

**МИНОБРНАУКИ РОССИИ**

**Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова»**

Кафедра экологии и зоологии

Сдано на кафедру

«\_\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Заведующий кафедрой

д.б.н., профессор

М.В. Ястребов

\_\_\_\_\_  
(подпись)

**Фауна шмелей (Apidae: Bombini) Ярославской области**

(направление подготовки 06.03.01 Биология)

Научный руководитель  
старший преподаватель

\_\_\_\_\_ А.А. Русинов  
(подпись)

«\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Студент группы Б-41 БО

\_\_\_\_\_ С.А. Басов  
(подпись)

«\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2019 г.

Ярославль 2019 г.

## РЕФЕРАТ

67 стр., 5 табл., 20 рис., 110 источников, 3 приложения.

*BOMBUS*, *PSITHYRUS*, BOMBINI, APIDAE, ШМЕЛИ, ФАУНА ШМЕЛЕЙ,  
ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ, РЕДКИЕ ВИДЫ

Объект исследования - шмели (*Bombus*) Ярославской области. Цель работы - изучение фауны шмелей Ярославской области.

Впервые для Ярославской области приводится полный список видов шмелей. Сбор материала производили в 48 точках на территории области, всего было обработано 2936 экземпляра и выявлено 33 вида, еще 5 указываются по литературным данным. Впервые для области отмечается 6 видов шмелей. Выделено 11 широтно-долготных ареалогических групп, среди которых преобладает транспалеарктическая температурная. Комплексный анализ топических групп показал доминирование луговых видов. Отмечены клептопаразитические связи для выявленных видов. Дана характеристика населения шмелей различных биотопов и природных зон, а так же территории всей области. Восемь видов отмечены как редкие и будут предложены для внесения в региональную Красную книгу. Данные расширяют представление о фауне Ярославской области и могут быть использованы в дальнейшем для долгосрочного мониторинга.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	7
1.1. Таксономия и объем трибы <i>Vombini</i> .....	7
1.2. Биология представителей рода <i>Bombus</i> .....	8
1.3. Социальная структура и клептопаразитизм .....	12
1.4. Фауна шмелей России .....	15
1.5. История изучения шмелей в Ярославской области .....	15
1.6. Охрана представителей рода <i>Bombus</i> .....	17
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ .....	18
3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ .....	25
3.1. Видовой состав шмелей Ярославской области .....	25
3.2. Зоогеографическая структура фауны шмелей Ярославской области .....	31
3.3. Экологические особенности шмелей Ярославской области .....	34
3.4. Населения шмелей Ярославской области .....	39
3.5. Частота встречаемости и виды, нуждающиеся в охране .....	45
ВЫВОДЫ .....	49
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	50
Приложение 1 .....	61
Приложение 2 .....	64
Приложение 3 .....	66

## ВВЕДЕНИЕ

Глобальные изменения климата и деятельность человека значительно влияют на жизнь биоты и все чаще рассматриваются не только в мировых масштабах, но и на региональном уровне. Именно поэтому проблема выявления локальных фаун крайне актуальна (Колесова, 2010б). В настоящее время мониторинг биоразнообразия является значимым аспектом мониторинга окружающей среды. Изменение видового состава и численности видов является важным показателем для оценки степени загрязнения (Ясюкевич и др., 2010). Необходимо выбрать адекватных организмов-индикаторов, наиболее полно отражающих суть происходящих изменений. Насекомые, как пойкилотермные животные, очень чувствительны к изменению климата, а их большое разнообразие и численность делают их удобным объектом для исследований (Колесова, 2010б).

Среди насекомых именно шмели обладают особой биоиндикационной ролью. Они крайне чувствительны к количеству атмосферных осадков, а так же температуре воздуха в летние месяцы (Николаева, 2016). Аномальные оттепели тоже оказывают негативное действие, нарушая нормальный ход зимовки, что по результатам исследователей (Ясюкевич и др., 2010), ведет к снижению биоразнообразия и численности шмелей, которые, тем не менее, имеют широкое распространение, и отсутствуют в настоящий момент только в Антарктиде и на некоторых островах и архипелагах (Филиппов, Долгин, 2011). Географическое распределение шмелей позволяет судить не только о современных экологических условиях ландшафтов, но и об их изменениях в прошлом (Панфилов, 1957). Способность шмелей поддерживать температуру тела выше окружающей среды позволила им широко расселиться в северных широтах, где они стали весьма многочисленными. Высокое видовое разнообразие именно в бореальной зоне делает их удобным объектом для исследований (Филиппов, Долгин, 2011). Именно поэтому шмели активно изучаются в северных регионах Европы (Løken, 1973, 1984) и России (Болотов,

Подболоцкая, 2003; Березин, Ткачева, 2007; Потапов, Колосова, 2016; Филиппов, 2016 и др.).

Сохранению и устойчивости экосистем во многом способствуют мутуалистические взаимоотношения шмелей и цветковых растений (Коновалова, 2009). Шмели составляют около 85–95% от общего числа особей Apoidea в тундрах Евразии, а в таежной зоне Европы и Западной Сибири 55–70% (Панфилов, 1968), и поэтому являются одними из главных опылителей. Высокую эффективность в опылении человек научился применять в практике шмелеводства, что на настоящий момент является актуальным направлением развития тепличного хозяйства (Пономарев, 2004).

Все чаще появляются данные о сокращении численности шмелей в мире. Причины их исчезновения на настоящий момент до конца не известны и требуют дальнейших исследований (Коновалова, 2009), но это акцентирует внимание на таком немаловажном вопросе как охрана видов. Шмели охраняются на разных уровнях: входят в список Международного союза охраны природы (The IUCN Red List of Threatened Species) - МСОП (The IUCN..., 2019), а так же Красные книги стран, в том числе России и отдельных ее регионов (Голубева, 2008). Однако на региональном уровне в Ярославской области шмели не охраняются (Красная..., 2015), и выявление фауны помогло бы определить круг уязвимых видов.

Шмели быстро реагируют на антропогенную трансформацию заселяемых ими биотопов сокращением ареалов и снижением видового разнообразия (Колосова, 2010). В городских условиях антропогенная нагрузка выражается в разрушении естественных местообитаний и замене их окультуренными ландшафтами малопригодными для существования этих насекомых (Ясюкевич и др., 2010). С другой стороны, умеренные преобразования могут приводить и к увеличению разнообразия данной группы в результате формирования вторичных, открытых фитоценозов, а так же опушечных биоценозов, где высока доля лесных видов (Колосова, Потапов, 2011). Таким образом, шмели все чаще применяются как биоиндикаторы состояния не только природных

экосистем (Балукова, 2007; Колесова, 2010б), но и антропогенных ландшафтов (Коновалова, 2009; Ясюкевич, Ривкин, 2005; Ясюкевич и др., 2010). Однако использование биоиндикации невозможно без фаунистических данных, что подчеркивает актуальность выявления видового состава для Ярославской области, который к настоящему времени еще не до конца установлен. Соответственно данной проблеме были сформулированы цель и задачи исследования.

**Цель работы:** изучить фауну шмелей (*Bombus*) Ярославской области.

**Задачи:**

1. Установить видовой состав шмелей Ярославской области;
2. Изучить зоогеографическую структуру фауны шмелей, их население и экологические особенности на территории Ярославской области;
3. Определить частоту встречаемости видов шмелей и выявить виды, нуждающиеся в охране.

# 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

## 1.1. Таксономия и объем трибы *Vombini*

Несмотря на узнаваемый облик шмелей, вопрос о систематике таксона длительное время оставался неразрешенным. В различных изданиях шмели рассматривались и как отдельное семейство (Skorikov, 1913), и как род (Скориков, 1922а). Особенно долго велись дискуссии о включении клептопаразитических видов *Psithyrus* Lepeletier de Saint-Fargeau, 1833 в состав рода *Bombus*. Подрод *Psithyrus* длительное время указывался в ранге рода в семействе настоящих пчел *Apidae*.

Сам термин *Bombus* появился в 1802 году и был введен Латрейллем, который сам включал туда 13 видов (Williams, 1998). Постепенно это число росло, но часто составляемые списки видов относились только к отдельным регионам: Ф. Смит приводит 87 видов шмелей (Smith, 1854), а спустя 40 лет Далла Торе – уже 255 видов (Dalla Torre, 1896). Однако этот список включал множество синонимов и уже к 1899 сократился до 157 видов (Williams, 1998). В 1922 году Скориковым был представлен список, содержащий 237 видов (не включая *Psithyrus*), однако в нем так же имелись синонимы (Williams 1998).

Таким образом, уже в то время стало понятно, что внутренняя структура рода *Bombus* сложна, и целый ряд авторов внесли свои предложения по дроблению его на множество подродов (Dalla Torre, 1880; Radoszkowski, 1884; Robertson, 1903; Richards, 1929). В результате появилось огромное число различных систем, которые включали много синонимичных названий, а сама эта система стала громоздкой и неудобной в использовании, т.к. определительные ключи часто были неполными и неточными.

Выделенные П. Вильямсом (Paul Williams) 38 родов в его каталоге (Williams, 1998), до сих пор не теряющем своей актуальности, были использованы при установлении филогенетического древа Кемероном с соавторами (Cameron et al., 2007). Современные методы исследования ДНК,

16S рибосом и ферментов позволили ему разделить род *Bombus* на 38 подродов различного объема. Такая система, несмотря на точность метода, оказалась неудобна. Вильямс высказывается о необходимости упрощения схемы и выделения из неё монофилетических групп. Им было предложено использование морфологических признаков, экологии и биологии видов, основанное на генетическом анализе. В своей работе об упрощенной системе подродов *Bombus* (Williams et al., 2008) он указывает на ряд ключевых признаков, которые служат для выделения 15 подродов шмелей, к которым он приводит определительные ключи. Эта система на данный момент признана большинством исследователей и активно используется. Следует отметить, что в ней окончательно закрепляется положение *Psithyrus* в ранге подрода.

Согласно современным представлениям триба *Vombini* включает единственный род *Bombus* с 15 подродами и 264 видами (Аннотированный..., 2017).

Помимо вопросов внутренней структуры рода немаловажно его положение и в более крупных таксономических группах. Современные генетические методы показывают, что шмели вместе с *Apini* (медоносные пчёлы), *Euglossini* (орхидные пчёлы) и *Meliponini* (безжалые пчёлы), являются монофилетической группой семейства *Apidae*, где все четыре таксона входят в состав пчел имеющих корзиночки (*Corbiculates*). Внутри этой группы шмели наиболее близки к безжалым пчелам, а медоносные эволюционно ближе к орхидейным, это подтверждается и анализом формирования социальности внутри этих групп (Cardinal, Danforth, 2011).

## **1.2. Биология представителей рода *Bombus***

В шмелиных семьях обнаруживаются значительные колебания по численности, как между разными видами, так и среди колоний одного вида. В умеренной зоне обычно появляется лишь одна репродуктивная генерация во второй половине лета (Радченко, Песенко, 1994). В средних широтах число



особей обычно колеблется в пределах 100-200 особей (Малышев, 1963). Для колонии шмелей характерно многоэтапное развитие от появления самки-основательницы до распада семьи.

У перезимовавших репродуктивных самок, оплодотворенных еще осенью прошлого года, оварии развиты слабо и они еще не способны откладывать яйца. Это связано с низким содержанием ювенильных гормонов в гемолимфе (Röseler, Röseler, 1977). Для увеличения количества гормона самка в течение нескольких недель усиленно питается, накапливая гликоген и липиды. Все это приводит к тому, что в овариях начинают развиваться первые яйца, и активизируется гнездостроительный инстинкт. Свои гнезда шмели располагают в заброшенных норах мышевидных грызунов, пустотах под корнями деревьев и пней, небольших ямках на поверхности почвы, старых гнездах птиц, дуплах в деревьях и т.д. В выбранном месте самка-основательница увлажняет гнездовой материал нектаром и формирует в центре полость (диаметр 25-40 мм, высота 18-20 мм). Выделяемое телом самки тепло способствует просыханию и склеиванию материалов гнезда. После этого она укрепляет его с помощью воска. Вход в гнездовую камеру представляет длинный туннель до 1,5 м длиной и шириной достаточной для того, что бы в нем могли разминуться две особи (Радченко, Песенко, 1994).

Формируя первый выводок, самка создает в центре гнезда пыльцевой комок смоченный нектаром. Туда она помещает 1-16 яиц, имеющих в среднем длину 3-4 мм и диаметр 1 мм (Free, Butler, 1959). Затем самка засыпает их сверху пылью и покрывает пыльцевой комок с яйцами восковой оболочкой. Таким образом, получается одна большая восковая ячейка, которую в литературе называют пакетом с расплодом или выводковой камерой. После того как самка-основательница закончит формирование камеры для 1-го выводка, она приступает к изготовлению сосуда из воска (диаметр 10-15 мм, высота 15-20 мм), который она располагает около выхода внутри гнезда. Этот сосуд называется медовым горшочком, а запасаемый в нем мед используется для питания при неблагоприятных погодных условиях и в ночное время при

инкубации потомства. Личинки появляются спустя 3-5 суток инкубации. В пищу они используют пыльцу из выводковой камеры. Спустя время самка проделывает отверстия в стенке камеры для кормления нектаром, который она отрыгивает непосредственно личинкам. Пыльцу личинки получают через два специальных отверстия в крыше камеры. В зависимости от погоды через 6-14 суток личинки плетут коконы. Самка счищает с коконов воск и использует его для сооружения новых выводковых камер.

Согласно литературе уход за вторым и последующими выводками осуществляют рабочие особи, с появлением которых формируется шмелиная семья. Питание происходит либо отрыгиваемой смесью пыльцы и нектара, или же личинки самостоятельно поглощают пыльцу из специальных карманов на камере (Радченко, Песенко, 1994).

Шмели способны очень точно поддерживать уровень влажности, аэрации и температуры в гнезде. Ученые уже давно (Newport, 1837) заметили эти особенности, благодаря которым шмелям удается существовать даже в регионах с относительно низкими температурами. Было установлено, что благодаря сокращениям грудной мускулатуры и обмену гемолимфы между метасомой и мезосомой шмелям удается поддерживать температуру в гнезде в пределах 22 - 34° при колебании температуры окружающей среды от 3 до 33° (Heinrich, 1977). С увеличением колонии возрастает потребность в кислороде, для поддержания необходимого уровня шмели вентилируют гнездо, активно маша крыльями и нагнетая тем самым свежий воздух. При этом генерируются звуки в 2 диапазонах: первый – в области 130-200 Гц и второй – 370-440 Гц (Еськов, 1982). В литературе указывается, что подобные звуки рано утром способствуют пробуждению колонии и таких шмелей стали называть «трубачами» (Радченко, Песенко, 1994).

Для сохранения стерильности рабочей касты матка подавляет развитие овариев с помощью феромонов-праймеров, действие которых распространяется по нервным путям рабочих особей, снижая активность их прилежащих тел (Röseler et al., 1981). Очевидно, феромоны не только оказывают влияние на

развитие овариев, но и служат сигналом репродуктивности самки, что вызывает резорбцию яиц у рабочих. Однако нередко наиболее крупные особи из старших генераций так же могут становиться яйцекладущими. По наблюдениям некоторых авторов известно, что такие особи еще до начала откладки яиц изменяют свое поведение: концентрируются вокруг матки и перестают выполнять работы в гнезде. Известны случаи даже когда такие особи после начала откладки яиц изгоняют матку (Honk et al., 1981). Наиболее вероятно, что это связано с прекращением производства репродуктивных самок и переключением матки на выведение самцов, выкармливание которых противоречит генетическим интересам рабочих особей. Отмечены факты, что рабочие особи шмелей иногда воруют и поедают яйца, отложенные их маткой. Такое поведение возможно следует объяснить развитием у них овариев и, как следствие, агрессивное поведение по отношению к другим репродуктивным особям и их расплоду.

На последнем этапе существования семьи происходит выведение половых форм, при этом самка полностью прекращает производить рабочих особей. До сих пор неясно, с чем связано начало переключения семьи на выращивание репродуктивных особей. Одни авторы (Plowright, Jay, 1968; Röseler, 1970) считают, что появление репродуктивных самок связано с большим объемом получаемого корма в следствии смещение в семье соотношения между рабочими особями и личинками в сторону первых. Другие на основе физиологии личинок указывают на изменение не только количественного, но и качественного состава корма личинок репродуктивных особей (Röseler, 1970). Таким образом, считается, что кастовая принадлежность формируется за счет эпигенетической регуляции морфогенеза, которая зависит от особенностей питания личинок. Одновременно с репродуктивными самками в семьях шмелей начинают выводиться и самцы, в производстве которых большую роль играют яйцекладущие рабочие. За счет этого соотношение полов, выводимых в семьях шмелей, бывает отчетливо сдвинуто в сторону самцов.

Отродившиеся репродуктивные самки в течение некоторого периода помогают в содержании гнезда, и даже могут участвовать в фуражировке (Sakagami, 1976). Отродившиеся самцы не выполняют никаких работ внутри гнезда, кроме помощи в инкубации потомства (Cameron, 1985), и вскоре (через 3-5 дней) покидают гнездо. Некоторые из них метят определенные территории, которые они охраняют от вторжения других самцов. Более того, самцы видов, имеющих сходное строение гениталий, выбирают для патрулирования территорий разные ярусы растительности (Радченко, Песенко, 1994). Через 2-3 недели после отрождения самки копулируют с самцами (Röseler, 1974), и с наступлением второй половины лета семьи распадаются.

