразия топических комплексов шмелей использовали несколько параметров. Для оценки относительного обилия шмелей использовали долю особей вида в сборах (%) и пятибалльную логарифмическую шкалу (Песенко, 1982). Характеристика видового разнообразия топических комплексов шмелей выполнена по следующим показателям: число видов, индексы Шеннона-Уивера, Маргалфа, Бергера-Паркера и Симпсона. Также использовали графики рангового распределения видов по обилию и гистограммы частотного распределения видов по баллам относительного обилия (Песенко, 1982; Мэгаран, 1992; Татаринев, Долгин, 2001). Сходство топических комплексов шмелей по структуре оценивали при помощи количественной формы индекса Чекановского-Серенсена (I_{CSb}). По рассчитанным коэффициентам проводили кластерный анализ методом присоединения объектов по невзвешенному среднему арифметическому сходству (UPGMA), результаты его представляли графически в виде дендрограмм. Расчет индексов разнообразия и сходства осуществляли в программе Biodiv (Ваев, Ренев, 1993).

Принадлежность шмелей к различным экологическим группам проводили по их топической приуроченности. При этом обобщили собственные и литературные данные по топическому распределению раз-

ных видов (Болотов, Колосова, 2006), поскольку этот вопрос ранее недостаточно обсуждался в литературе. К группе лесных видов шмелей мы относим *B. schrencki*, *B. consobrinus*, *B. cingulatus*, *B. modestus*, *B. pratorum*, *B. sporadicus*, и, предположительно, *B. semenoviellus*. К луговым видам шмелей принадлежат *B. ruderarius*, *B. veteranus*, *B. soroeensis*, *B. sichelii* и паразитические *B. rupestris*, *B. barbutellus*. В зональных лесных экосистемах северной тайги они практически не встречаются и в основном характерны для более южных природных зон. К данной группе можно отнести и *B. distinguendus* – вид явно луговой ориентации, но по сравнению с вышеперечисленными отличающийся большей холодоустойчивостью (Løken, 1973). Остальные виды шмелей региона: *B. bohemicus*, *B. norvegicus*, *B. flavidus*, *B. sylvestris*, *B. pascuorum*, *B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. jonellus*, *B. lucorum* – можно с определенной долей уверенности рассматривать как эвритопные виды, или убиквисты (ubiquitous) по терминологии скандинавских авторов (Løken, 1973; Bäckman, Tiainen, 2002).

Глава 4. Фауна и обилие шмелей в условиях зональных северотаежных еловых лесов восточной и западной частей Русской равнины

В главе проведен сравнительный анализ фауны и относительного обилия видов шмелей для зональных северотаежных ельников восточной и западной частей Русской равнины, а также распределение видов по экологическим группам. Фауна шмелей в условиях массивов зональных еловых лесов северной тайги Русской равнины насчитывает 18 видов и остается неизменной в направлении с востока на запад (табл. 2). Большинство видов шмелей, обнаруженных на исследуемой территории, широко распространены в таежной зоне Евразии. Соотношение видов шмелей по относительному обилию варьирует в зависимости от района исследований. На Тимане по численности преобладают *B. sporadicus* и *B. lucorum*, а на Беломорско-Кулойском плато – *B. schrencki*, *B. pascuorum*, в меньшей степени – *B. consobrinus*, *B. hypnorum* и *B. sporadicus*.

Причина географической изменчивости состава наиболее обильных видов в условиях массивов еловых лесов, возможно, связана с палеогеографическими особенностями региона по аналогии с растениями (Кучеров, 2003). При этом важен факт различий в распространении лесных видов шмелей на севере Европы. Так, *B. sporadicus*, *B. pratorum*, *B. cingulatus* и *B. consobrinus* заселили практически всю тайгу Северной Европы вплоть до скандинавского побережья (Løken, 1973). Однако, только первые два из них обитают на Соловецких островах (Болотов, Подболоцкая, 2003), а распространение *B. consobrinus* дизъюнктивно и

повторяет разрывы ареала аконита северного (Løken, 1973, Пеккаринен, 1988).

