

Сообщества шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) в Кулундинской равнине Западной Сибири

The communities of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombini) of the Kuunda Plain of West Siberia, Russia

А.М. Бывальцев
A.M. Byvaltsev

Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: ByvAM@yandex.ru.
Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: шмели, обилие, разнообразие, Кулундинская равнина.

Key words: bumblebees, abundance, diversity, Kulunda Plain.

Резюме. Приведены данные о численности и разнообразии шмелей в западно-сибирской части Кулундинской равнины. Подробно обсуждается структура комплексов доминирующих видов в обследованных локалитетах. Наиболее разнообразно и обильно шмели представлены в районах развития колючей лесостепи, а местные сообщества довольно однородны по видовому составу и в отношении преобладающих видов. Схожий облик имеют группировки фуражиров в припойменных луговых ассоциациях малых рек. Вблизи сосновых боров шмели менее разнообразны, но их численность часто не ниже, чем в колючей лесостепи. При этом местные сообщества весьма непохожи друг на друга. В наиболее засушливых районах, за редким исключением, разнообразие и численность шмелей очень низкие.

Abstract. The abundance and diversity of bumblebees in the Kulunda Plain of West Siberia have been investigated. The structure of groups of dominant species is discussed in detail. The bumblebees are more abundant and diverse in the regions with good representation of birch forest stands. The communities of these insects are relatively homogeneous in species composition and number. The groups of foragers in the flood plains of small rivers are similar amongst them. The bumblebees in sites near the pinewoods are less diverse, but not in abundance, and local communities differ. In the dry steppes, the abundance and diversity of bumblebees are, with few exceptions, very low.

Введение

Изучение структуры сообществ тех или иных организмов какой-либо территории, оценка их численности и разнообразия с последующим сравнительным анализом являются фундаментом для решения проблем обеспечения устойчивости экосистем, познания механизмов их функционирования, сохранения уровня биологического разнообразия, а также оценки перспектив использования биологических ресурсов. Последнее имеет самостоятельное экономическое значение, в том числе

с точки зрения затрат на их возобновление [Равкин и др., 2007].

Шмели известны, прежде всего, как важные опылители многих дикорастущих и культурных растений. Это мезофильная умеренно-теплолюбивая (отчасти даже холодоустойчивая) группа насекомых. Особое значение шмели имеют для мелиофильной растительности тундр и большинства регионов умеренного пояса Евразии, где они формируют ядро (до 80–90 %) общего населения пчёл [Панфилов, 1968]. В настоящее время специалисты по всему миру отмечают сокращение ареалов и обилия многих видов шмелей [Williams, Osborn, 2009]. Между тем, во многих регионах России (прежде всего в Сибири) плохо изучена даже фауна этих насекомых, многие данные требуют проверки. Очевидна необходимость региональных исследований, направленных на выявление фауны шмелей, а также закономерностей пространственной и структурной (на разных уровнях) организаций их популяций и сообществ.

Сведения об относительном обилии видов шмелей в Кулундинской степи происходили из анализа немногочисленного материала, собранного в 1948–1953 г. [Шумакова и др., 1982]. Часть приводимых в работе пунктов сбора расположена в лесостепном Приобье (Барнаул, Голубцово), не относящихся к Кулундинской степи. В работе указано, что материал определён Д.В. Панфиловым и хранится в коллекционных фондах ИСиЭЖ СО РАН. Большую часть экземпляров удалось найти, почти все снабжены этикетками — «det. S. Вуйнова» (Буйнова — девичья фамилия С.К. Стебаевой, известного специалиста по Collembola), на остальных определительные этикетки просто отсутствуют. Шмели плохо поддаются диагностике — опущение слиплось, не позволяет различить окраску видов, многие экземпляры сильно повреждены кожеедами. В связи с этим, не удалось идентифицировать зано-

во большую часть этого материала. По-видимому, 3 особи (1 из них самец) с этикетками «Алтайский край, Заринский р-н, с. Голубцово», определённые С.К. Стебаевой как «*B. superequester* Skor.», относятся к *B. humilis* Illiger, 1806. Тем не менее, несмотря на ошибочность определений, данные экземпляры, с точки зрения современного понимания указанных таксонов, приведены в работе Шумаковой с соавторами верно.

B. superequester Skorikov, 1914 является синонимом *B. deuteronymus* Schulz, 1906, но в русскоязычной литературе указывался как *B. subbaicalensis* Vogt, 1914 [Шумакова и др., 1982; Бывальцев, 2008]. *B. subbaicalensis* Vogt, 1914 в настоящее время рассматривается как синоним *B. humilis* Illiger, 1806, который в большинстве отечественных публикаций приводится как *B. helferanus* Seidl, 1837 или *B. solstitialis* Panzer, 1806.