Оплодотворенные самки занимаются поиском мест зимовки. В литературе (Радченко, Песенко 1994) отмечено, что температура окружающего воздуха не является единственным фактором вступления в перезимовку. Самки зимуют во мху, в торфе, под лесной подстилкой, в компосте из сухих листьев, в супесчаных обрывах и в других укрытиях. Весь период зимовки самки проводят стоя на согнутых ногах, не касаясь стенок полости, или лежа на спине. От промерзания их защищают гликогены, которые с наступлением холодов преобразуются в глицерол.

### **1.3. Социальная структура и клептопаразитизм**

Большинство известных видов шмелей ведут примитивно-эусоциальную жизнь, однако, встречаются и виды, являющиеся клептопаразитами других шмелей.

По Мичнеру (Michener, 1969), шмели относятся к группе эусоциальных насекомых. Эусоциальными понимаются (Радченко, Песенко, 1994) колонии, состоящие из матки и ее взрослых дочерей, из которых, по крайней мере, отдельные являются нерепродуктивными рабочими особями и никогда не основывают собственных гнезд.

Эусоциальные колонии Мичнер подразделяет на две группы:

- Прimitивно-эусоциальные – колонии, в которых касты морфологически не дифференцированы и матка может самостоятельно основать гнездо и вырастить свое потомство. Такой тип устройства колоний характерен для многих Halictinae, Allodapini, и части *Ceratina*, *Xylocopa*, Euglossinae и всех непаразитических видов Vombinae (Радченко, Песенко, 1994).

- Продвинуто-эусоциальные – колонии, в которых касты морфологически дифференцированы и матка не может самостоятельно существовать и основывать гнездо. Относятся представители тропических видов безжалых пчел (Meliponinae).

Последние исследования, основанные на генетическом анализе, показывают, что эусоциальность эволюционно возникла сразу в нескольких группах, а ее примитивные формы передались от общего предка (Cardinal, Danforth, 2011).

Для непаразитических видов шмелей, как социальных животных характерна кастовая структура. Рабочие особи являются наиболее многочисленными и появляются в первых выводках. Они имеют меньшие размеры по сравнению с самкой-основательницей и недоразвитые оварии. От их размера во многом зависит выполняемая роль в гнезде, что было обнаружено Ковиллом (Coville, 1890). Так, крупные особи фуражируют и подправляют наружные стенки гнезда, а мелкие чаще всего выполняют внутренние работы. В дальнейшем было выяснено (Cumber, 1949), что на основе размеров тела можно выделить фуражиров и внутригнездовых, или «домашних», рабочих. Среди фуражиров наиболее крупные особи собирают в основном пыльцу, а более мелкие – преимущественно нектар. Так же существуют особи с промежуточным поведением, которые могут выполнять как фуражировочные, так и «домашние» работы. Их принято относить (Free, 1955) к классу неконстантных сборщиц, периодически переключающихся с одной работы на другую.

В больших колониях шмелей имеются сторожа, которые быстро обследуют прибывших фуражиров антеннами (Fonta, Masson, 1982), на которых находятся обонятельные сенсиллы улавливающие запахи характерные для членов этой семьи. Помимо этого возвращающимися фуражирами издаются акустические сигналы (Радченко, Песенко, 1994).

Для самок многих видов шмелей характерен захват чужих гнёзд своего или другого вида. Чаще всего это связано с неблагоприятными погодными условиями, когда самки не способны самостоятельно основать семью и вырастить расплод. Так *Bombus hyperboreus* Schönherg на Крайнем Севере является факультативным клептопаразитом других видов и почти не производит рабочих особей, однако в отдельных случаях, и особенно в более южных районах, у него наблюдаются касты рабочих особей (Løken, 1973). У *Bombus inexpectatus* Tkalsc. даже отсутствуют восковые железы и недоразвит пыльцесобирательный аппарат (Yarrow, 1970).

Клептопаразитизм проявляется в том (Радченко, Песенко, 1994), что самки откладывают свои яйца в ячейки гнездостроящих видов. В отличие от паразитоидов, потомство клептопаразита развивается за счет пищи, заготовленной для личинки хозяина. Облигатными клептопаразитами шмелей являются виды подрода *Psithyrus*, которые вообще не имеют каст рабочих особей, а у самок отсутствует пыльцесобирательный аппарат. Считается (Радченко, Песенко, 1994), что для шмелей-кукушек характерно сходство окраски опушения с хозяином, но последние исследования показывают, что в столь изменчивой группе такое совпадение близко к случайному (Williams, 2008). Разные виды *Psithyrus* имеют неодинаковый уровень специализации к хозяевам. Часто подселение в гнездо хозяина ведет к схватке с рабочими особями и гибели матки. Более специализированные виды обычно избегают агрессивного поведения по отношению к маткам и могут даже некоторое время сосуществовать с ней. Начав откладывать свои яйца, самка *Psithyrus* избавляется от расплода самки-основательницы, после чего самостоятельно строит новые восковые ячейки, используя воск и пыльцу из ячеек хозяина.

Самки шмелей-кукушек не принимают никакого участия в уходе за потомством: ни в инкубации, ни в кормлении, ни в фуражировке. Их биология представляет большой интерес, как с точки зрения происхождения и эволюции социального клептопаразитизма, так и вообще развития социальной жизни у перепончатокрылых насекомых (Радченко, Песенко, 1994).

#### **1.4. Фауна шмелей России**

Длительное время в России род *Bombus* рассматривался отдельно от *Psithyrus* и дробление его не происходило (Панфилов, 1978). Однако в ряде работ последнего десятилетия отдельные авторы (Филлипов, 2016; Потапов, Колосова, 2016 и др.) уже начинают использовать систему, разработанную Вильямсом с соавторами (Williams et al., 2008), однако, подрод *Psithyrus* все же чаще фигурирует в ранге отдельного рода (Балукова, 2007; Колесова, 2010а) или рассматривается отдельно. Однако общемировые тенденции к подразделению шмелей на группу подродов привели к необходимости пересмотра таксона и отечественными учёными. Итогом можно считать выпуск аннотированного каталога перепончатокрылых России (Аннотированный..., 2017), где указанные виды шмелей систематизированы по Вильямсу, что может означать окончательное принятие отечественными учеными западной систематики таксона. Таким образом, на территории России сейчас известно 90 видов шмелей (121 вид в Палеарктике) из 11 подродов. Это составляет треть от мировой фауны, и объяснимо широким распространением шмелей в северных широтах.

#### **1.5. История изучения шмелей в Ярославской области**

Данные о фауне шмелей в Ярославской области крайне скудны. Наиболее ранние работы, которые удалось обнаружить, относятся к началу XX века. Одно из первых упоминаний о шмелях встречается в работе А. С. Скорикова и

датируется 1910 годом (Skorikov, 1910). Автором был обнаружен *Bombus modestus* v. *jakowlewi* в коллекции профессора Эверсмманна, который работал в России над изучением перепончатокрылых, чему посвящена его работа середины позапрошлого века (Eversmann, 1852). В своих трудах А. С. Скориков так же пишет о формах *Bombus lucorum* var. *pseudocryptorum* в 1913 г. (Skorikov, 1913) и *Bombus derhamellus* var. *Shestacowi* в 1922 г. (Скориков, 1922б). Но наиболее значимым его трудом для фауны шмелей Ярославской области становится работа «К фауне шмелей Ярославской губернии» (Скориков, 1925), где автор приводит 20 видов шмелей (*B. modestus*, *B. schrencki* и др.)

Ряд данных о видовом составе шмелей встречается в работах В.В. Попова. В 1923 году он, работая по материалам другой области, упоминает в своем труде, *Bombus lapidarius*, граница ареала которого проходит через Ярославскую область (Попов, 1923). В 1927 году им впервые указываются представители подрода *Psithyrus* (на тот момент рода) - *Psithyrus distinctus* f. *typ.*, v. *skorikoviellus*, var. *Schmiedk* (Попов, 1927), а в 1930 г. он отмечает находку *Agrobombus smithianus* White в Ярославской области (Попов, 1930).

Длительное время отсутствовали исследования посвященные изучению фауны р. *Bombus*. И лишь в начале 2000-х выходит статья Г.В. Голубевой, посвященная вопросам охраны биоценозов, где в качестве значимых и наиболее уязвимых опылителей приводятся несколько видов шмелей (*Bombus laevis*, *B. argillaceus*, *B. paradoxus*, *B. ruderatus*) (Голубева, 2005). Несколько лет спустя выходит наиболее современная работа того же автора, посвященная редким видам шмелей, где указаны 33 вида р. *Bombus* (не включая подрод *Psithyrus*) (Голубева, 2008). Однако в данной работе полностью отсутствуют указания на точки и даты сборов, автором не указывается конкретный объем материала. Среди указанных видов имеются синонимичные названия, часть из которых на настоящий момент не валидна. Отсутствие возможности перепроверить материал ставит под сомнение ряд определений. Таким образом, реальный



видовой состав рода *Bombus* в современном понимании для Ярославской области до сих пор остается неизвестен.

## 1.6. Охрана представителей рода *Bombus*

Среди представителей рода *Bombus* немало редких и охраняемых видов. На международном уровне охрана производится на основе Красного списка угрожаемых видов МСОП, который на настоящий момент включает 91 вид шмелей (The IUCN..., 2019). В Российской Федерации действует Красная книга России от 2001 года (Красная..., 2001), включающая 8 видов шмелей (*Bombus paradoxus* Dalla Torre, *B. anachoreta* Skorikov, *B. unicus* Morawitz, *B. proteus* Fabricius, *B. armeniacus* Radozkowski, *B. czerskii* Skorikov, *B. fragrans* Pallas, *B. mastrucatus* Gerstaecker). На настоящее время уже разработан список видов для новой редакции Красной книги России (Приказ..., 2018), в котором включено только 6 видов шмелей (*Bombus anachoreta*, *B. unicus*, *B. armeniacus*, *B. czerskii*, *B. fragrans*, *B. mastrucatus*). Шмели так же включены в целый ряд региональных Красных книг (Красная..., 2010; Красная..., 2011 и др.). Однако в некоторых регионах (Красная..., 2013; Красная..., 2015 и др.) шмели полностью отсутствуют в списках охраняемых видов. В это число входит и Ярославская область (Красная..., 2004; Красная..., 2015). Это в первую очередь связано с недостаточной изученностью этой группы и отсутствием узких специалистов-энтомологов в данных областях. Таким образом, еще раз подчеркивается актуальность выявления видового состава шмелей для Ярославской области, а полученные данные в дальнейшем могут послужить для формирования списков охраняемых видов.

## 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основная часть материала (2428 экз.) была собрана автором в 2017-2018 годах. Помимо этого были изучены сборы Русинова А.А. (132 экз.), Ястребовой И.В. (67 экз.), Власова Д.В. (46 экз.), а так же студентов ЯрГУ им. П.Г. Демидова (263 экз.) с летней полевой практики за последние 10 лет. Всего было обработано 2936 экз. шмелей.

Сбор производился в 48 точках на территории Ярославской области. Для наиболее равномерного изучения области использовалась международная картографическая сетка с размером квадратов 50 × 50 км. На территорию исследуемой области наиболее полно попадает 18 квадратов, в которых нами были обследованы типичные биотопы: луг, лес, болото. Стоит отметить, что не во всех квадратах удалось обследовать леса и болота по причине их труднодоступности, или же нулевой численности шмелей, что во многом зависит от обилия цветущих растений. Точки сбора материала приведены согласно Рис.1.

**Пошехонский район:** 1 – окр. д. Кувырдайкино; 2 – окр. д. Патрино; 3 – окр. пос. Каменка 1-я; 4 – окр. д. Оносово; 5 – окр. пос. Ивановское.

**Первомайский район:** 6 – окр. д. Турыбарово; 7 – ж/д ст. Онаньино.

**Брейтовский район:** 8 – окр. д. Петровское.

**Рыбинский район:** 9 – окр. д. Сидорово; 10 – г. Рыбинск, южная окраина; 11 - г. Рыбинск, парк Петровский; 12 – окр. санатория им. Воровского.

**Даниловский район:** 13 – окр. с. Бухалово.

**Некоузский район:** 14 – окр. пос. Погорелка.

**Тутаевский район:** 15 – окр. д. Лазарцево; 16 – устье р. Эдома; 17 – окр. д. Б. Титовское; 18 – окр. д. Марино.

**Угличский район:** 19 – д. Налуцкое; 20 - окр. д. Метево, Биостанция Улейма; 21 – окр. д. Крайново.

**Ярославский район:** 22 – г. Ярославль, верхний остров; 23 – г. Ярославль, северная окраина; 24 – г. Ярославль, Воздвиженский бор;

25– г. Ярославль, Смоленский бор; 26 – г. Ярославль, Павловский парк;  
27 – г. Ярославль, Яковлевский бор; 28 – окр. д. Тереховское;  
29 – окр. днп Бортниково; 30 – окр. с. Курба; 31 – окр. д. Матвеево;  
32 – г. Ярославль, бор у пос. Средний.

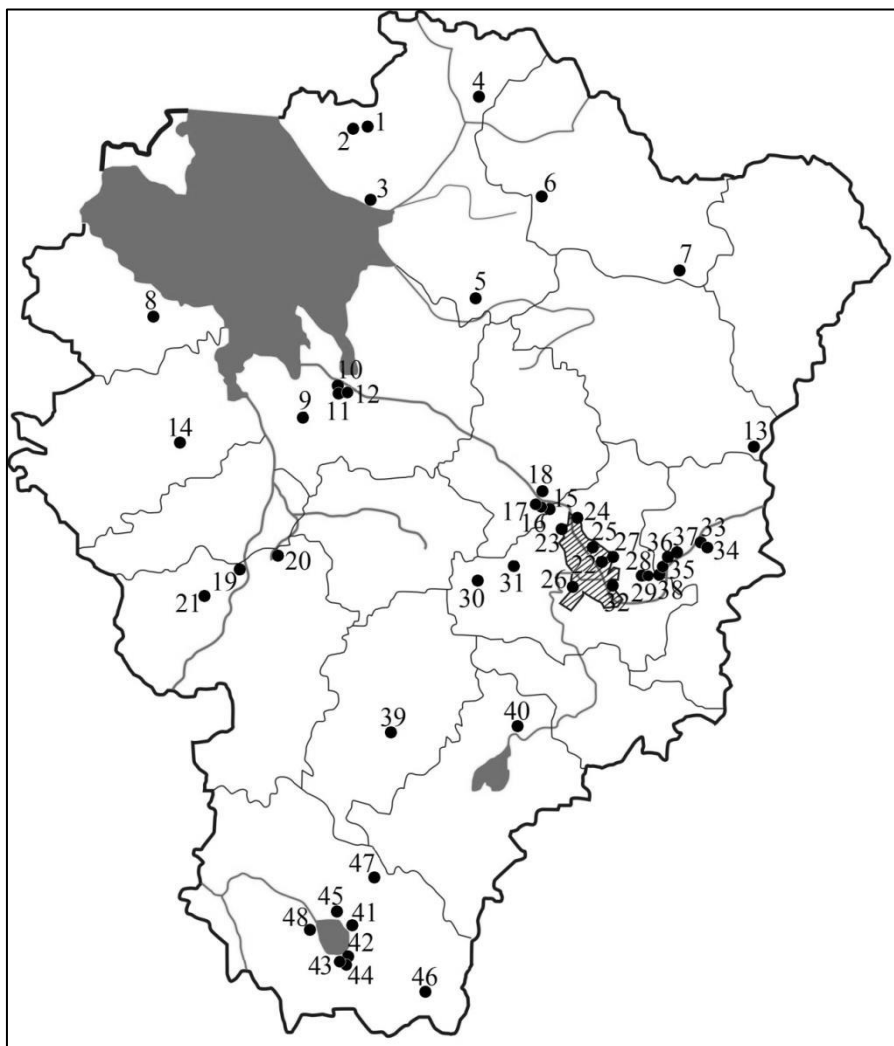


Рис. 1. Картосхема района исследований  
(обозначения см. в тексте)

**Некрасовский район:** 33 – окр. д. Анисимово; 34 – окр. пос. Некрасовское, санаторий "Золотой колос"; 35 – окр. д. Мишнево; 36 – устье р. Челгузия; 37 – Мининский остров; 38 - окр. д. Новая.

**Борисоглебский район:** 39 – пос. Борисоглебский.

**Ростовский район:** 40 – окр. д. Меленки.

**Переславский район:** 41 – окр. д. Городище; 42 – г. Переславль-Залесский, Ботанический сад; 43 – урочище Касарка; 44 – окр. д. Чашницы, 45 – урочище Кухмарь; 46 – окр. пос. Рокша; 47 – окр. с. Рогозинино; 48 – Блудово болото.

Сбор материала производился с помощью стандартного энтомологического сачка методом вылова всех встреченных особей шмелей. Данный подход технически соответствует методу индивидуального безвыборочного сбора видов, который используется для исследований насекомых-опылителей. По мнению авторов (Песенко, 1972, 1982), указанный метод позволяет получить случайную выборку, которая дает статистически значимые данные при использовании методов математической обработки, и объема выборки в 100 экз. достаточно, что бы судить о видовом составе данной местности.

Статистическая обработка собранного материала включала вычисление описательных статистик (среднее арифметическое, стандартная ошибка), построение ранжированных рядов. Поскольку распределение не соответствовало нормальному, использовался непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis H-test). В качестве критического уровня значимости в работе принималось  $p = 0,05$ .