Таблица 2

Видовой состав и обилие шмелей в условиях зональных северотаежных еловых лесов на западе и востоке Русской равнины

№ п/п	Виды шмелей	Экол. гр.	Беломорско-Кулойское плато			Южный Тиман		
			<i>N</i> , экз.	<i>Id</i> , %	<i>B</i> , баллы	<i>N</i> , экз.	<i>Id</i> , %	<i>B</i> , баллы
1	<i>B. (Psithyrus) bohemicus</i> Seidl, 1837	e	55	2,91	3	8	1,28	2
2	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sp. –Schn., 1918)	e	15	0,79	2	14	2,24	3
3	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Ev., 1852	e	35	1,85	3	21	3,36	3
4	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> Lep., 1832	e	2	0,11	1	1	0,16	1
5	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lep., 1832)	e	10	0,53	2	4	0,64	1
6	<i>B. (Thoracobombus) schrencki</i> Mor., 1881	f	477	25,25	5	4	0,64	1
7	<i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scop., 1763)	e	415	21,97	4	31	4,96	3
8	<i>B. (Th.) veteranus</i> (F., 1793)	m	1	0,05	1	2	0,32	1
9	<i>B. (Megabombus) consobrinus</i> Dahlb., 1832	f	218	11,54	4	5	0,8	2
10	<i>B. (Mg.) hortorum</i> L., 1761	e	45	2,38	3	10	1,6	2
11	<i>B. (Subterraneobombus) distinguendus</i> Mor., 1869	m	12	0,64	2	9	1,44	2
12	<i>B. (Pyrobombus) hypnorum</i> L., 1758	e	98	5,19	4	19	3,04	3
13	<i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlb., 1854	f	85	4,5	3	39	6,24	3
14	<i>B. (Pr.) modestus</i> Ev., 1852	f	27	1,43	3	16	2,56	3
15	<i>B. (Pr.) pratorum</i> L., 1761	f	69	3,65	3	30	4,8	3
16	<i>B. (Pr.) jonellus</i> Kirby, 1802	e	46	2,44	3	26	4,16	3
17	<i>B. (s. str.) lucorum</i> L., 1761	e	75	3,97	3	121	19,36	4
18	<i>B. (s. str.) sporadicus</i> Nyl., 1848	f	204	10,8	4	265	42,4	5
	Всего:		1889	100,0		625	100,0	

N – общее число и особей в сборах, экз.; *I_d* – доля особей вида в сборах, %; *B* – баллы относительного обилия видов по пятибалльной логарифмической шкале (Песенко, 1982): 1 – очень редкие, 2 – редкие; 3 – обычные; 4 – многочисленные, 5 – массовые. Экологические группы: f – лесная, m – луговая, e – эвритопная.

Еще два вида – *B. schrencki* и *B. modestus* – в своем распространении ограничены переходной зоной между Русской равниной и Фенноскандией и не проникают далее на северо-запад Европы (Løken, 1973, Хумала, 2006). Так, крайняя северо-западная точка находки *B. schrencki* – заповедник «Кивач» (Хумала, 2006). Границы ареалов в переходной зоне между Русской равниной и Фенноскандией отмечаются и других систематических групп, например, у дневных чешуекрылых (Горбач,

1998; Татаринов, Долгин, 2001; Gorbunov, 2001), земноводных (Структура и динамика..., 2000) и растений (Кучеров, 2003).

Распределение видов шмелей зональных еловых лесов северной тайги по экологическим группам не имеет существенных различий между восточной и западной частями Русской равнины (табл. 2). В обоих случаях больше половины видового состава приходится на эвритопные виды (56 % фауны), а по обилию преобладают лесные (57 % особей в выборке). Участие луговых видов невелико (11 % фауны и не выше 2 % обилия).