Для определения относительного обилия и абсолютной численности в биотопах использовался метод пробных площадей. Подробная схема проведения исследования разработана Песенко (1972) и остается до настоящих дней ведущей и наиболее полной методикой для оценки численности шмелей и их относительного обилия. Исследователь два раза за один учет проходит полосу  $100 \times 2$  м за 10 минут и отлавливает сачком всех встреченных шмелей. Рекомендовано для выборки проводить несколько учетов с одной точки, а так же делать учеты в разное время суток и с интервалом в один-два дня. Однако короткие сроки для проведения исследования не позволяют в полной мере всегда выполнять данные требования, из-за чего может возникать погрешность в результатах. Всего было проведено 73 учета на пробных площадках и

обработано 1198 экз. шмелей. Репрезентативность выборки оценивалась по Пуассону (Рис. 2). Полученные данные статистически значимы ( $p=0.04$ ,  $n=18$ ), что свидетельствует о соответствии выборочной совокупности генеральной, а значит возможно применять аппарат статистики и экстраполировать полученные данные на территорию всей области.

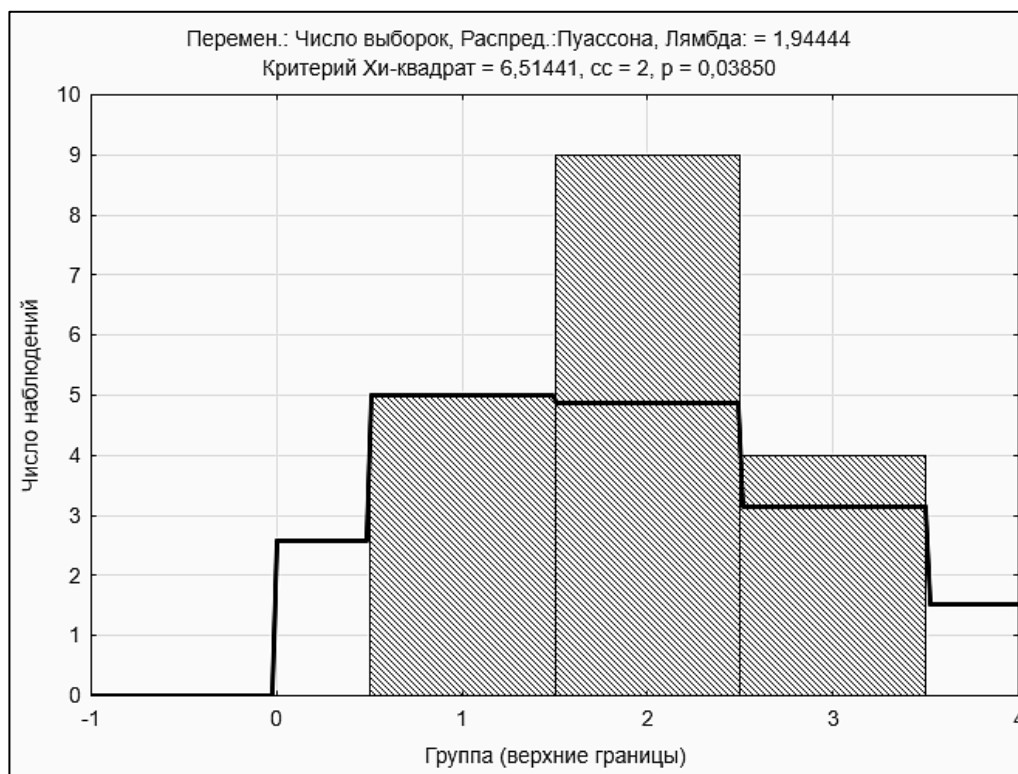


Рис. 2. График числа учетных площадок в сетке на карте области и ожидаемое распределении Пуассона

Пойманные насекомые замаривались хлороформом. Во избежание подмокания насекомых и слипания опушения, что затрудняет определение, использовалось несколько морилок меньшего размера. В дальнейшем материал размещался на ватных матрасах, часть сразу монтировалась на энтомологических иголках. Для каждого сбора указывались стандартные этикетировочные данные, а так же растение с которого велся сбор, там, где это возможно было определить.

Идентификация собранного материала производилась в лаборатории по определителю насекомых Европейской части СССР (Панфилов, 1978), а так же ряду иностранных определительных таблиц (Løken, 1973, 1984; Pittioni, 1939; Rasmont, 1984; Rasmont et al. 1986; Rasmont, Terzo, 2010; Williams, 2008). Для определения *B. norvegicus*, *B. flavidus* и *B. sylvestris* применялись уравнения на основе промеров крыла (Løken A., Framstad, 1983). Использовался бинокулярный стереомикроскоп Альтами ПС II, препаровальные иглы и пинцеты. Определение самцов велось по строению копулятивных аппаратов. Для их извлечения в брюшко сухих насекомых делались инъекции теплой воды инсулиновыми шприцами Micro-Fine Plus. После размягчения тканей гениталии удавалось извлечь без повреждения насекомого. Подтверждение правильности определений производилась в государственном Дарвиновском музее у ведущего специалиста по группе в России, к.б.н., научного сотрудника Т.В. Левченко. На основе материала составлена типовая коллекция, которая находится в фонде зоологического музея ЯрГУ.

В ходе определения обнаруженные криптические виды *lucorum*-комплекса (*lucorum*-complex) отмечались, но в основных расчётах указывались как один вид *B. lucorum*, так как точная идентификация рабочих особей невозможна, а значит, данные будут непоказательными. Этот вид будет рассмотрен отдельно.

Для определения частоты встречаемости использовалась пятибалльная ограниченная сверху логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов Ю.А. Песенко (1982), которая по сравнению со шкалой Ренконена (Renkonen, 1938) учитывает объём собранного материала и даёт наиболее точный результат. Для собранного в работе материала шкала имеет следующий вид (Таблица 1).

Сходство фаун с сопредельными регионами оценивали по коэффициенту Жаккара ( $K_J$ ) (Мэгарран, 1992).

Зоогеографическая характеристика приводится по К.Б. Городкову (1983, 1984; 1992). Для установления ареалов и зоогеографических комплексов

использовались работы как зарубежных, так и отечественных исследователей (Адаховский, 2008; Гасанова, 2015; Добролюбова, 2015; Морозова, 2014; Потапов, 2015; Потапов, Колосова, 2016, 2017; Потапов и др., 2013; Филиппов, Долгин, 2011; Pekkarinen, Teräs, 1993).

Таблица 1

Пятибалльная ограниченная сверху логарифмическая шкала оценки относительного обилия видов (для  $N=2936$ )

Балл, $a$	Граница классового интервала		Словесная характеристика относительного обилия вида
	нижняя, $n(a)_{\min}$	верхняя, $n(a)_{\max}$	
1	1	5	единично
2	6	24	мало
3	25	120	средне
4	121	595	много
5	596	2936	очень много

Для выявления экологических групп нами использовался комплексный подход. На основе метода учетных площадок рассчитывалось относительное обилие видов в биотопе, а так же индекс относительной биотопической приуроченности ( $F_{ij}$ ) по Ю.А. Песенко (1982). Собранные данные сравнивались с литературными (Колосова, 2007; Колосова, 2010; Кадермятова, 2014; Филиппов, 2016; Потапов, Колосова, 2016, 2017). Относительная численность рассчитывалась, как доля вида от общего числа особей в выборке. Первичные данные усреднены и пересчитаны в экземпляры на  $100 \text{ м}^2$  за 1 час. Для проверки достоверности различий средних значений относительной численности использовался критерий Краскела-Уоллиса. Расчёты проводили в программе STATISTICA 10 (StatSoft Inc., США) и Microsoft Office Excel (Microsoft Inc., США).

Население шмелей в работе рассматривается в традиционном значении как соотношение относительных обилий входящих в него видов (Песенко,

1982) В локальных сообществах шмелей к доминантным отнесены виды, доля которых составляет более 10 % от суммарной численности (Березин и др., 1996). Кривые видового богатства построены методом разрежения (Smith, 1984).



### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

#### 3.1. Видовой состав шмелей Ярославской области

В ходе определения материала было выявлено 33 вида шмелей, относящихся к 10 под родам (Приложение 1). Еще 5 видов известно по литературным данным (Голубева, 2008). Список шмелей Ярославской области приводится ниже.

Род *Bombus* Latreille, 1802

Подрод *Bombias*

*Bombus confusus confusus* Schenck, 1859.

Подрод *Bombus*

\**Bombus cryptarum* Fabricius, 1775

*Bombus lucorum* Linnaeus, 1761

*Bombus sporadicus* Nylander, 1848

*Bombus terrestris* Linnaeus, 1758

Подрод *Cullumanobombus*

*Bombus cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888

*Bombus semenoviellus* Skorikov, 1910

Подрод *Kallobombus*

*Bombus soroensis* Fabricius, 1777

Подрод *Megabombus*

*Bombus argillaceus* Scopoli, 1763

*Bombus consobrinus* Dahlbom, 1832

*Bombus hortorum* Linnaeus, 1761

*Bombus ruderatus* Scopoli, 1763

Подрод *Melanobombus*

*Bombus lapidarius* Linnaeus, 1758

*Bombus sichelii* Radoszkowski, 1860

Подрод *Psithyrus*

- \**Bombus barbutellus* Kirby, 1802
- Bombus bohemicus* Seidl, 1837
- \**Bombus campestris* Panzer, 1801
- \**Bombus norvegicus* Sparre-Schneider, 1918
- \**Bombus flavidus* Eversmann, 1852
- Bombus rupestris* Fabricius, 1793
- \**Bombus sylvestris* Lepeletier de SaintFargeau, 1832

Подрод *Pyrobombus*

- Bombus hypnorum* Linnaeus, 1758
- Bombus jonellus* Kirby, 1802
- Bombus modestus* Eversmann, 1852
- Bombus pratorum* Linnaeus, 1761

Подрод *Subterraneobombus*

- Bombus distinguendus* Morawitz, 1869
- Bombus subterraneus* Linnaeus, 1758

Подрод *Thoracobombus*

- Bombus deuteronymus* Schulz, 1906
- Bombus humilis* Illiger, 1806
- Bombus laesus* Morawitz, 1875
- Bombus mocsaryi* Kriechbaumer, 1877
- Bombus muscorum* Linnaeus, 1758
- Bombus pascuorum* Scopoli, 1763
- Bombus pomorum* Panzer, 1805
- Bombus ruderarius* Müller, 1776
- Bombus schrencki* Morawitz, 1881
- Bombus sylvarum* Linnaeus, 1761
- Bombus veteranus* Fabricius, 1793

\* - отмечены виды, указанные впервые для Ярославской области

Помимо известных ранее, 6 видов приводится для области впервые. Соотношение подродов шмелей по числу обнаруженных в них видов представлено на Рис. 3.

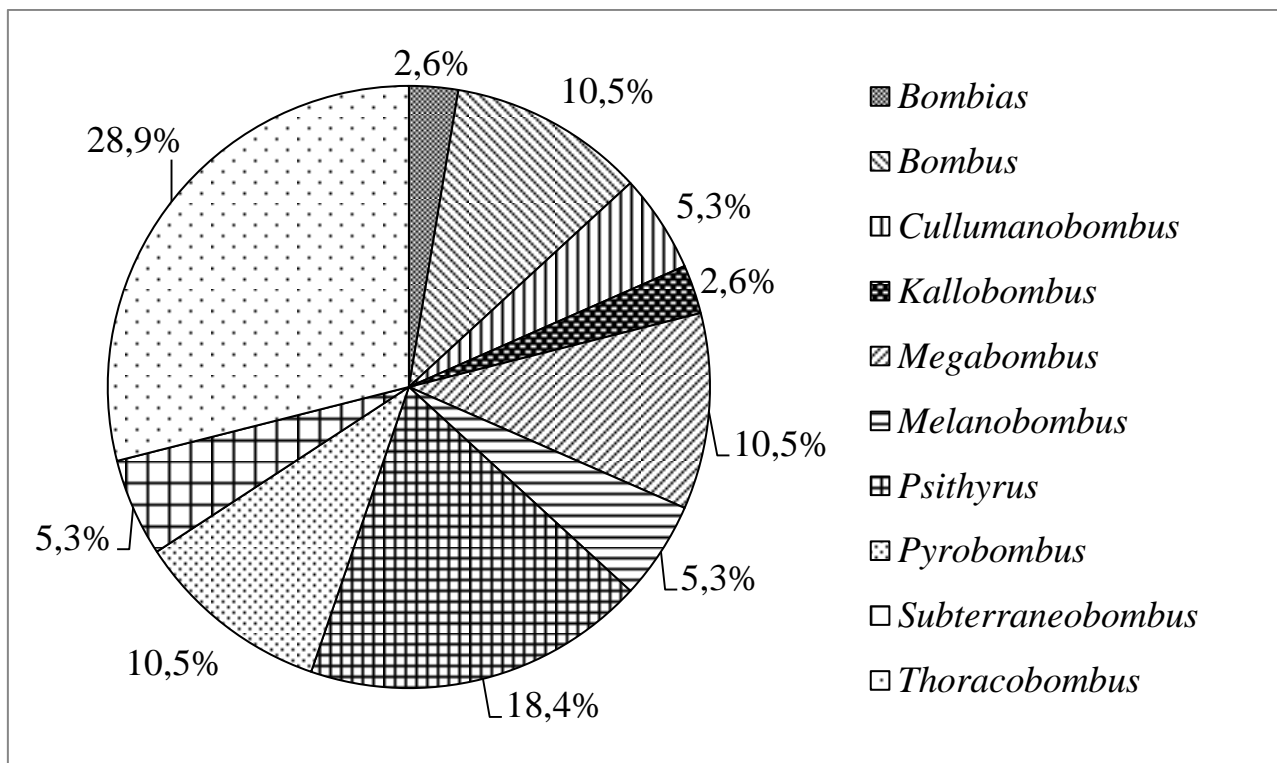


Рис. 3. Соотношение подродов шмелей в Ярославской области по числу обнаруженных видов

Наибольшее число выявленных видов относится к подроду *Thoracobombus* (11 видов), что составляет 28,9% от выявленной фауны. К подроду *Psithyrus* относится 7 видов (18,4%), а к *Bombus*, *Megabombus* и *Pyrobombus* по 4 вида (10,5% каждый). В подродах *Cullumanobombus*, *Melanobombus* и *Subterraneobombus* по 2 вида (5,3% каждый); *Kallobombus* – 1 вид (2,6%).

Выявленные 38 видов составляют 14% от мировой фауны; 31,4% от видов шмелей Палеарктики и 42,2% от фауны шмелей России, включая при этом 10 из 14 (71,4%) известных для территории России подродов.

Доля обнаруженных видов от общего числа, в отдельных подродах, известных на территории России, представлена на Рис. 4.

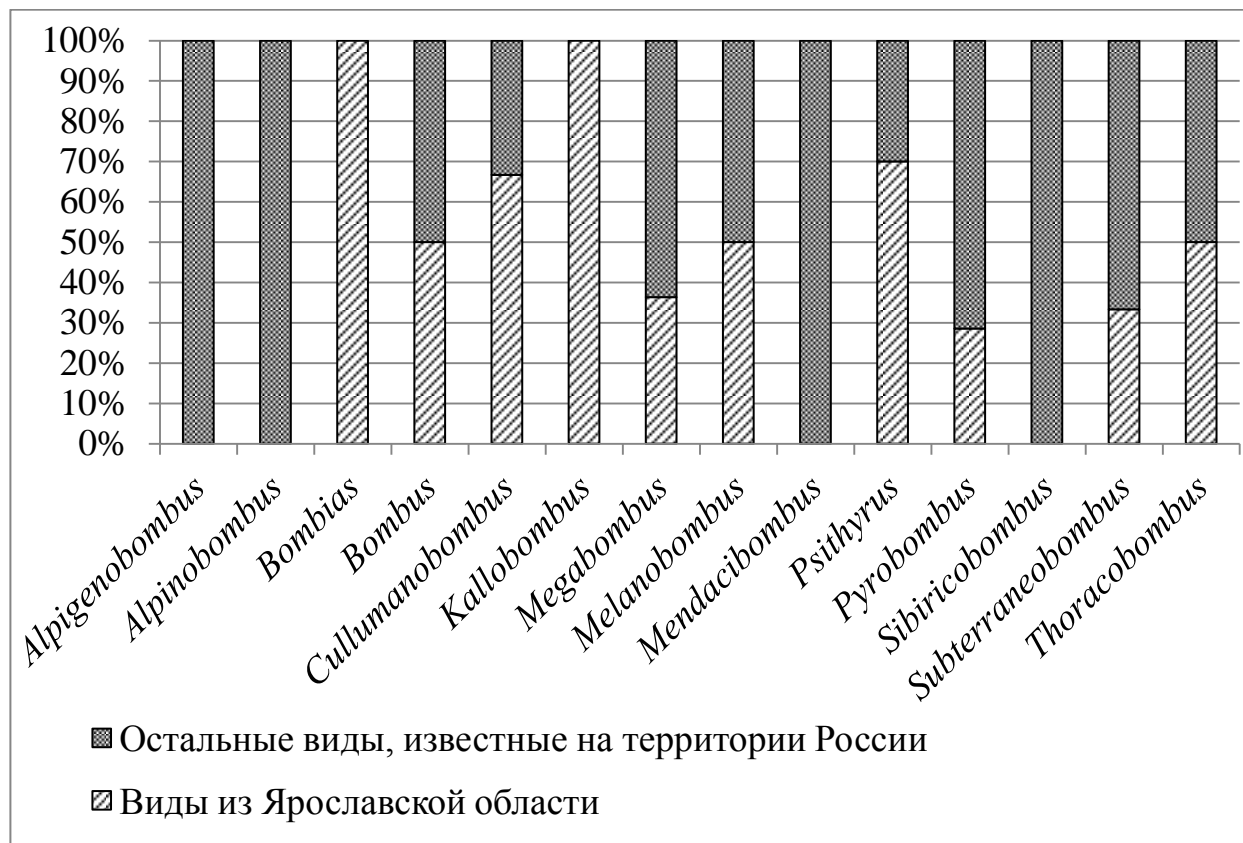


Рис. 4. Доля видов из Ярославской области от общего числа шмелей России в отдельных под родах

Таким образом, на территории Ярославской области полностью отсутствуют представители четырех под родов шмелей России: *Alpigenobombus*, *Alpinobombus*, *Mendacibombus* и *Sibiricobombus*. Согласно литературе (Аннотированный..., 2017), их ареалы расположены на значительном расстоянии от зоны исследования: *Alpigenobombus* – Северный Кавказ; *Alpinobombus* – Европейский север, Восточная и Западная Сибирь, Дальний Восток; *Mendacibombus* - Восточная и Западная Сибирь, Дальний Восток; *Sibiricobombus* - Восточная и Западная Сибирь, Дальний Восток, Северный Кавказ.

В родах *Bombias* и *Kallobombus* для России известно по одному виду, каждый из которых встречается в Ярославской области. В оставшихся восьми

подродах обнаруженные в Ярославской области виды составляют от 30% до 70%.

У единственного вида в подроде *Bombias* известны два подвида: *Bombus (Bombias) confusus confusus* Schenck, 1859 и *Bombus (Bombias) confusus paradoxus* Dalla Torre, 1882., которые ранее считались даже самостоятельными видами (Голубева, 2008). На территории Ярославской области обнаружен только подвид *B. confusus confusus*, но в литературе (Голубева, 2008) имеются указания и на подвид *B. confusus paradoxus*, который на тот момент считался самостоятельным видом.

Вид *B. lucorum* по последним данным (Bossert, 2015) представляет собой группу криптических видов, из которой нами был обнаружен *B. lucorum* и *B. cryptarum*. Надежная идентификация данных видов возможна только по маткам (Bossert, 2015), или, по мнению некоторых исследователей, только методами ДНК-тестов. Нами было обнаружено 9 маток, относящихся к *B. cryptarum*, из 4 точек на территории области, что может указывать на широкое распространение. Вероятно, вид обычен на территории области, однако точная оценка численности затруднительна ввиду сложности идентификации самцов и рабочих особей.

Не исключено нахождение в области и другого вида из этого комплекса – *Bombus magnus* Vogt, 1911, однако, среди этих трех видов он является наиболее редким, и выявить его пока не удалось, особенно учитывая, что для точной идентификации требуются немногочисленные матки.

Для оценки полноты полученных данных было проведено сравнение фауны Ярославской области с сопредельными регионами. Так, для Вологодской области в различных источниках (Балукова, 2007; Колесова, 2010а, 2012; Разнообразие ..., 2008; Филиппов, Пестов, 2014) приводится 32 вида шмелей, для Костромской – 4 вида (Красная..., 2009), Ивановской – 11 (Красная, 2007; Исаев, 2008; Редкие..., 2012), Владимирской – 7 (Красная..., 2010), в Московской – 41 (Левченко, 2012; Ясюкевич, Ривкин, 2005; Ясюкевич и др.,

2010), в Тверской данные полностью отсутствуют. Данные по фаунам областей представлены на Рис. 5.

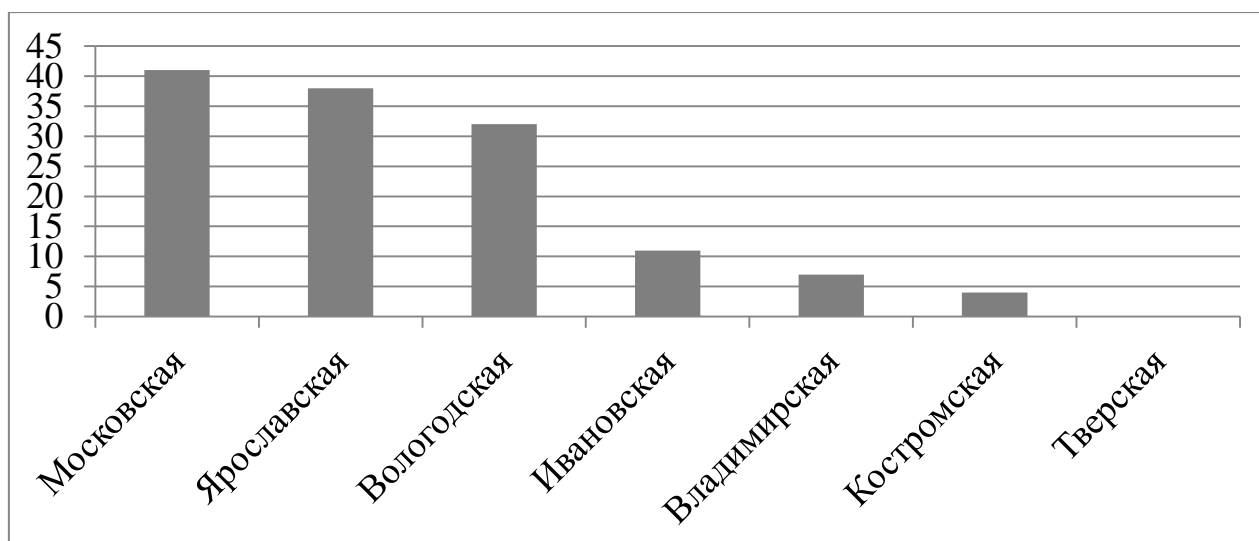


Рис. 5. Количество видов шмелей отмеченных в Ярославской и сопредельных областях.

Для ряда областей (Костромская, Ивановская, Владимирская) известно небольшое число видов, а по шмелям Тверской области данные отсутствуют полностью. Это говорит о крайне низкой степени изученности рода в данных регионах и сравнение с ними будет непоказательным. В то же время для таких хорошо изученных областей как Московская и Вологодская приводится число видов близкое к полученному для Ярославской. Наибольшее сходство фаун по видовому богатству отмечено для сопредельной Вологодской области ( $K_J = 79\%$ ), а для Московской около 76%. Промежуточное положение исследуемой области в широтном направлении между Вологодской и Московской хорошо согласуется с численностью видов в них.

Для более северных Архангельской области и Республики Коми, тщательно изученных в последние десятилетия, так же известны данные (Потапов, 2015) близкие к полученным (35 и 34 вида соответственно).

Основываясь на данных сопредельных регионов можно заключить, что виды, указанные нами по литературным данным (*B. argillaceus*; *B. ruderatus*;

*B. laesus*; *B. pomorum*; *B. cullumanus*), действительно должны обитать на территории исследуемой области.

Аналогичным образом можно предположить находки в Ярославской области *Bombus (Psithyrus) quadricolor* Lepeletier de Saint-Fargeau, 1832 и *Bombus (Bombus) patagiatus* Nylander, 1848, которые встречается в сопредельных Московской и Вологодской областях, а значит, могут быть обнаружены при более тщательном обследовании области.

### 3.2. Зоогеографическая структура фауны шмелей Ярославской области

Изучение ареалов видов (Приложение 2) позволило отнести их к четырем крупным зоогеографическим комплексам (Рис. 6.): Евро-сибирский (ES), Транспалеарктический (Тр), Западно-Транспалеарктический (WТр) и Голарктический (Hol).

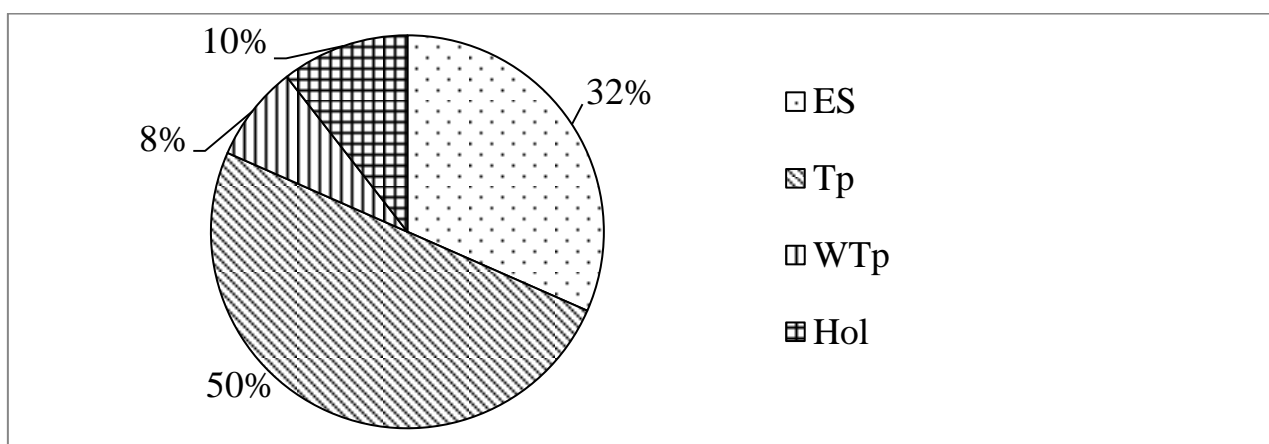


Рис. 6. Ареалогический состав фауны шмелей: долготные зоогеографические комплексы

Преобладает Транспалеарктический комплекс (50%), он включает 19 видов, среди которых *B. bohemicus*, *B. modestus*, *B. rupestris* и др. Евро-сибирский комплекс второй по числу видов (12 видов, 32%), в него входит: *B. veteranus*, *B. sylvarum* и др. Голарктический комплекс представлен четырьмя видами (*B. lucorum*, *B. jonellus* и др.), а Западно-Транспалеарктический

(*B. lapidarius*, *B. pomorum*, *B. argillaceus*) - тремя. Эти комплексы составляют от фауны по 10% и 8% соответственно.

Таким образом, большинство видов широко распространено по Палеарктике. Из них многие имеют границы ареала в пределах Евросибирского комплекса, и лишь небольшая часть ограничена в западной части Палеарктики. Широкое голарктическое распространение требует высокой экологической пластичности и доступно лишь немногим видам.

В широтном направлении выявлено 4 комплекса видов: Аркто-температный (АТе), Бореальный (Во), Температный (Те) и Суббореальный (SBo). Их соотношение представлено на Рис. 7.

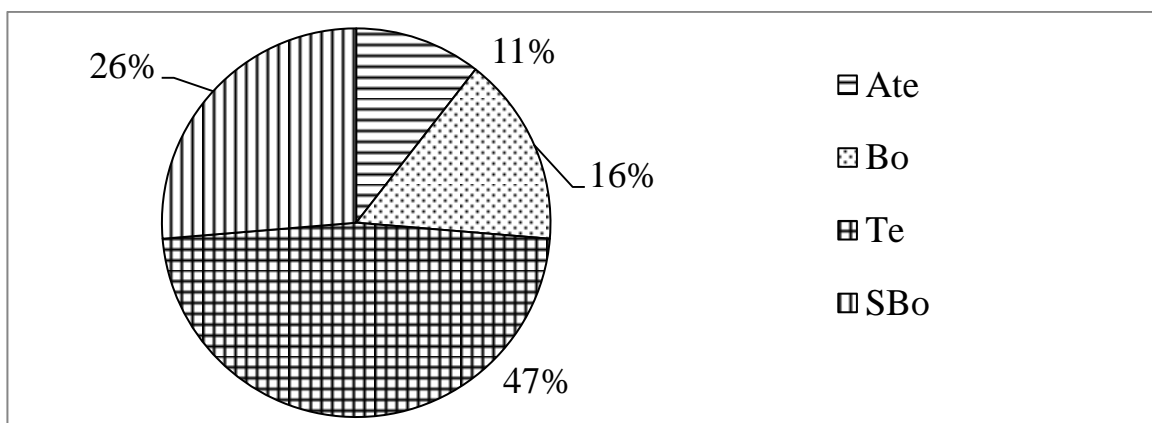


Рис. 7. Ареалогический состав фауны шмелей: широтные (зонально-поясные) комплексы

Почти половина видов (18 видов, 47%) относится к температурной группе. Сюда входят такие обитатели зоны смешанных и широколистных лесов как *B. rupestris*, *B. sylvestris*, *B. distinguendus* и др. Отмечено значительное проникновение (10 видов, 26%) видов из лесостепной зоны: *B. pomorum*, *B. argillaceus*, *B. ruderatus* и др. Для Ярославской области, находящейся в подзоне южной тайги, характерно так же относительно большое число бореальных видов (6 видов, 16%): *B. modestus*, *B. sporadicus*, *B. semenoviellus* и др. Лишь четыре вида (*B. bohemicus*, *B. jonellus* и др.),



освоившие сразу несколько широтных зон, имеют полизональное аркто-температное распространение.

Таким образом, учитывая широтно-долготные комплексы, можно выявить 12 ареалогических групп (Таблица 2).

Таблица 2

Ареалогические группы шмелей Ярославской области

Широтные комплексы \ Долготные комплексы	ES	Tr	WTr	HoI
ATe	-	1	-	3
Bo	1	5	-	-
Te	5	11	1	1
SBo	6	2	2	-

Заметно преобладает (30%) Транспалеарктическая температурная группа, которая включает наиболее типичных представителей умеренной зоны. Заметно наличие более южного Евро-сибирского суббореального комплекса (6 видов) и распространенного севернее Транспалеарктического бореального (5 видов). Распространение на территории области и южных и северных комплексов согласуется с ее положением на границе природных зон. Другие комплексы представлены единичными представителями.

При анализе мест сбора было выяснено, что четыре вида *B. jonellus*, *B. flavidus*, *B. sporadicus* и *B. sichelii* обнаружены только в подзоне южной тайги. Так *B. jonellus* и *B. sporadicus* обитает преимущественно вблизи болот, и поэтому их находки связаны с крупными болотными системами особенно в северной части области. *B. flavidus* имеет более северное распространение, и поэтому вероятно сохранился в области лишь на территории крупных болотных систем – своеобразных рефугиумов, где и был нами обнаружен. Хорошо согласуется и факт находки *B. jonellus* и *B. flavidus* в одних местообитаниях, т.к. по литературным данным *B. flavidus* паразитирует в

гнездах *B. jonellus*. Для *B. sichelii* можно лишь предположить, что его находка в подзоне южной тайги является следствием его редкости, поскольку вид, напротив, по литературным данным тяготеет к более южным регионам, и в дальнейшем он может быть найден и в других частях области.

Два вида – *B. distinguendus* и *B. mocsaryi* выявлены лишь в зоне хвойно-мелколиственных лесов на участке остепненных суходольных лугов. Эти южные виды относятся к суббореальному комплексу зоны лесостепей. Нами было сделано интересное наблюдение, что даже в более южных частях области, в зоне широколиственных лесов, эти виды выявить не удалось. Мы связываем данное явление с гипотезой о том, что южные виды используют русла крупных рек в качестве миграционных путей на север, продвигаясь с теплыми воздушными потоками (Болотов, Колосова, 2006). Место обнаружения двух данных видов расположено вблизи русла р. Волги, которая и могла послужить для их распространения.

В целом, сравнивая подзоны, стоит отметить, что видовое богатство шмелей на территории области выше в подзоне южной тайги. Она занимает большую часть области, а так же менее подвержена антропогенному влиянию, чем юг области.

### **3.3. Экологические особенности шмелей Ярославской области**

Нами были выделены четыре топических комплекса в соответствии с наиболее распространенными биотопами: луговой, лесной, болотный и эвритопный. На основе данных, полученных с помощью метода пробных площадей, была установлена средняя относительная численность каждого вида в выбранных биотопах (Приложение 3), и ряд показателей видовой разнообразия (Таблица 3).

Средние значения относительного обилия видов дают возможность сравнить участие вида в каждом из трех биотопов. Однако чаще всего мы

## Показатели видового разнообразия

Биотоп	луг	лес	болото
Число видов, $S$	31	24	15
Численность, $N$ (особей/ч/100 м <sup>2</sup> )	53,9±3,9	34,5±9,8	13,1±7,5
Число видов, только из данного биотопа	6	1	0
Индекс Шеннона, $H$	1,85±0,08	0,92±0,19	0,65±0,31

наблюдаем ситуацию, когда вид отмечается во всех трех биотопах, но в различной степени. Так во всех трех биотопах встречается 40,6% видов, в двух – 37,5%, а в одном – только 21,9%. Так же критерием Краскела-Уоллиса статистически значимые отличия в численности выявлены лишь для трех видов. Полученные таким методом результаты представлены на Рис. 8.