Глава 5. Структура и разнообразие топических комплексов шмелей лесных экосистем северной тайги Русской равнины

В главе проведен анализ структуры и разнообразия топических комплексов шмелей в 12 лесных экосистемах северной тайги Русской равнины и выделены общие закономерности их формирования в зависимости от экологических условий.

Топические комплексы шмелей зональных еловых лесов северной тайги Русской равнины сходны по видовому составу и насчитывают от 10 до 16 видов (табл. 3).

Таблица 3

Видовое разнообразие и численно преобладающие виды топических комплексов шмелей в условиях лесных экосистем северной тайги Русской равнины

Индексы	I ¹	II ¹	III ¹	IV ¹	V ²	VI ³	VII ⁴	VIII ⁵	IX ⁶	X ⁷	XI ⁸	XII ⁵
Шеннона, H'	1,89	1,96	1,74	1,77	2,17	2,30	1,75	2,39	1,84	2,58	1,29	0,90
Маргалефа, D_{Mg}	2,77	2,20	2,36	1,85	2,79	2,66	1,85	2,72	2,01	3,4	1,52	1,60
Берг.-Парк., D_{B-P}	0,46	0,41	0,45	0,39	0,24	0,21	0,37	0,29	0,36	0,18	0,53	0,79
Симпсона, D_{Sm}	0,26	0,21	0,27	0,24	0,15	0,13	0,23	0,13	0,21	0,09	0,36	0,64
Число видов, S	15	13	12	10	15	15	11	16	15	22	10	10

Местообитания шмелей: зональные еловые леса: I – Лыаель; II – Велью; III – Седью; IV – Пармаель; V – Сотка; VI – Ижма; VII – Светлые озера; VIII – оз. Сычево; IX – Мосеев лог; аazonальный пойменный лес: X – р. Пинега; вырубки: XI – Сюзьма; вторичный березняк: XII – Луковецкий.

Численно преобладающие виды шмелей (4 и 5-й баллы, расположены в порядке убывания относительного обилия): ¹ – *B. sporadicus*, *B. lucorum*; ² – *B. schrencki*, *B. hypnorum*, *B. pascuorum*; ³ – *B. pascuorum*, *B. bohemicus*, *B. schrencki*; ⁴ – *B. pascuorum*, *B. lucorum*, *B. pratense*, *B. sporadicus*; ⁵ – *B. pascuorum*; ⁶ – *B. schrencki*, *B. pascuorum*, *B. consobrinus*, *B. sporadicus*; ⁷ – *B. bohemicus*, *B. pascuorum*, *B. soroensis*, *B. lucorum*, *B. sichelii*; ⁸ – *B. pascuorum*, *B. lucorum*, *B. bohemicus*.

В направлении с востока на запад Русской равнины происходит перестройка набора численно преобладающих видов в топических комплексах шмелей, при этом их суммарный видовой состав остается практически без изменений. Так, на Южном Тимане во всех изученных комплексах шмелей наиболее многочисленны *B. sporadicus* и *B. lucorum* (табл. 3). На западе Русской равнины состав доминирующих видов в

лесных экосистемах менее однороден, однако в большинстве комплексов преобладают *B. schrencki* и *B. pascuorum*. Помимо них, в число многочисленных видов могут входить также *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. bohemicus*, *B. lucorum*, *B. sporadicus*, *B. consobrinus*.

Структура комплексов зональных еловых лесов достаточно неоднородна – они характеризуются низкой выравненностью по обилию за счет очень высокой численности отдельных видов (рис. 2). Соответственно, показатели видового разнообразия здесь невысокие. По обилию в зависимости от комплекса преобладают лесные или эвритоппные виды. Первые могут составлять от 30 до 70 %, вторые – от 30 до 65 % выборок. Доля особей луговых видов во всех изученных комплексах крайне низка и не превышает 5 %.