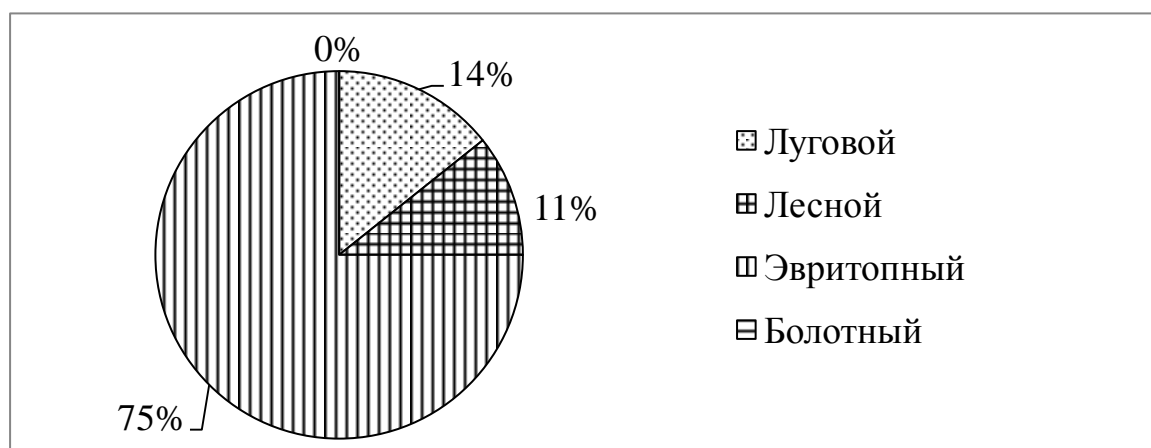


Рис. 8. Экологические комплексы шмелей, рассчитанные по относительному обилию видов в биотопах

Виды, встречающиеся в нескольких биотопах, принято относить к эвритопным, тогда как мы считаем, что большую роль играет степень участия вида, поскольку для шмелей, как активно летающих насекомых очень велика вероятность случайного попадания в биотоп, или же транзитное движение в поисках пищи, что в свою очередь может привести к неверному представлению

о естественной среде обитания вида. Очевидно, что при данном подходе большинство видов (75%) попадает в группу эвритопных.

Для решения этой проблемы, нами был использован индекс относительной биотической приуроченности ( $F_{ij}$ ), который однозначно указывает на один из биотопов, даже при незначительных различиях, при этом не требует проверки статистической значимости. Рассчитанные таким образом данные представлены на Рис. 9.

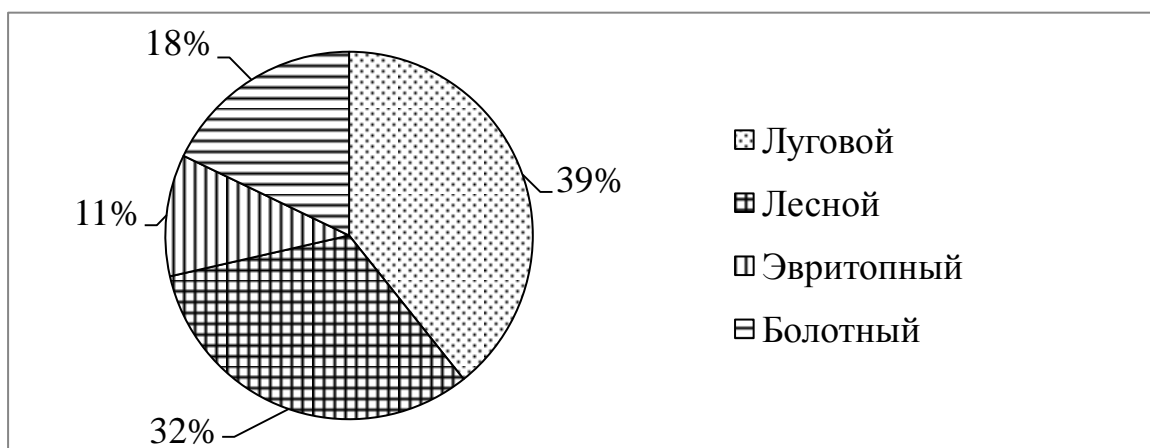


Рис. 9. Экологические комплексы в фауне шмелей Ярославской области по  $F_{ij}$

Это разделение видов по комплексам более информативно и ближе к данным полученным из литературы. Однако, эвритопными видами здесь можно считать лишь виды, имеющие положительное значение индекса сразу в нескольких биотопах, что свидетельствует об их приуроченности к ним. Однако из-за высокой чувствительности индекса к малым значениям выборок, наблюдается ряд явных ошибок в особенности для бедных в видовом составе болотных экосистем. Так же вызывает затруднение и выделение эвритопных видов, поскольку этот индекс дает конкретное значение по приуроченности, почти не давая возможности для оценки ее степени.

Таким образом, оба метода не дают нам окончательного ответа. Поэтому нами было сделано собственное комплексное заключение об экологических группах на основе полученных данных, а так же собственных наблюдений и литературных источников (Рис. 10).

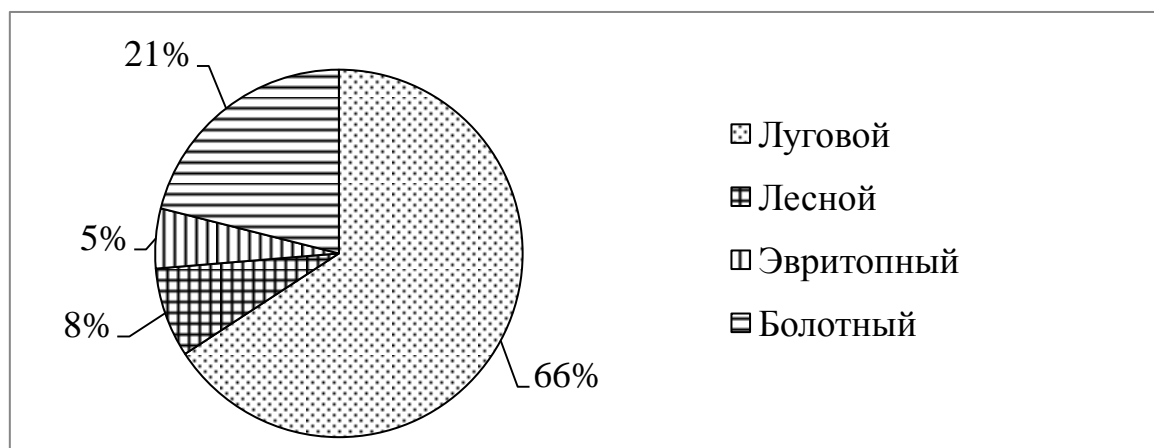


Рис. 10. Экологические комплексы шмелей Ярославской области

В фауне Ярославской области значительно преобладает луговой комплекс (66%). Следует отметить, что в эту группу включаются также опушечные виды (*V. humilis*, *V. campestris* и др.), которые составляют ее значительную часть. Именно обитание на границе позволяет шмелям строить гнезда в корнях деревьев под покровом леса, и не удаляться при этом от лугов, используемых для фуражировки. Виды, не специализирующиеся на определенном биотопе, так же широко распространены (21%), к ним относятся: *V. jonellus*, *V. pascuorum* и др. Сюда же входят и шмели-кукушки: *V. norvegicus*, *V. bohemicus* и др., следующие за своими хозяевами. Исключительно лесных видов отмечено немного (8%): *V. sylvestris*, *V. pratorum* и др. Это связано с небольшим числом лесных растений пригодных для опыления шмелями, а так же с более долгим, по сравнению с открытыми пространствами, прогреванием почвы. Два вида (5%) – *V. muscorum* и *V. flavidus* обитают на окраинах верховых болот и приводятся как болотные, хотя в литературе и имеются сведения, что *V. flavidus* эвритопный вид, однако, его ареал находится значительно севернее,

и как нередко отмечается, на границах ареала эвритопные виды становятся стенотопными.

Помимо определения биотопической приуроченности, для шмелей важна характеристика взаимодействия хозяин-паразит. Поэтому нами были проанализированы клептопаразитические связи для шмелей кукушек (Таблица 4) на основе последних данных (Аннотированный..., 2017).

Таблица 4

Спектр хозяев обнаруженных шмелей-кукушек

Паразит	Хозяин
<i>B. barbutellus</i>	<i>B. hortorum</i> , <i>B. hypnorum</i>
<i>B. bohemicus</i>	<i>B. lucorum</i>
<i>B. campestris</i>	<i>B. pascuorum</i> , <i>B. humilis</i> , <i>B. pomorum</i> , <i>B. pratorum</i>
<i>B. flavidus</i>	<i>B. jonellus</i>
<i>B. norvegicus</i>	<i>B. hypnorum</i>
<i>B. rupestris</i>	<i>B. lapidarius</i> , <i>B. sichelii</i> , <i>B. sylvarum</i> , <i>B. pascuorum</i>
<i>B. sylvestris</i>	<i>B. pratorum</i> , <i>B. jonellus</i> , <i>B. schrencki</i>

Таким образом, отмечаются все виды шмелей-хозяев для выявленных нами клептопаразитов. Хозяином для необнаруженного нами *B. quadricolor* является обычный для области вид *B. soroensis*, поэтому его находка в дальнейшем так же возможна. Для остальных же видов, практически во всех случаях в местах обитания кукушек выявляется и хотя бы один из хозяев. Для пары малочисленных видов *B. flavidus* – *B. jonellus*, единичные находки известны из одной точки.

Сравнение численности хозяин-паразит приведено на Рис. 11.

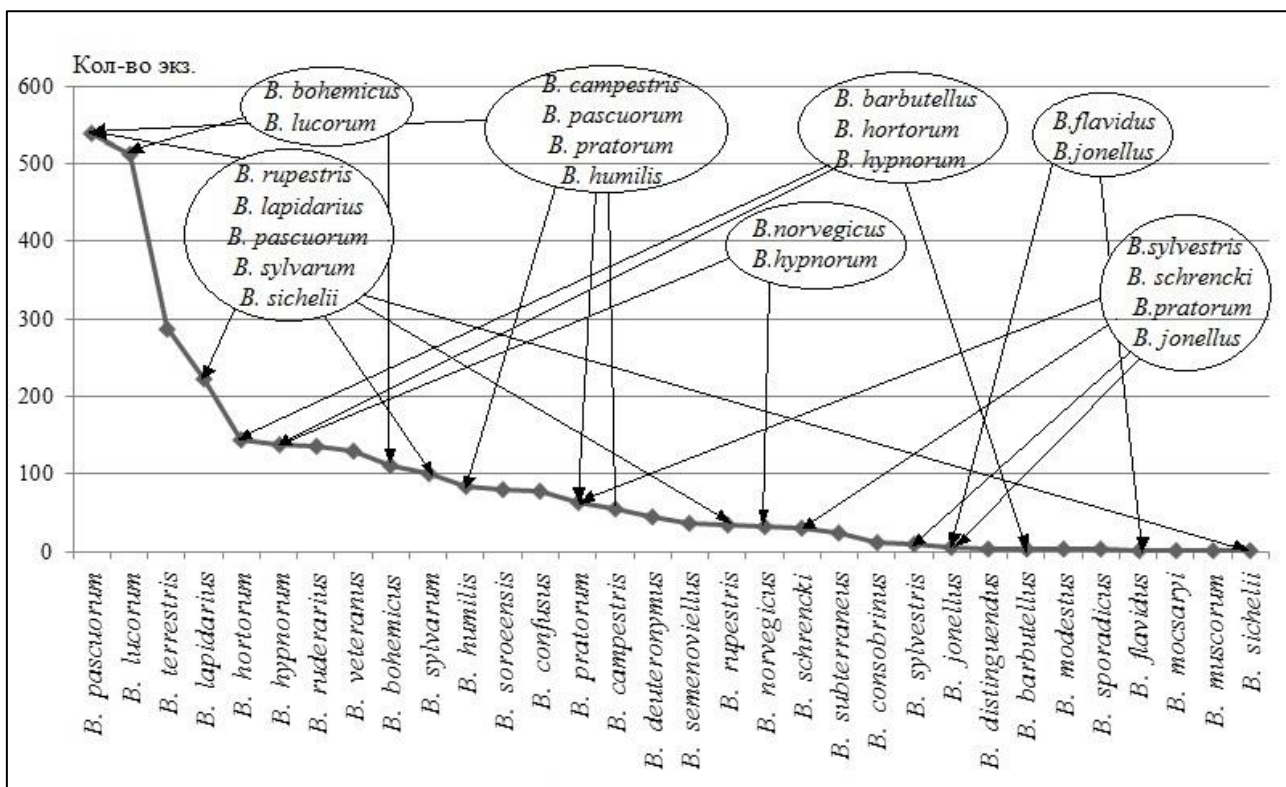


Рис. 11. Ранговое распределение видов по числу экземпляров, на территории области. Окружности – пары видов шмелей и шмелей-кукушек, связанные отношением паразит-хозяин

По схеме видно, что численность паразита всегда ниже численности хозяина. При этом не всегда высокая численность хозяина свидетельствует и о сравнительно высокой численности паразита, аналогично обстоит дело и с числом хозяев. Таким образом, наличие хозяев в сообществе обуславливает существование клептопаразитов, однако, даже при высокой численности хозяина, обилие клептопаразита может быть низким.

### 3.4. Населения шмелей Ярославской области

Население выявлялось методом пробных площадей, что дает возможность не только охарактеризовать население отдельных биотопов, но и области в целом (Рис. 12).

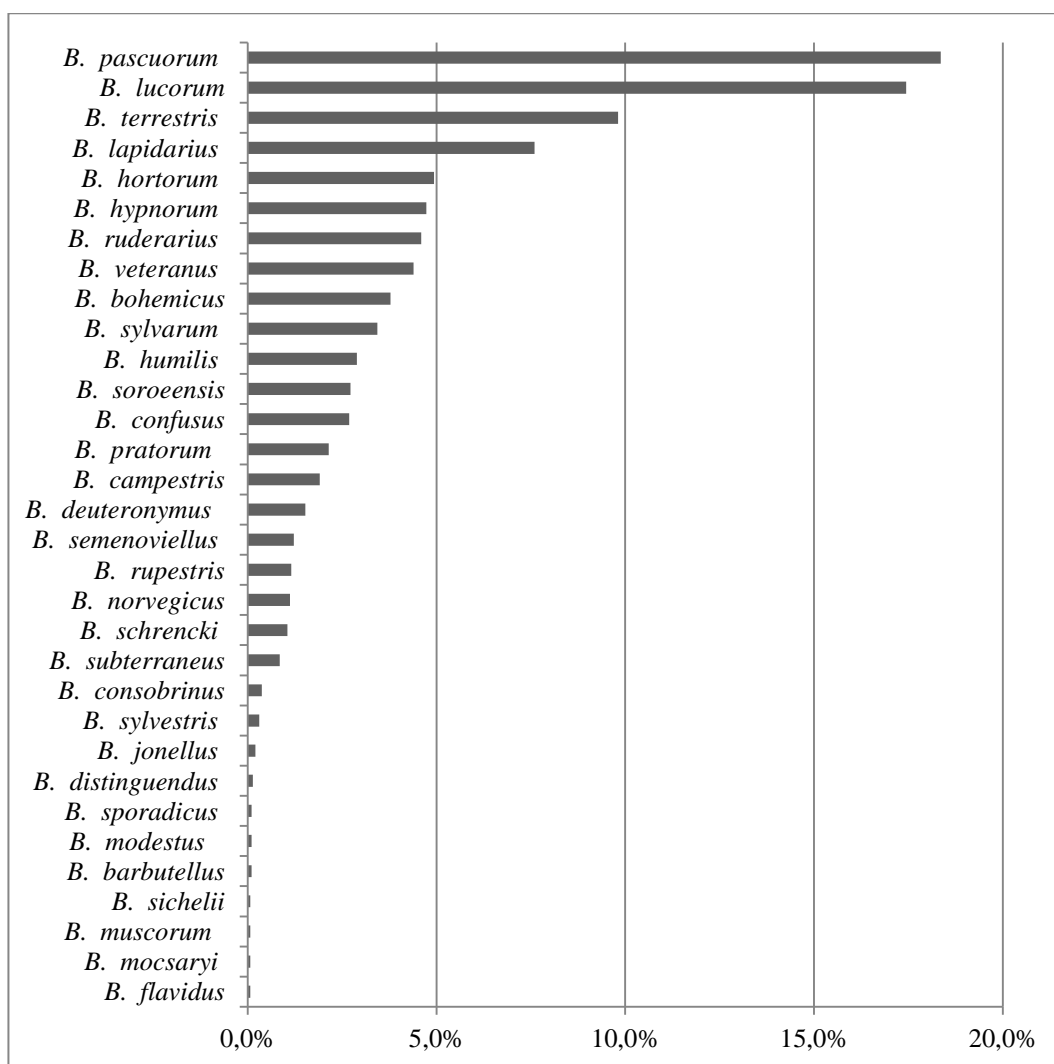


Рис. 12. Доля видов в населении шмелей Ярославской области

На графике видно, что основную часть населения (55,2%) составляют 4 вида (*B. pascuorum*, *B. lucorum*, *B. lapidarius*, *B. terrestris*). Это эвритопные и луговые виды с широкими ареалами, что дает им преимущество по сравнению с другими.

Поскольку эти данные усредняют значения для разных биотопов, то более точные результаты дает оценка населения основных местообитаний (Рис. 13, 14, 15).