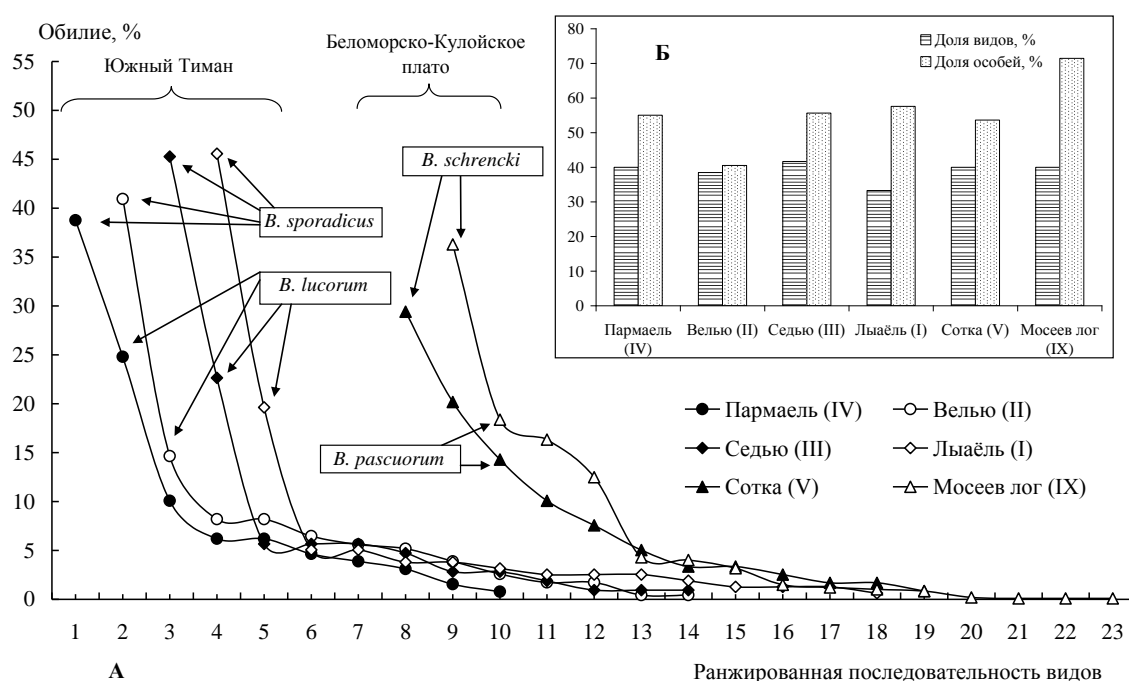


Рис. 2. Ранговое распределение видов по обилию в топических комплексах шмелей крупнотравных еловых лесов северной тайги Русской равнины с указанием численно преобладающих видов (4-5-й баллы обилия) (А) и участие в их составе лесных видов (Б).

Состав топического комплекса шмелей в пределах аazonальной лесной экосистемы в долине крупной реки (р. Пинега) представлен 22 видами. Здесь расширен спектр луговых видов шмелей – присутствуют *B. ruderarius*, *B. veteranus*, *B. soroensis*, *B. sichelii*, *B. rupestris*, *B. barbutellus*, типичные для более южных природных зон (рис. 3). Набор численно преобладающих видов иной по сравнению с комплексами шмелей зональной темнохвойной тайги и включает *B. pascuorum*, *B. soroensis*, *B. lucorum*, *B. sichelii* и *B. bohemicus*. Структура данного комплекса более выровнена по обилию, а видовое разнообразие гораздо выше, чем в зональных лесах (табл. 3). По обилию здесь преобладают

виды эвритопной группы – 58 %, на луговые виды приходится 28 %, а на лесные – всего лишь 14 %.