Луговые биотопы (Рис. 13), вследствие своей интразональности, в большей степени соответствуют населению всей области. Здесь так же доминируют *B. pascuorum* и *B. lucorum*, однако *B. terrestris* вытесняется более



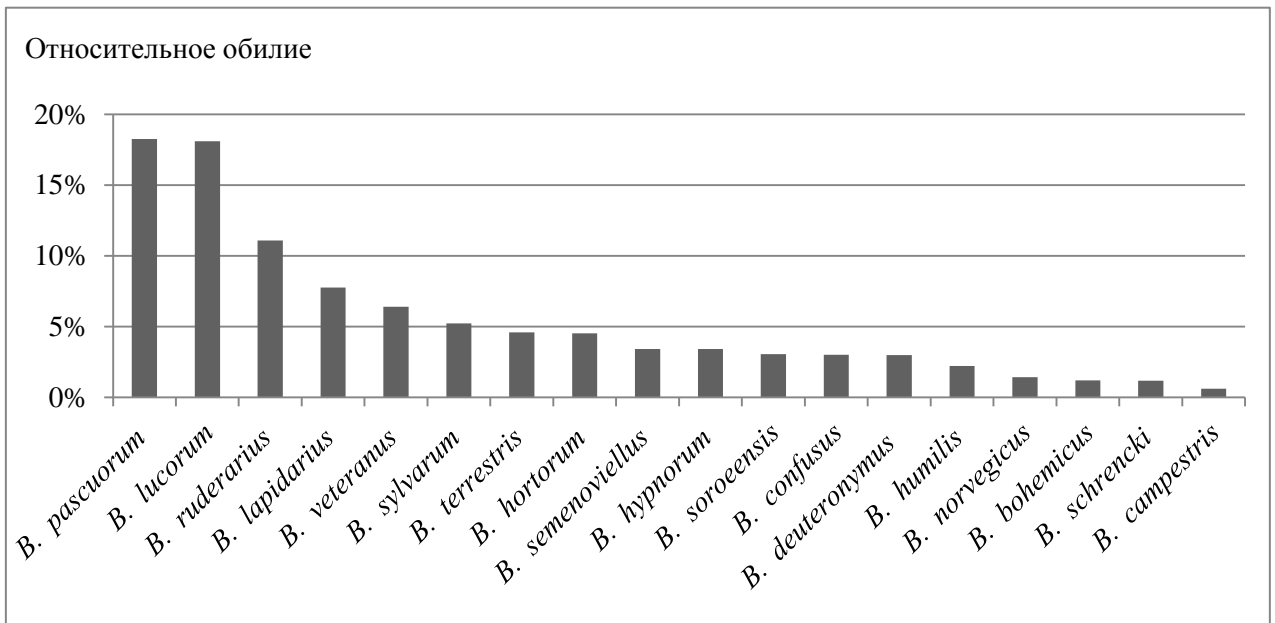


Рис. 13. Население шмелей луговых биотопов

многочисленным на лугах *B. ruderarius*. Так же населения лугов характеризуются наибольшим видовым богатством, и выравненностью видовых обилий.

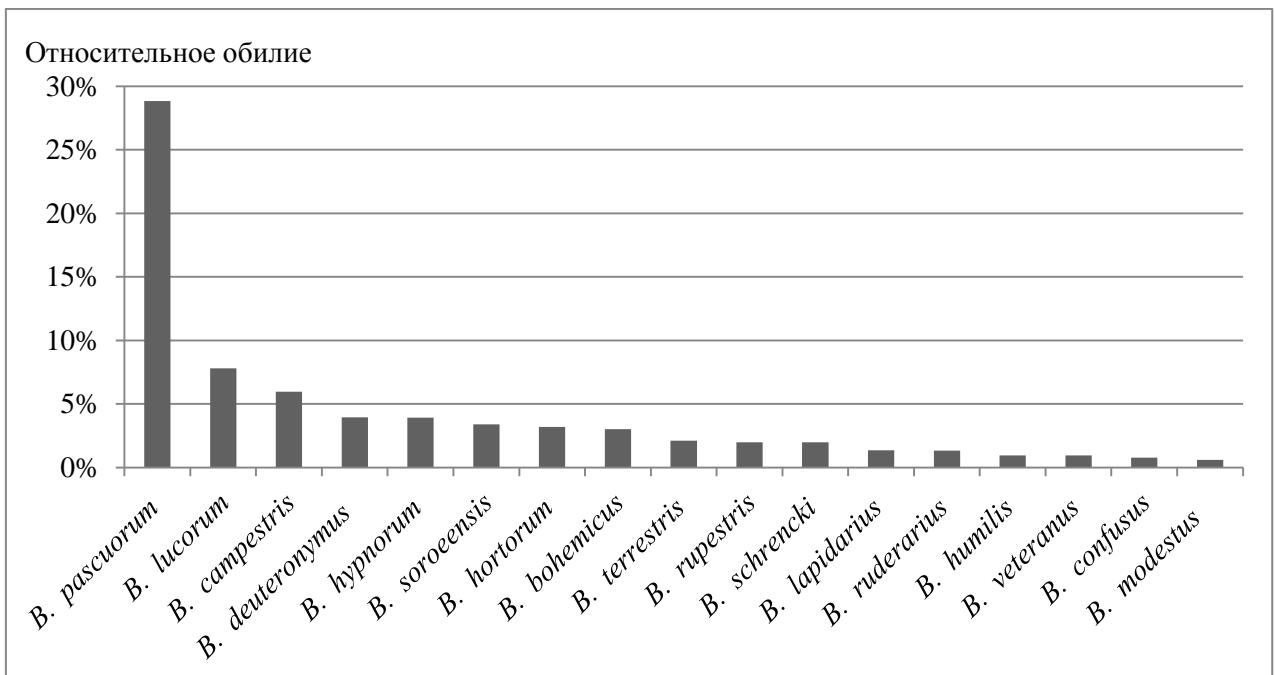


Рис. 14. Население шмелей лесных биотопов

Население лесов (Рис. 14) в значительной степени отличается. В первую очередь значительным доминированием *B. pascuorum*, который в 3,6 раза обильнее второго по численности *B. lucorum*. Интересно отметить, что именно тут третье место по обилию занимает клептопаразит *B. campestris*, паразитирующий у доминантного вида в сообществе. Так же чаще проявляют себя опушечные и лесные виды – *B. soroensis*, *B. hortorum* и др. В целом видовое богатство этого населения значительно ниже лугового.

Поскольку Ярославская область находится на границе двух природных зон, то правильно будет оценить различия именно для лесных биотопов как наиболее показательных.

Население двух природных зон статистически значимо различается обилием видов в них по критерию Краскела-Уоллиса ( $H=8.8$ ,  $p=0.03$ ,  $n=32$ ; Рис. 16).



Рис. 16. Сравнение выборочных средних для населения шмелей лесов из разных природных зон

Для детальной оценки различий необходимо сравнение индивидуальных обилий, что укажет, какие именно виды формируют облик населения (Рис. 17).

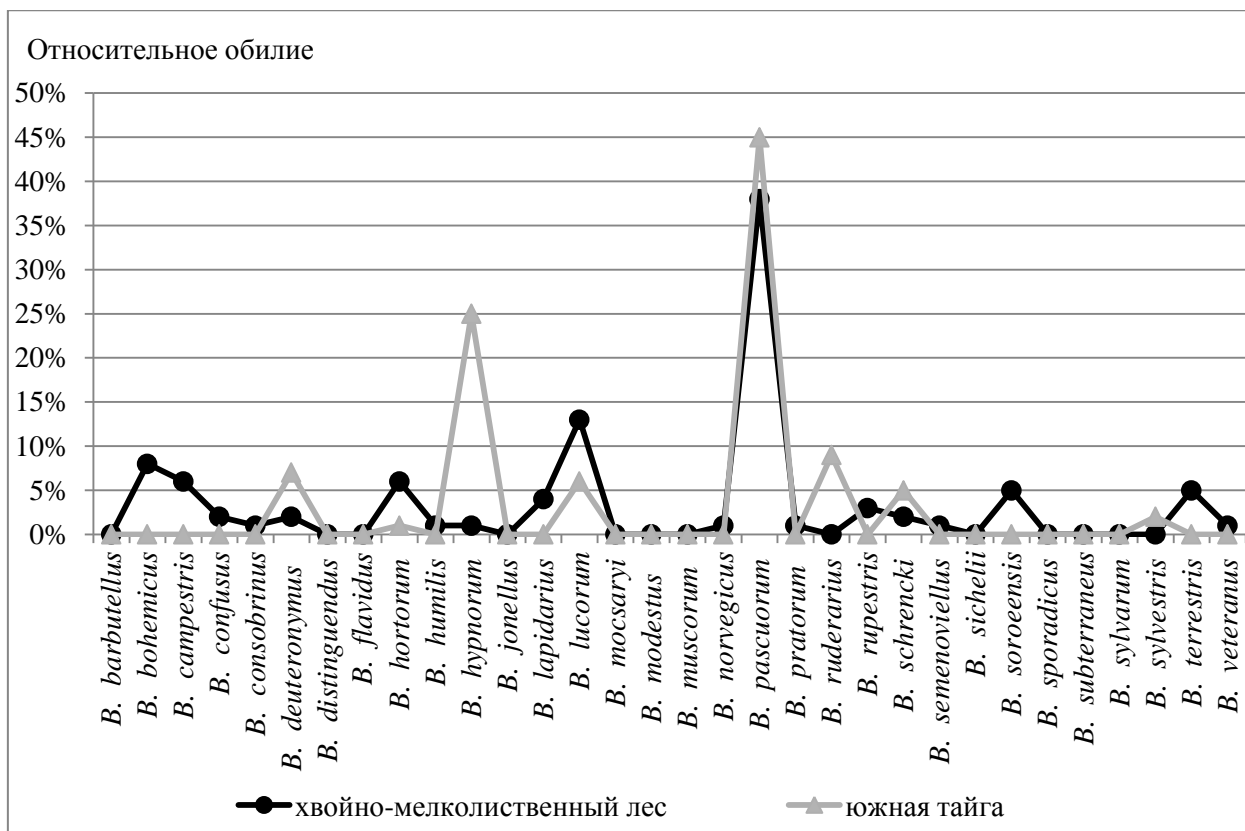


Рис. 17. Сравнение населений шмелей подзоны южной тайги и хвойно-мелколиственных лесов по обилию видов

При сравнении населений заметны отличия. Самым обильным видов в обоих случаях является *B. pascuorum*, однако его обилие в таёжной зоне выше, что объясняется его предпочтением к сухим светлохвойным лесам. В зоне хвойно-мелколиственных лесов вторым доминантом является *B. lucorum*, тогда как в таежной зоне - *B. hypnorum*. По нашим наблюдениям, *B. lucorum* больше тяготеет к луговым биотопам и поэтому хвойно-мелколиственные леса с их полянами и обилием цветущих растений больше соответствуют его предпочтениям, тогда как *B. hypnorum* в целом по области чаще встречается именно в лесах различных типов. Население лесной зоны богаче по видовому составу (19 видов в лесной и 8 видов в таежной). Это во многом связано с изменением растительного состава таких сообществ.

Население болот в наибольшей степени отличается от общей картины (Рис. 18).

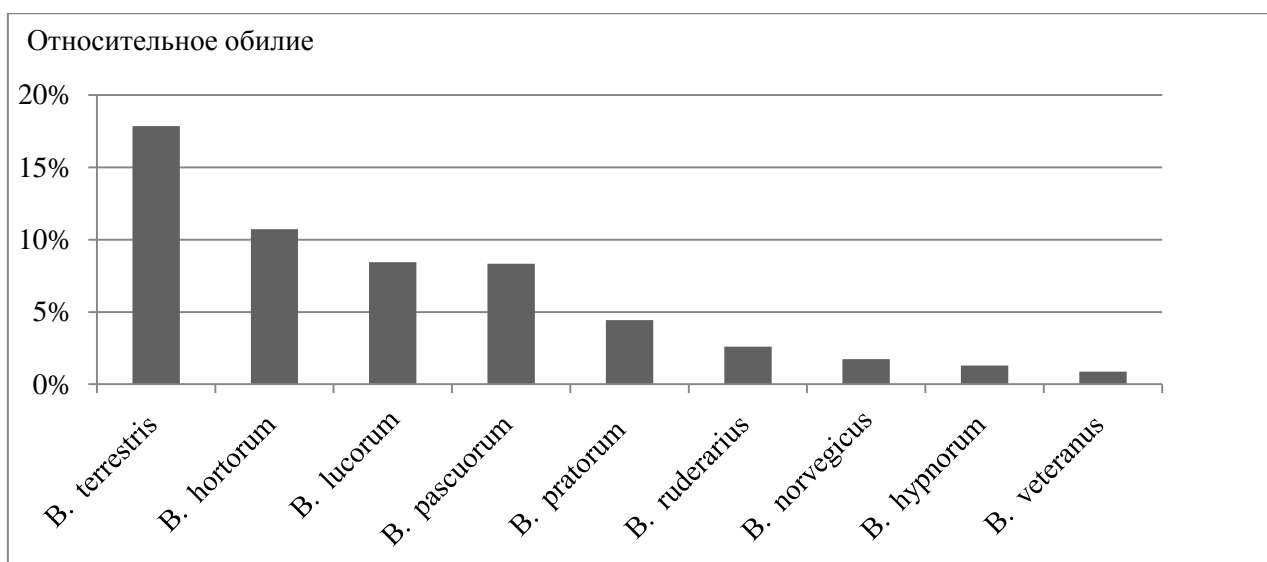


Рис. 18. Население шмелей болотных биотопов

В отличие от других рассмотренных населений здесь наиболее обильными являются *B. terrestris* и *B. hortorum*. При этом доминировавший в остальных случаях *B. pascuorum* здесь занимает лишь четвертое место по обилию. Следует предположить, что особенности болотных экосистем, как наименее благоприятных для шмелей накладывает свой отпечаток на структуру населения. Малое число цветущих растений, а так же долгое прогревание в весенний период дает преимущество крупным видам, наиболее устойчивым к колебаниям условий и способным к дальним перелетам в поисках пищи. Помимо этого все три наиболее обильных вида имеют преобладание черной окраски в отличие от рыже-коричневого *B. pascuorum*, что возможно увеличивает их успешность при низких температурах, быстрее нагреваясь на солнце. Стоит добавить, что матки *B. pascuorum* раньше других видов начинают устройство гнезда и, вероятно, к этому времени болотные системы еще не достаточно прогреваются и излишне увлажнены.

Что бы наглядно сравнить вклад обилий каждого вида в формирование населения типичных биотопов были построены кривые видового богатства методом разряжения (Рис. 19).

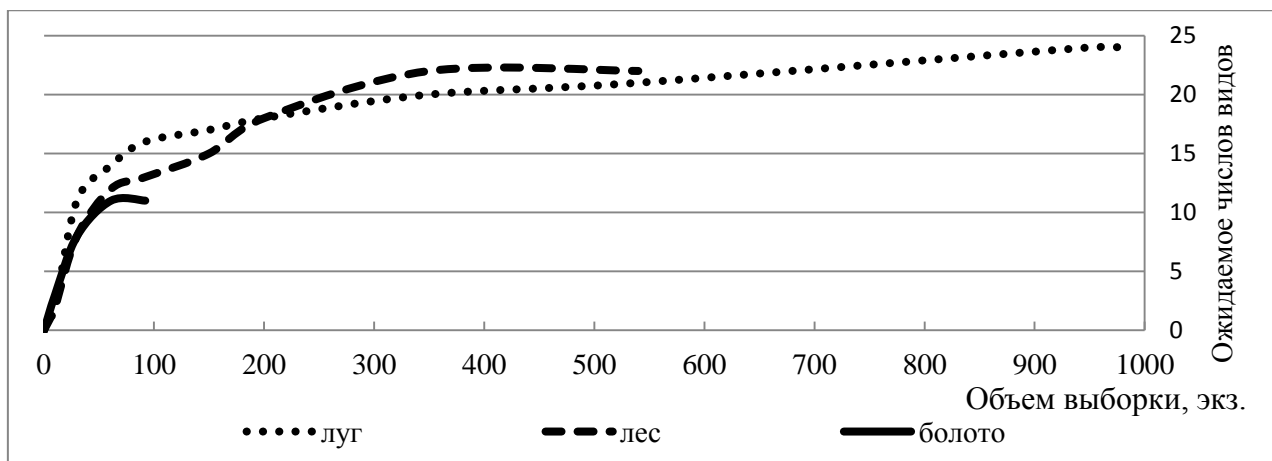


Рис. 19. Кривые видового богатства для трех биотопов, построенные методом разрежения

Из графика видно, что выборки в 100 экз. достаточно для выявления 50% видов в любом биотопе, поскольку именно на этом промежутке рост кривой максимален. Болотные экосистемы очень бедны и кривая выходит на плато в этом же промежутке. Для луговых биотопов, наиболее богатых видовым составом возрастает значение редких и малочисленных видов, которые удается выявить в населении только при большом объеме выборки. Населения биотопов значительно различаются как по доминантам, так и по обилию и видовому составу в целом.

### 3.5. Частота встречаемости и виды, нуждающиеся в охране

На основе рассчитанной пятибалльной логарифмической шкалы Ю.А. Песенко, каждому виду был присвоен соответствующий балл (Приложение 3). Результаты такого распределения показаны на Рис. 20.

В исследуемой фауне наибольшее число видов встречается единично - 37,0%. Всего к этой группе относится 14 видов, среди которых *B. mocsaryi*, *B. modestus*, *B. muscorum* и др. Вторая по численности группа - со средним обилием, представлена 13 видами (34%), включая *B. deuteronymus*, *B. humilis* и др.

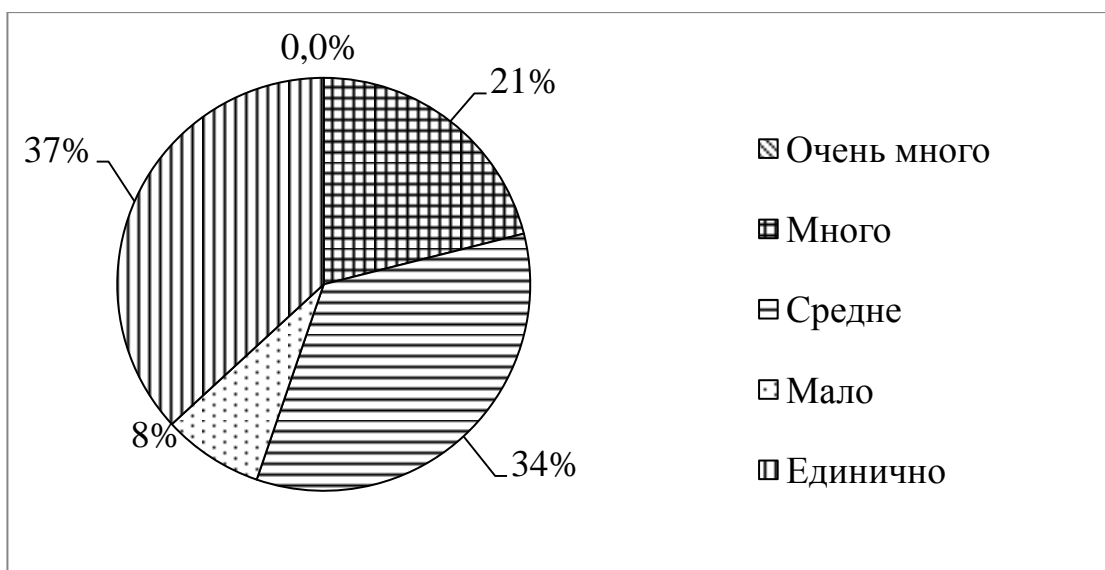


Рис. 20. Анализ численности шмелей по пятибалльной логарифмической шкале относительного обилия

Многочисленных видов значительно меньше (21%) - *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. terrestris* и др. К малочисленным относится три вида (8%), а видов с очень высокой относительной численностью не обнаружено. Для видов, отмеченных по литературным данным, имеются указания автора на их единичную встречаемость, и им был так же присвоен один балл обилия. Таким образом, почти половина (45%) видов имеют низкую численность. При этом не наблюдается видов с очень высокой численностью.

Для выявления видов, которые потенциально могли бы быть включены в Красную книгу Ярославской области, был проведен анализ всех редакций Красных книг сопредельных областей, России, СССР и списка угрожаемых видов МСОП.

Из обнаруженных видов 10 входили в Красную книгу СССР (Красная..., 1984), 5 - в список МСОП на 2019 год (The IUCN..., 2019), 2 - в Красную книгу России редакции 2001 года (Красная..., 2001), но в новом издании Красной книги России (Приказ..., 2018) они отсутствуют. Данные для сопредельных

областей (Красная..., 1998, 2008; Красная..., 2008; Постановление..., 2017; Красная..., 2002 и др.) приведены в Таблице 5.

Таблица 5

Шмели в Красных книгах сопредельных регионов

Область	Год редакции Красной книги	Число видов шмелей	Виды, отмеченные в Ярославской области
Вологодская	2006	5	5
Костромская	2009	3	3
Ивановская	2007	11	11
Владимирская	2010	7	7
Владимирская	2017*	2	2
Московская	1998	14	14
Московская	2008	14	14
Тверская	2002	-	-
Тверская	2013	-	-

\* - предварительный список видов, для новой редакции Красной Книги

По таблице видно, что в Ярославской области встречаются виды шмелей, занесенные в Красные книги всех сопредельных регионов (исключение составляет Тверская область, где данные по шмелям отсутствуют полностью).

Таким образом, основываясь на относительном обилии видов, и внесении их в списки охраняемых в соседних областях, можно рекомендовать к включению в Красную книгу Ярославской области следующие виды:

1. *B. mocsaryi* – встречается единично в отдельные годы; известно только одно местообитание на территории области; обитает на северной границе ареала; внесен в Красную книгу Вологодской и две редакции Красной книги Московской области;

2. *B. distinguendus* - встречается единично в отдельные годы; известно только одно местообитание на территории области;

3. *B. modestus* – встречается единично; известно два местообитания на территории области; включен в две редакции Красной книги Московской области;

4. *B. muscorum* – встречается единично; известно два местообитания на территории области; внесен в Красную книгу Костромской, Ивановской, две редакции Красной книги Московской и Владимирской областей;

5. *B. sporadicus* – встречается единично; известно два местообитания на территории области; внесен в Красную книгу Вологодской и две редакции Красной книги Московской области.

6. *B. barbutellus*- встречается единично; известно два местообитания на территории области; внесен в Красную книгу Вологодской области.

7. *B. flavidus*- встречается единично; известно два местообитания на территории области; обитает на южной границе ареала;

8. *B. sichelii* - встречается единично; известно два местообитания на территории области; внесен в Красную книгу Ивановской, прошлую редакцию Красной книги Московской области.

В качестве причин редкости следует указать сокращение естественных мест обитания, антропогенную нагрузку и ведение хозяйственной деятельности. Необходимо выявить распространение видов на территории области и особо охраняемых природных территорий.

Виды, указанные нами по литературным данным, не включены в данный список, поскольку в источнике (Голубева, 2008) отсутствуют сведения по количеству собранного материала, объему выборки, а так же местам сбора.



## ВЫВОДЫ

1. Для территории Ярославской области известно 38 видов шмелей, из которых 6 указаны впервые. Большинство видов (30%) относится к подроду *Thoracobombus*. Наибольшее видовое сходство отмечается с сопредельной Вологодской областью ( $K_j=78\%$ );
2. Преобладает транспалеарктическая температурная ареалогическая группа (30%). Два вида приурочены к зоне хвойно-мелколиственных лесов, четыре – к подзоне южной тайги. Среди экологических групп преобладают луговые виды (66%), эти сообщества имеют высокое значение индекса Шеннона ( $1,85\pm 0,08$ ). Выявлено, что клептопаразит не всегда достигает высокой численности даже при обилии хозяина;
3. В населении области доминирует 2 вида (*B. lucorum*, *B. pascuorum*). Населения различных биотопов отличаются по доминантным видам. Статистически значимо различаются населения лесных биотопов в разных природных зонах. Население болот в большей степени отличается от остальных;
4. Почти половина видов (45%) имеет низкую численность. Обнаружены все виды шмелей, охраняемые на сопредельных областях, из них 8 рекомендовано к внесению в Красную книгу Ярославской области.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адаховский Д.А. О составе таёжного типа населения шмелей (*Bombus*, *Apidae*) на территории Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2008. – № 2. – С. 89-94.

Аннотированный каталог перепончатокрылых насекомых России. Том I. Сидячебрюхие (Symphyta) и жалоносные (Apoicrita: Aculeata) / под редакцией С.А. Белокобыльского и др. – Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2017. – Т. 321 (Труды ЗИН РАН. Приложение 6). – 476 с.

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

Березин М.В., Ткачева Е.Ю. К изучению фауны и экологии шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) на западе плато Путорана // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. – 2007. – С. 234–235.

Березин М.В., Бейко В.Б., Березина Н.В. Анализ структурных изменений населения шмелей (*Bombus*, *Apidae*) Московской области за последние 40 лет // Зоологический журнал. – 1996. – Т.75 (2). – С. 212-221.

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.

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

Гасанова Д.Ш. Особенности географического распространения шмелей рода *Bombus* юго-восточного склона Большого Кавказа // Юг России: экология, развитие. – 2015. – № 1. – С. 35–41.

Голубева Г.В. Охрана биоценозов, как стратегия охраны редких видов насекомых // Актуальные проблемы экологии Ярославской области (материалы III науч.- практич. конференции). – Ярославль : Издание ВВО РЭА, 2005. – Вып. 3, Т. 2. – С. 22–26.

Голубева Г.В. Редкие и исчезающие виды шмелей рода *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) и их охрана // Актуальные проблемы экологии Ярославской области (материалы IV науч.-практич. конференции). – Ярославль. : Издание ВВО РЭА, 2008. – Вып. 4, – Т. 2. – С. 21–24.

Городков К. Б. Типы распространения двукрылых гумидных зон Палеарктики // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. – 1983. – С. 26–33.

Городков К.Б. Классификация ареалов и ее теоретические предпосылки на примере арктических двукрылых (Diptera) : автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук : 03. 00. 09 / ЗИН АН СССР. – Санкт-Петербург, 1992. – 48 с.

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

Добролюбова Т.В. Шмели (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Пензенской области и роль Государственного заповедника «Приволжская лесостепь» в их охране // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2015. – № 2 (10). – С. 42–54.

Еськов Е.К. Терморезим шмелиного гнезда и механизм его регулирования // Насекомые - опылители с.-х. культур. – Новосибирск. : СО ВАСХНИЛ, 1982. – С. 43–45.

Исаев В.А. Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений и Красная книга Ивановской области // Вестник Ивановского государственного университета. Серия «Естественные, общественные науки». –2008. – Вып. 2. – С. 1-12.

Кадермятова Д.М. К изучению фауны шмелей (Hymenoptera: Apoidea, Apidae) и их трофических связей в лесостепи Среднего Поволжья (Ульяновской

области) // Фундаментальные исследования. – 2014. – Т. 2. – № 12. – С. 312–316.

Колесова Н.С. Видовое разнообразие и структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*, *Psithyrus*) трансформированных таежных экосистем Вологодской области : автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук : 03.02.08 / ГОУ ВПО «Вологодский государственный педагогический университет». – Сыктывкар, 2010а. – 21 с.

Колесова Н.С. Влияние мезоклимата на биотопическое распределение, видовое разнообразие и население шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*) на ключевых водосборах Вологодской области // Индикация пространственной вариабельности мезоклимата водосборов таежной зоны. Тематический сборник / под. ред. д.б.н., проф., Н.Л. Болотовой. – Вологда, 2010б. – С. 83–105.

Колесова Н.С. Влияние мозаичности местообитаний на население шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*, *Psithyrus*) на территории Вологодской области // XIV съезд Русского энтомологического общества. – СПб. : Галаника, 2012. – С. 199.

Колосова Ю.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombini*) Европейского Севера России: Коношский район Архангельской области // Arctic Environmental Research. – 2010. – № 3. – С. 57–68.

Колосова Ю.С. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) лесных экосистем северной тайги Русской равнины : автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук : 03.02.08 / ГОУ ВПО «Вологодский государственный педагогический университет». – Сыктывкар, 2007. – 19 с.

Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombini*) Европейского Севера России: окрестности космодрома «Плесецк» Архангельской области // Arctic Environmental Research. – 2011. – № 1. – С. 45–54.

Коновалова И.Б. Городские сообщества шмелей (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*) и условия, необходимые для их существования // Научные ведомости

Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2009. – Т. 8. – № 3 (58). – С. 81–89.

Красная книга Владимирской области / под ред. Р.Е. Азбукиной и др. – Владимир : Транзит-ИКС, 2010. – 400 с.

Красная книга Вологодской области. Том 3. Животные / под ред. Н.Л. Болотовой и др. – Вологда : ООО ПФ «Полиграф-Книга», 2010. – 216 с.

Красная книга города Москвы / под ред. Б.Л. Самойлова и др. – М., 2011. – 928 с.

Красная книга Ивановской области / под ред. В.А. Исаева. – Иваново : ИПК «ПресСто», 2007. – 236 с.

Красная книга Костромской области / под ред. ДПР Костромской области. – Кострома, 2009. – 387 с.

Красная книга Московской области / под ред. А.В. Зубакин. – М. : Аргус, Русский университет. – 1998. – 560 с.

Красная книга Московской области. Издание второе, переработанное и дополненное / под ред. Т.И. Варлыгиной и др. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 832 с.

Красная книга Российской Федерации (животные) / под ред. А.С. Замотайлова. – Москва : Астрель, 2001. – 908 с.

Красная книга СССР: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / под ред. А.М. Бородина. – М. : "Лесная промышленность", 1984. – Т. 2. – 392 с.

Красная книга Тверской области / под ред. А.С. Сорокина. – Тверь : Вече Твери, АНТЭК. – 2002. – 256 с.

Красная книга Тверской области. Издание второе, переработанное и дополненное / под ред. А.С. Сорокина и др. – Тверь, 2013. – 376 с.

Красная книга Ярославской области / под ред. Л.В. Воронина и др. – Ярославль : Издательство Александра Рутмана, 2004. – 384 с.

Красная книга Ярославской области / под ред. М.А. Нянковского и др. – Ярославль : Академия 76, 2015. – 472 с.

Левченко Т.В. Материалы по фауне пчел (Hymenoptera: Apoidea) Московской области. 3. Семейство Apidae. Род *Bombus* Latreille, 1802 // Эверсманния. – 2012. – № 31–32. – С. 72–88.

Малышев С.И. Дикие опылители на службе у человека. – М.; Л. : Наука, 1963. – 67 с.

Морозова О.В. К изучению фауны шмелей *Bombus* Latreille и их трофических связей в Тебердинском заповеднике (Hymenoptera: Apoidea, Apidae) // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 8. – С. 95–99.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М. : Мир –1992. – 320 с.

Николаева А.М. К изучению фауны социальных шмелей луговых сообществ Рязанской области // Тр. Окского заповедника. – 2016. – Вып. 35. – С. 200–204.

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

Панфилов Д.В. Опыт реконструкции палеогеографии Северной Евразии в четвертичном периоде по материалам современной фауны шмелей // Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии: Труды I сессии палеонтологического общества. – М. : Госгеолтехиздат, 1957. – С. 97–106.

Панфилов Д.В. Сем. Apidae Пчелиные // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л., 1978. – Т. 3. – Ч. 1. – С. 508–519.

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

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

Пономарев В.А. Экология шмелей рода *Bombus* (Latr.) и профилактика инфекционных болезней при их лабораторном разведении : автореф. дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук : 03.00.09, 16.00.03 / ФГОУ ВПО

«Ивановская государственная сельскохозяйственная академия». – Иваново, 2004. – 74 с.

Попов В.Б. К познанию фауны шмелей окрестностей Екатеринбурга // Изв. Уральск. гос. ун-та. –1923. – Т. 3. – С. 159–168.

Постановление администрации Владимирской области от 22.08.2017 № 707 «Об утверждении Перечней объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Владимирской области и включенных в приложения к Красной книге Владимирской области».

Потапов Г.С. и Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Севера России : автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук : 03.02.08 / ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет». – Томск, 2015. – 19 с.

Потапов Г.С., Колосова Ю.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Севера России: низовья Р. Мезени // Arctic Environmental Research. – 2016. – №. 2. – С. 74–81.

Потапов Г.С., Колосова Ю.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Севера России: окрестности г. Шенкурска // Arctic Environmental Research. – 2017. – № 1. – С. 41–49.

Потапов Г.С., Колосова Ю.С., Гофаров М.Ю. Зональное распределение видов шмелей (Hymenoptera, Apidae) на Европейском Севере России // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92. – № 10. – С. 1246–1246.

Приказ Министерства юстиции Российской Федерации от 18.01.2018 № 01/5176–ЮЛ «О возврате без государственной регистрации приказа Минприроды России от 25.12.2017 № 705».

Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – Санкт–Петербург, 1994. – 350 с.

Разнообразие насекомых Вологодской области / Ю.Н. Белова и др. – Вологда : Коперник, 2008. – 368 с.

Редкие животные и грибы : материалы по ведению Красной книги Ивановской области / под ред. В.А. Исаева. – Иваново : ПресСто, 2012. – 132 с.

Скориков А.С. К фауне шмелей Ярославской губернии // Труды Ярослав. Естеств.-ист. и краев. общ. – 1925. – Т. 4. – Вып. 1. – С. 21–25.

Скориков А.С. Шмели Палеарктики. Часть I. Общая биология. (С включением зоогеографии) // Известия Северной областной станции защиты растений от вредителей (Петроград). – 1922а. – Т. 4. – № 1. – С. 1-160.

Скориков А.С. Шмели Петроградской губернии // Фауна Петроградской губернии. – 1922б. – Т. 2. – Вып. 2. – С. 51.

Филиппов Н.И. К фауне шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) таежной зоны Республики Коми // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. – 2016. – № 3. – С. 12–18.

Филиппов Н.И., Долгин М.М. Зоогеографическая характеристика фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) европейского северо-востока России // Известия Коми научного центра УРО РАН. – 2011. – № 3 (7). – С. 55–58

Ясюкевич В.В. и др. Влияние урбанизации и зимних погодных аномалий на численность популяций и биоразнообразие шмелей // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2010. – Т. 23. – С. 231-247.

Ясюкевич В.В., Ривкин Л.Е. Использование результатов мониторинга видового разнообразия и численности шмелей для оценки антропогенного влияния на окружающую природную среду // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2005. – Т. 20. – С. 276-286.

Bossert S. Recognition and identification of species in the *Bombus lucorum*-complex – a review and outlook // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2015. – Vol. 62(2) – P. 19–28.

Cameron S.A. Brood care by male bumble bees // Proceedings of National Academy of Sciences. – 1985. – Vol. 82. – P. 6371–6373.

Cameron S.A., Hines H. M., Williams P.H. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2007. – Vol. 91. – P. 161–188.



Cardinal S., Danforth B.N. The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees // PLoS One. – 2011. – T. 6. – № 6. – C. 1–9.

Coville F. Notes on bumble-bees // Proc. entomol. Soc. Washington. – 1890. – Vol. 1. – № 4. – P. 197–202.

Cumber R.A. The biology of humble-bees, with special reference to the production of the worker caste // Ecological Entomology. – 1949. – Vol. 100, – № 1. – P. 1–45.

Dalla Torre K.W. Catalogus Hymenopterorum, X – Apidae. – Leipzig, 1896. – 673 p.