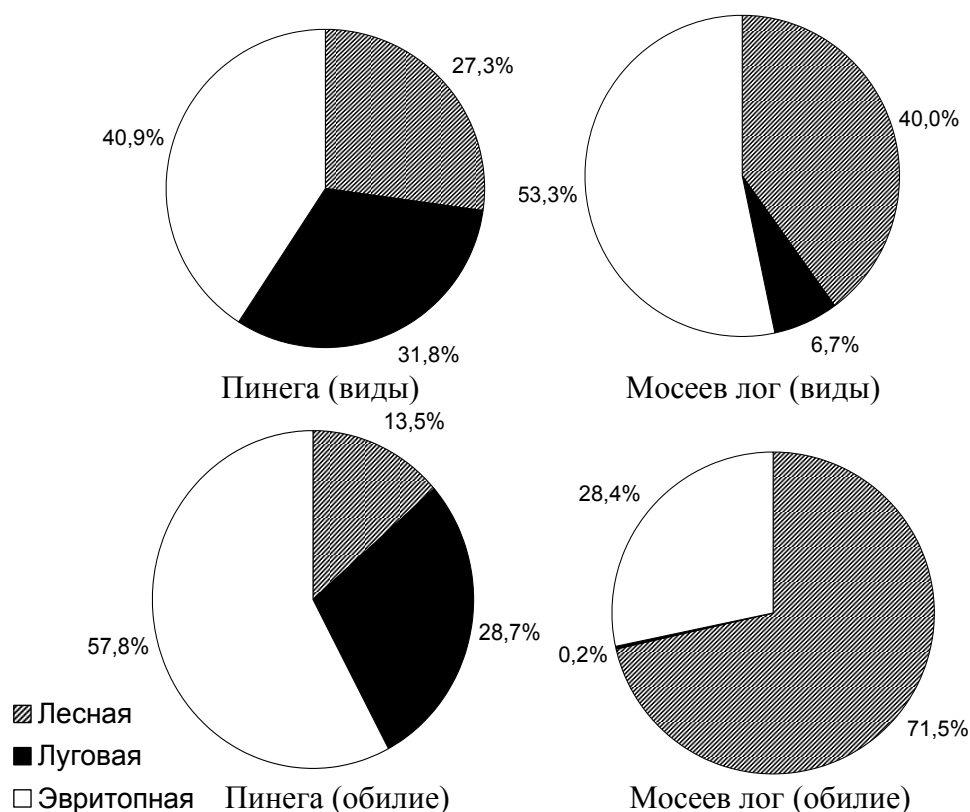


Рис. 3. Доля видов и особей разных экологических групп в топических комплексах шмелей азонального пойменного леса (Пинега) в сравнении с ельником крупнотравным (Мосеев лог).

В условиях лесопользования (вырубки и молодые вторичные леса на месте зональных ельников) происходит перестройка в структуре комплексов. По численности резко преобладают *B. pascuorum*, *B. lucorum* и *B. bohemicus*, обилие остальных видов снижено, структура комплексов неоднородна (рис. 4). Доля особей эвритопных видов – 96 % на вырубках и 89 % в березняках. Показатели видового разнообразия таких топических комплексов шмелей характеризуются низкими величинами. Вероятная причина – малое разнообразие трофических ресурсов в условиях антропогенно нарушенных лесных местообитаний.

Группирование топических комплексов шмелей по видовому составу и структуре, с одной стороны, отражает их географическую (долготную) изменчивость, а с другой – роль экологических условий соответствующих ландшафтных выделов и антропогенного фактора (лесопользование) (рис. 5). В частности, для зональных еловых лесов четко прослеживается разделение комплексов шмелей Южного Тимана и Беломорско-Кулойского плато. Очевидно, что здесь ведущую роль играет географическое положение конкретного пункта, определяющее различия в структуре комплексов, отмеченные выше.

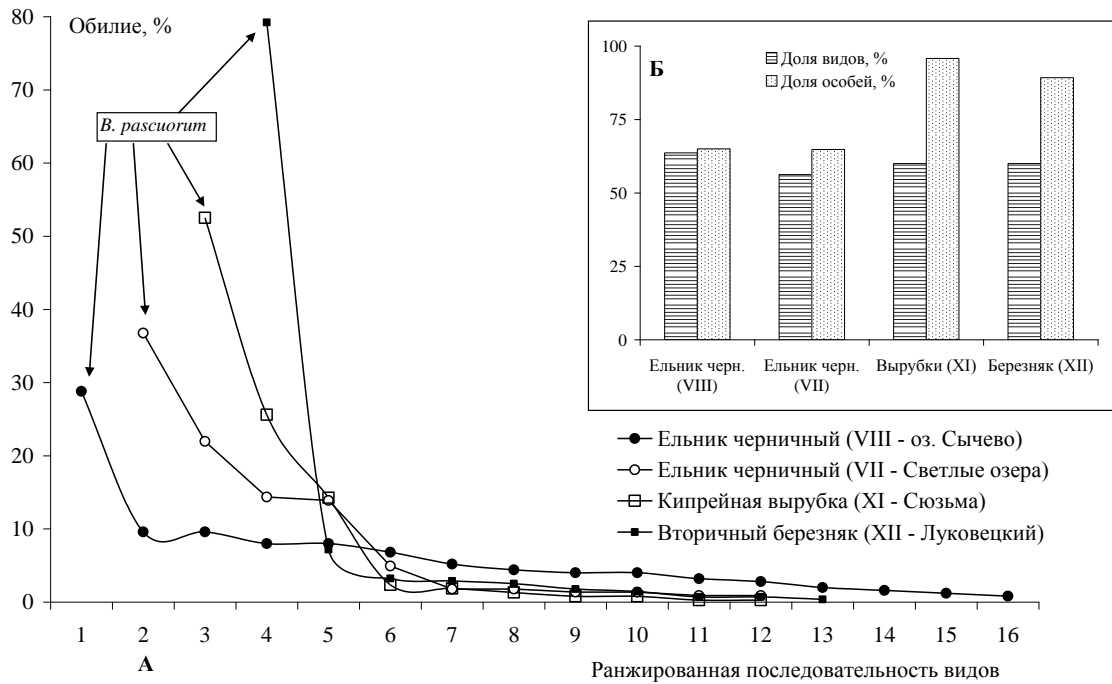


Рис. 4. Изменение рангового распределения видов по обилию в топических комплексах шмелей зональных ельников в условиях лесопользования (А) и участия эвритопных видов в этом ряду (Б).

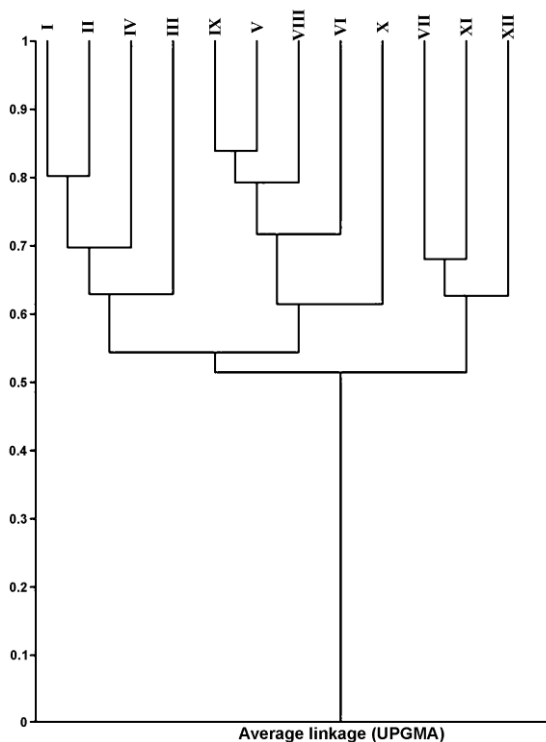


Рис. 5. Дендрограмма сходства топических комплексов шмелей лесных экосистем северной тайги Русской равнины (индекс Чекановского-Серенсена, %).