Dalla Torre K.W. Unsere hummelarten (*Bombus*) // Der Naturhistoriker. – 1880. – Vol. 2. – P. 40–41.

Eversmann E. Fauna hymenopterologica Volgo-Uralensis. (Continuatio). Familia anthophilium seu apidarum // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. – 1852. – Vol. 3. – P. 3–137.

Fonta C., Masson C. Analyse de l'équipement sensoriel antennaire du bourdon *Bombus hypnorum* L. // Apidologie. – 1982. – Vol. 13, – № 3. – P. 247–263.

Free J.B. The division of labour within bumblebee colonies // Insectes soc. – 1955. – Vol. 2. – № 3. – P. 195–212.

Free J.B., Butler C.G. Bumblebees. – London. : Collins, 1959. – 208 p.

Heinrich B. The physiology of exercise in the bumblebee // Amer. Sci. – 1977. – Vol. 65. – № 4. – P. 455–465.

Honk C.G.J. van et al. Factors influencing the egg laying of workers in a captive *Bombus terrestris* colony // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 1981. – Vol. 9, – № 1. – P. 9–14.

Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. – 1984. – Vol. 23. – 45 p.

Løken A. Studies on Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Norsk. entomol. Tidsskr. – 1973. – Vol. 20. – № 1. – 219 p.

Løken A., Framstad E. B. Contribution to the taxonomy of *Psithyrus* (*Fernaldaespsithyrus*) (Hymenoptera: Apidae) // *Acta entomologica fennica*. – 1983. – № 42. – P. 46–50.

Michener C.D. Comparative social behavior of bees // *Annu. Rev. Entomol.* – 1969. – Vol. 14. – P. 299–342.

Newport G. On the temperature of insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrate animal // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. – 1837. – Vol. 127. – P.259–338.

Pekkarinen A., Teräs I. Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae) // *Annales Zoologici Fennici*. – 1993. – № 30. – P. 187–208.

Pittioni B. Die Hummeln und Schmarotzerhummeln der Balkan-Halbinsel. II. Spezieller Teil // *Izvestiya na Tsarskite prirodonauchni instituti v Sofiya*. – 1939. – Vol. 12. – P. 49-115.

Plowright R.C., Jay S.C. Caste differentiation in bumblebees (*Bombus* Latr.: Hymenoptera). I. The determination of female size // *Insectes soc.* – 1968. – Vol. 15. – № 2. – P. 171–192.

Popov V.B. Zur geographischen Verbreitung von *Psithyrus vestalis* Fourck. und *P. distinctus* Per. (Hym., *Psith.*) // *Русское Энтомологическое Обозрение*. – 1927. – Т. 21. – № 1-2. – С. 128–132.

Popov V.B. Note on *Agrobombus smithianus* White (Hym., *Bomb.*) // *Русское Энтомологическое Обозрение*. – 1930. – Т. 24. – № 1–2. – С. 95–99.

Radoszkowski O. Révision des armures copulatrices des mâles du genre *Bombus*. // *Бюллетень Московского общества испытателей природы*. – 1884. – Т. 59. – С. 51–92.

Rasmont P. Les bourdons du genre *Bombus* Latreille sensu stricto en Europe occidentale et centrale // *Spixiana*. – 1984. – Т. 7. – №. 2. – С. 135-160.

Rasmont P. et al. Identité et variabilité des mâles de bourdons du genre *Bombus* Latreille sensu stricto en Europe occidentale et centrale (Hymenoptera,

Apidae, Bombinae) // Revue suisse de Zoologie. – 1986. – T. 93. – №. 3. – C. 661-682.

Rasmont P., Terzo M. Catalogue et clé des sous-genres et espèces du genre *Bombus* de Belgique et du nord de la France (Hymenoptera, Apoidea) // Université de Mons, Laboratoire de Zoologie. – 2010. – P. 1-28.

Renkonen O. Statisch-okologische Untersuchungen über die der restrische Kaferwelt der finnischen Bruchoore // Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo. – 1938. – Vol. 6. – P. 1–231.

Richards O.W. A revision of the humble-bees allied to *Bombus orientalis*, Smith, with the description of a new subgenus // Annals and Magazine of Natural History. – 1929. – Vol. 10. – № 3. – P. 378–386.

Robertson C. Synopsis of Megachilidæ and Bombinæ // Transactions of the American Entomological Society. – 1903. – Vol. 29. – P. 163–178.

Röseler P.-F. Unterschiede in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris* // Ztschr. Naturforsch. – 1970. – Bd. 25. – № 5. – S. 543–548.

Röseler P.-F. Vergleichende Untersuchungen zur Öogenese bei weiselrichtigen und weisellosen Arbeiterinnen der Hummelart *Bombus terrestris* (L.) // Insectes soc. – 1974. – Bd. 21. – № 3. – S. 249–274.

Röseler P.-F., Röseler I. Dominance in bumblebees // Proc. 8th Intern. Congr. Intern. Union Study social Insects, Wageningen. – 1977. – P.232–235.

Röseler P.-F., Röseler I., Honk C.G.J. van. Evidence for inhibition of corpora allata activity in workers of *Bombus terrestris* by a pheromone from the queen's mandibular glands // Experimentia. – 1981. – Vol. 37. – № 4. – P. 348–351.

Sakagami S.F. Specific difference in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser.6, Zool.). – 1976. – Vol.20. – № 3. – P. 390–447.

Skorikov A.S. Neue Hummelformen (Hym. Bombidae) V // Русское Энтомологическое Обозрение. – 1913. – Т. 18. – № 1. – С. 171–175.

Skorikov, A.S. Revision der in der Sammlung des weil. Prof. E. A. Eversmann befindlichen Hummeln // Труды Русского Энтомологического Общества. – 1910. – Т. 39. – С. 570–584.

Smith F. Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part II. Apidae. – London. : Order of the Trustees, –1854. – 465 p.

Smith E.P., van Belle G. Nonparametric Estimation of Species Richness // Biometrics. – 1984. – № 40. – P. 119–129.

The IUCN Red List of Threatened Species [Электронный ресурс]. – Версия 2019-1. – Режим доступа: <http://www.iucnredlist.org> (дата обращения: 22.05.2019).

Williams P.H. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum. Entomol. ser. – 1998. – Vol. 67. – № 1. – P. 79–152.

Williams P.H. Do the parasitic Psithyrus resemble their host bumblebees in colour pattern? // Apidologie. – 2008. – Vol. 39. – P. 637–649.

Williams P.H. et al. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*) // Apidologie. – 2008. – Vol. 39. – P. 46–74.

Yarrow I.H.H. Is *Bombus inexpectatus* (Tkalcu) a workerless obligate parasite? (Hym. Apidae) // Insectes soc. – 1970. – Vol. 17. – № 2. – P. 95–111.

**Виды шмелей Ярославской области**

№	Подрод	Вид	Точки сбора
1	2	3	4
1	<i>Bombias</i>	<i>Bombus confusus confusus</i> Schenck, 1859.	15, 16,17
2	<i>Bombus</i>	<i>Bombus cryptarum</i> Fabricius, 1775	20, 38, 45, 47
3		<i>Bombus lucorum</i> Linnaeus, 1761	2-10, 13-21, 23, 24, 26, 28-31, 34-38, 40, 41, 44-48
4		<i>Bombus sporadicus</i> Nylander, 1848	2, 20
5		<i>Bombus terrestris</i> Linnaeus, 1758	1-3, 7-10, 13-24, 26, 28-33, 34-38, 40,41, 43-47
6	<i>Cullumano- bombus</i>	<i>Bombus cullumanus serrisquama</i> Morawitz, 1888	*
7		<i>Bombus semenoviellus</i> Skorikov, 1910	3, 7, 8, 13, 16, 30, 40, 46, 47
8	<i>Kallobombus</i>	<i>Bombus soroensis</i> Fabricius, 1777	4, 8, 13, 16, 20, 23, 29, 30, 31, 34, 37, 38, 40, 41, 44, 47
9	<i>Megabombus</i>	<i>Bombus argillaceus</i> Scopoli, 1763	*
10		<i>Bombus consobrinus</i> Dahlbom, 1832	8, 14, 15, 18, 20,45,46
11		<i>Bombus hortorum</i> Linnaeus, 1761	1, 3, 4, 8, 9, 13-18, 20,21, 30, 34, 35, 38, 40, 42, 43, 45, 46, 47
12		<i>Bombus ruderatus</i> Scopoli, 1763	*

1	2	3	4
13	<i>Melano-</i> <i>bombus</i>	<i>Bombus lapidarius</i> Linnaeus, 1758	1, 3-5, 7-10, 13-21, 23, 26, 29-31, 34, 35, 37, 38, 40, 41, 46-5-46
14		<i>Bombus sichelii</i> Radoszkowski, 1860	7, 20
15	<i>Psithyrus</i>	<i>Bombus barbutellus</i> Kirby, 1802	20, 30
16		<i>Bombus bohemicus</i> Seidl, 1837	2, 3, 6, 8, 13, 15, 20, 27, 32, 38, 39, 40, 41, 44, 45-47
17		<i>Bombus campestris</i> Panzer, 1801	9, 13, 15-18, 2, 30, 38, 40, 44-46
18		<i>Bombus norvegicus</i> Sparre-Schneider, 1918	2, 3, 6, 13, 20, 45
19		<i>Bombus flavidus</i> Eversmann, 1852	3, 6
20		<i>Bombus rupestris</i> Fabricius, 1793	9, 15-17, 20, 23, 30 38, 40, 43-45
21		<i>Bombus sylvestris</i> Lepeletier de SaintFargeau, 1832	4, 20, 40, 44, 46
22	<i>Pyrobombus</i>	<i>Bombus hypnorum</i> Linnaeus, 1758	2-7, 10, 11, 13, 18, 20, 21, 23, 25, 27, 33, 38, 42, 44, 45
23		<i>Bombus jonellus</i> Kirby, 1802	6, 13, 20
24		<i>Bombus modestus</i> Eversmann, 1852	20, 40
25		<i>Bombus pratorum</i> Linnaeus, 1761	6, 7, 20, 21, 38, 39, 45

1	2	3	4
26	<i>Subterraneo-</i> <i>bombus</i>	<i>Bombus distinguendus</i> Morawitz, 1869	38
27		<i>Bombus subterraneus</i> Linnaeus, 1758	12, 38
28	<i>Thoraco-</i> <i>bombus</i>	<i>Bombus deuteronymus</i> Schulz, 1906	7, 10, 13, 14, 16, 17, 21, 30, 38, 40, 43, 46
29		<i>Bombus humilis</i> Illiger, 1806	7-9, 17, 20, 23, 29, 30, 34, 36-38, 44, 46
30		<i>Bombus laesus</i> Morawitz, 1875	*
31		<i>Bombus mocsaryi</i> Kriechbaumer, 1877	38
32		<i>Bombus muscorum</i> Linnaeus, 1758	13, 35
33		<i>Bombus pascuorum</i> Scopoli, 1763	1-9, 12-18, 20, 21, 23, 24, 26, 29-31, 38-41, 43-47
34		<i>Bombus pomorum</i> Panzer, 1805	*
35		<i>Bombus ruderarius</i> Müller, 1776	4-10, 13-15, 17, 18, 20, 21, 23, 30, 35, 37, 38, 40, 41, 45-47
36		<i>Bombus schrencki</i> Morawitz, 1881	6, 8, 9, 14, 20, 40, 46, 47
37		<i>Bombus sylvarum</i> Linnaeus, 1761	7, 9, 13, 17, 18, 20, 21, 23, 29-31, 36-38, 40, 41, 44-47
38	<i>Bombus veteranus</i> Fabricius, 1793	4-10, 13, 14, 17, 18, 20, 21, 23, 31, 37, 38, 40, 42, 44, 46, 47	

Примечание: номера точек сбора приводятся согласно картосхеме на Рис. 1.

\* - вид указан по литературным данным.

## Ареалогические комплексы и экологические группы шмелей

№	Вид	Долготные комплексы	Зональные комплексы	Экологические группы			
				обилие	$F_{ij}$	лит.	итог
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>B. argillaceus</i>	WTp	SBo	-*	-	m	m
2	<i>B. barbutellus</i>	Tp	Te	f	f	m	m
3	<i>B. bohemicus</i>	Tp	ATe	e	f	e	e
4	<i>B. campestris</i>	Tp	Te	e	f	m	m
5	<i>B. confusus confusus</i>	ES	SBo	e	m	m	m
6	<i>B. consobrinus</i>	Tp	Bo	e	f	m	m
7	<i>B. cryptarum</i>	Hol	ATe	-	-	e	e
8	<i>B. cullumanus serrisquama</i>	ES	SBo	-	-	m	m
9	<i>B. deuteronymus</i>	Tp	Te	e	e	m	m
10	<i>B. distinguendus</i>	Hol	Te	-	-	m	m
11	<i>B. flavidus</i>	Tp	Bo	m	m	e	b
12	<i>B. hortorum</i>	Tp	Te	e	b	m	m
13	<i>B. humilis</i>	TP	SBo	e	m	m	m
14	<i>B. hypnorum</i>	Tp	Te	e	f	e	e
15	<i>B. jonellus</i>	Hol	ATe	e	b	e	e
16	<i>B. laesus</i>	ES	SBo	-	-	m	m
17	<i>B. lapidarius</i>	WTp	Te	e	m	m	m
18	<i>B. lucorum</i>	Hol	ATe	e	m	e	e
19	<i>B. mocsaryi</i>	Tp	Te	-	-	m	m



1	2	3	4	5	6	7	8
20	<i>B. modestus</i>	Tp	Bo	f	f	f	f
21	<i>B. muscorum</i>	Tp	Te	m	m	b	b
22	<i>B. norvegicus</i>	ES	Te	e	b	e	e
23	<i>B. pascuorum</i>	Tp	Te	e	f	e	e
24	<i>B. pomorum</i>	WTP	SBo	-	-	m	m
25	<i>B. pratorum</i>	ES	Te	e	b	f	f
26	<i>B. ruderarius</i>	ES	Te	e	m	m	m
27	<i>B. ruderatus</i>	Tp	SBo	-	-	m	m
28	<i>B. rupestris</i>	Tp	Te	e	f	m	m
29	<i>B. schrencki</i>	Tp	Bo	e	e	e	e
30	<i>B. semenoviellus</i>	ES	Bo	e	m	m	m
31	<i>B. sichelii</i>	Tp	Te	-	-	m	m
32	<i>B. soroensis</i>	ES	Te	e	e	m	m
33	<i>B. sporadicus</i>	Tp	Bo	m	m	f	f
34	<i>B. subterraneus</i>	ES	SBo	-	-	m	m
35	<i>B. sylvarum</i>	ES	SBo	m	m	m	m
36	<i>B. sylvestris</i>	Tp	Te	f	f	f	f
37	<i>B. terrestris</i>	ES	SBo	e	b	m	m
38	<i>B. veteranus</i>	ES	Te	e	m	m	m

Примечание: e – эвритопный, m – луговой, f – лесной, b – болотный. Обозначения комплексов приведены в тексте работы. \* - для видов не отмеченных на учетных площадках и известных по литературным данным.

## Относительное обилие видов шмелей

№	Вид	Количество особей, экз.	Доля особей, %	Относительное обилие, баллы
1	2	3	4	5
1	<i>B. argillaceus</i>	-*	-	1
2	<i>B. barbutellus</i>	3	0,10	1
3	<i>B. bohemicus</i>	111	3,78	3
4	<i>B. campestris</i>	56	1,91	3
5	<i>B. confusus confusus</i>	79	2,69	3
6	<i>B. consobrinus</i>	11	0,37	2
7	<i>B. cryptarum</i>	-	-	1
8	<i>B. cullumanus serrisquama</i>	-	-	1
9	<i>B. deuteronymus</i>	45	1,53	3
10	<i>B. distinguendus</i>	4	0,14	1
11	<i>B. flavidus</i>	2	0,07	1
12	<i>B. hortorum</i>	145	4,94	4
13	<i>B. humilis</i>	85	2,90	3
14	<i>B. hypnorum</i>	139	4,73	4
15	<i>B. jonellus</i>	6	0,20	2
16	<i>B. laesus</i>	-	-	1
17	<i>B. lapidarius</i>	223	7,60	4
18	<i>B. lucorum</i>	512	17,44	4
19	<i>B. mocsaryi</i>	2	0,07	1
20	<i>B. modestus</i>	3	0,10	1
21	<i>B. muscorum</i>	2	0,07	1
22	<i>B. norvegicus</i>	33	1,12	3
23	<i>B. pascuorum</i>	539	18,36	4

## Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5
24	<i>B. pomorum</i>	-	-	1
25	<i>B. pratorum</i>	63	2,15	3
26	<i>B. ruderarius</i>	135	4,60	4
27	<i>B. ruderatus</i>	-	-	1
28	<i>B. rupestris</i>	34	1,16	3
29	<i>B. schrencki</i>	31	1,06	3
30	<i>B. semenoviellus</i>	36	1,23	3
31	<i>B. sichelii</i>	2	0,07	1
32	<i>B. soroeensis</i>	80	2,72	3
33	<i>B. sporadicus</i>	3	0,10	1
34	<i>B. subterraneus</i>	25	0,85	3
35	<i>B. sylvarum</i>	101	3,44	3
36	<i>B. sylvestris</i>	9	0,31	2
37	<i>B. terrestris</i>	288	9,81	4
38	<i>B. veteranus</i>	129	4,39	4

Примечание: \* - для видов известных только по литературным данным.