Местообитания шмелей: зональные еловые леса: I – Лыяель; II – Велью; III – Седью; IV – Пармаель; V – Сотка; VI – Ижма; VII – Светлые озера; VIII – оз. Сычево; IX – Моосев лог; азональный пойменный лес: X – р. Пинега; вырубки: XI – Сюзьма; вторичный березняк: XII – Луковецкий.

При этом параметры видового разнообразия и ранговое распределение видов по обилию в лесных топических комплексах Тимана и Беломорско-Кулойского плато зависят, в первую очередь, от экологических условий определенных местообитаний. Так, ельники крупнотрав-

ные отличаются значимым участием в составе живого напочвенного покрова видов растений, относящихся к группе евросибирского приручейно-горнолугового высокотравья (например, энтомофильные растения аконит северный, скерда сибирская, бодяки огородный и разнолистный, и др.). С этими видами растений трофически связаны лесные виды шмелей. К примеру, *V. consobrinus* связан с аконитом северным – даже кружево ареала этого вида шмелей в Европе увязывается с распространением аконита (Løken, 1973, Пеккаринен, 1988). Соответственно, в экосистемах зональных еловых лесов наиболее высоко суммарное обилие лесных видов шмелей, причем на востоке Русской равнины из них преобладает *V. sporadicus*, а на западе – *V. schrencki*.

В азональных экосистемах крупных речных долин различные леса сочетаются с фрагментами открытых лугов, где преобладают мезофильное разнотравье и бобовые. Участие видов растений евросибирского высокотравья здесь невелико. Кроме того, в крупных речных долинах формируется более теплый мезоклимат (Гольцберг, 1961; Микроклимат СССР, 1967). Сюда с юга проникают луговые виды, не характерные для зональных северотаежных лесов – *V. ruderarius*, *V. veteranus*, *V. soroeensis*, *V. sichelii*, *V. rupestris* и *V. barbutellus*. Продвижение на север таежной зоны южных видов по долинам крупных рек наблюдается также у чешуекрылых (Болотов, 2004), жужелиц (Филиппов, Зезин, 2004; Шарова, Филиппов, 2004), птиц (Естафьев, 1999; Асоскова, 2001) и других таксонов. Долины крупных рек представляют собой, с одной стороны, миграционные пути для проникновения на Север луговых видов шмелей, а с другой – экотонные зоны с высокой комплексностью местообитаний, где возможно успешное внедрение этих видов в экосистемы.

ВЫВОДЫ

1. Фауна шмелей в условиях зональных еловых лесов северной тайги Русской равнины насчитывает 18 видов, в азональной лесной экосистеме в долине крупной реки (р. Пинега) отмечено 22 вида. Наибольшее число видов принадлежит к под родам *Pyrobombus* и *Psithyrus*.
2. Видовой состав шмелей зональных еловых лесов северной тайги Русской равнины однороден в направлении с востока на запад; для этого региона типичны виды *V. schrencki* и *V. modestus*, не проникающие далее на северо-запад Европы. В долготном направлении прослеживается перестройка набора численно преобладающих видов шмелей в лесных экосистемах.
3. Топические комплексы шмелей зональных лесов северной тайги Русской равнины отличаются сходным по величине и невысоким видовым разнообразием. Для большинства комплексов типичны низкие значения индексов видового разнообразия и богатства и довольно высокие пока-

затели индексов доминирования из-за наличия в их структуре видов, резко преобладающих по численности.

4. Видовое разнообразие топических комплексов шмелей максимально в долинах крупных рек за счет появления в составе комплексов луговых видов, не свойственных для зональных таежных лесов. Речные долины представляют собой, с одной стороны, миграционные пути для проникновения на Север более южных видов, а с другой – экотонные зоны с высокой комплексностью местообитаний, где возможно успешное внедрение этих видов в экосистемы.

5. Видовое разнообразие топических комплексов шмелей зональных ельников в условиях лесопользования снижается, на вырубках и в молодых вторичных лесах по обилию резко преобладают эвритопные виды. Это обусловлено специфическими экологическими условиями антропогенно нарушенных местообитаний и меньшим разнообразием трофических ресурсов для шмелей.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. **Колосова Ю.С.**, Болотов И.Н. Фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) карстовых ландшафтов европейской северной тайги (на примере Пинежского заповедника) // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докл. науч. конф. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2004. С. 129-131.
2. **Колосова Ю.С.**, Болотов И.Н. Биоразнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) карстовых ландшафтов европейской северной тайги на западе Русской равнины // Экологическое образование и экологическая наука: сотрудничество и проблемы. Материалы докл. межд. науч. конф. Архангельск: ПомГУ, 2004а. С. 216-220.
3. **Колосова Ю.С.** Видовое разнообразие и фауногенез шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombini*) карстовых ландшафтов северной тайги на западе Русской равнины // Сибирская зоологическая конференция. Материалы докл. всеросс. конф. Новосибирск, 2004. С. 48-50.
4. **Колосова Ю.С.** Закономерности формирования локальных фаун шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombini*) северотаежных ландшафтов Русской равнины в областях развития карста // Вестник Томского гос. университета. Серия «Естественные науки», Томск, 2004а. С. 25–26.
5. Болотов И.Н., **Колосова Ю.С.** Биоразнообразие и голоценовый фауногенез шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombini*) Пинежского заповедника и низовьев реки Пинеги // Летопись природы Пинежского заповедника: история, современное состояние и перспективы мониторинга природного комплекса. Материалы докл. межд. семинара. Пинега, 2004. С. 26-29.
6. **Колосова Ю.С.**, Болотов И.Н. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombini*) Европейского Севера России. Пинеж-

- ский государственный заповедник и низовья р. Пинеги // Вестник Поморского университета (сер. ест-е и точные науки), 2005. № 1. С 60-73.
7. **Колосова Ю.С.** Топическое распределение охраняемых видов шмелей островных и материковых ландшафтов северной тайги запада Русской равнины // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. научн. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 2005. С. 115.
8. **Колосова Ю.С.** Топическое распределение охраняемых видов шмелей островных и материковых ландшафтов северной тайги запада Русской равнины // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. научн. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 2005а. С. 73-75.
9. **Колосова Ю.С.** Биоразнообразие и голоценовый фауногенез шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) островных и материковых ландшафтов на севере Русской равнины // Успехи соврем. естествознания, 2005б. № 3. С. 101–104.
10. **Колосова Ю.С.** Видовое разнообразие шмелей старовозрастных лесов северной тайги (на примере Пинежского заповедника) // Тез. докл. IV совещания межд. контактного форума по сохранению местообитаний в Баренцевом регионе. Сыктывкар, 2005в. С. 88–90.
11. **Колосова Ю.С.** Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) северотаежных ландшафтов Среднего Тимана // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. материалов II Всероссийской науч. конф. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 106–107.
12. Болотов И.Н., **Колосова Ю.С.** Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) в условиях северотаежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // Экология, 2006. № 3. С. 173-183.
13. **Колосова Ю.С.**, Подболоцкая М.В. Биоразнообразие и мониторинг насекомых-опылителей Соловецкого архипелага // Мониторинг природной среды Соловецкого архипелага: предварительные результаты и дальнейшие перспективы. Тез. докл. научн. конф. Соловки, 2006. С. 57-58.
14. **Колосова Ю.С.** Особенности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) северной тайги Русской равнины // Академическая наука и ее роль в развитии производительных сил в северных регионах России. Всероссийская конф. с межд. участием. 19-23 июня 2006: [Электронный ресурс]. Электронные, текстовые, граф. данные. Архангельск: ИЭПС УрО РАН, 2006а. 1. электрон. оптич. диск (CD-ROM): цв. заглав. с экрана.

Подписано в печать 20.12.2006.
Формат 60×84 1/16. Бумага писчая. Тираж 100 экз.
Объем 1,0 п. л. Заказ № 7

Издательский центр ПГУ
163002, Архангельск, пр. Ломоносова, 6