Предлагаемая работа не только даёт предварительную оценку численности и видового состава шмелей в западно-сибирской части Кулундинской равнины, но и представляет основные особенности структурной организации их населения в регионе.

Район исследований

В существующих схемах природное зонирование Кулундинской равнины проводится по-разному [Западная Сибирь, 1963; Куминова и др., 1963; Николаев, Самойлова, 1991; Николаев, 1999]. В настоящей статье под Кулундинской степью понимается территория объ-иртышского междуречья южнее Барабинской лесостепи в границах, очерченных для этого региона в работе Куминовой и соавторов [1963]. Границы степной зоны с подзонами приняты согласно Николаеву [1999].

Кулундинская степь в районе исследования представляет собой слегка всхолмлённую равнину с амплитудами высот от 100 до 140 м над уровнем моря. Хорошо выражены гривы (до 2 м высотой), большая часть ориентирована с севера на юг. В южной части Кулундинской степи находится большое количество западин. Климат континентальный, общее количество осадков 270–350 мм, из которых около 75 % выпадает в июле. Вследствие барьерного эффекта гор Алтая и Салаирского кряжа происходит субмеридиональная переориентация широтной природной зональности. Из-за увеличения атмосферного увлажнения происходит ослабление континентальности климата Верхнего Приобья, а южная граница степной зоны значительно сдвигается (на 200 км южнее, чем для Прииртышской степи). В результате, в северо-восточной части Кулундинской степи климат более мягкий (влажнее и теплее), чем на юго-западе (подзона сухих степей) [Николаев, 1999].

Отличительной чертой растительного покрова северо-восточной части Кулундинской равнины является повышенная облесённость территории. В приуроченных к западинам колках развит густой

травостой из луговых злаков и разнотравья. Особенно многочисленны колки в низовьях рек Бурла и Карасук. Подлесок сформирован шиповником и чёрной смородиной. На сохранившихся участках целины доминируют степные мезоксерофиты. Довольно обильно и разнообразно представлено разнотравье с присутствием растений псаммофилов. В результате слияния барнаульской и касмалинской лент реликтовых боров на юге подзоны образовался обширный, сильно остепнённый лесной массив, снова раздваивающийся в сухостепной части. В этой лесостепной части Кулундинской равнины в последние годы проведено довольно много энтомологических исследований [Василенко, 2002, 2006; Мордкович и др., 2002; Павлов, 2002, 2005, 2006; Новгородова, 2003; Резникова, 2003; Бекетов, 2004; Борисов, 2004, 2005; Баркалов, Лопатин, 2006; Баркалов, Сорокина, 2006; Березина, 2006, 2008; Зинченко, 2006; Зинченко, Иванов, 2006; Легалов, 2006; Мордкович, 2006, 2007, 2010, 2011, 2012; Сорокина, 2006, 2008; Чернышёв, 2006, 2009, 2010, 2011; Бывальцев, 2008; Гаврилюк и др., 2008; Данилов, Чернышёв, 2008; Ходырев и др., 2008; Чернышёв, Легалов, 2008; Щеглов, 2006; Ивонин и др., 2009, 2011, 2013; Любечанский, 2009; Мордкович, Березина, 2009; Бахвалов и др., 2010; Белевич, Юрченко, 2010, 2013; Беспалов и др., 2010; Носков и др., 2010; Дубатовлов и др., 2010; Юрченко, Белевич, 2010; Беспалов, 2011; Данилов, 2011; Фёдоров, Мордкович, 2012; Фёдоров, 2013; Фёдоров, Триликаускас, 2013].

В подзоне сухих степей доминирует песчано-степной ландшафт, плакоры выражены слабо. Эта территория особенно неблагоприятна в климатическом отношении. Она наиболее засушлива и континентальна среди других степей Западно-Сибирской равнины. В зимнее время сюда простирается отрог азиатского антициклона, а летом регион оказывается изолированным Кокчетавской возвышенностью от западно-юго-западных влагонесущих воздушных масс. Растительный покров представлен типчаково-ковыльными степями с бедным ксерофитным разнотравьем в комплексе с галофитными типчаково-полынными сообществами. В западинах надпойменных террас развиты разнотравно-ковыльные кустарниковые степи с зарослями спиреи зверобоелистной, караганы и шиповника. В целом господствует абсолютно безлесный плоскоравнинный сухостепной ландшафт.

Материалы и методы

Материал собран в окрестностях 15 населённых пунктов (13 — Алтайский край, 2 — Новосибирская область) в 2005–2008 гг. (рис. 1). Сезон работ — 8–15 июля, кроме с. Троицкое — 24–26 августа в 2006 г. и 10 августа в 2007 г. Учёты шмелей проведены методом индивидуального отлова на трансекте 2 x 100 м в течение 20 мин. Общий объём выборки — 104 учёта, 782 особи.

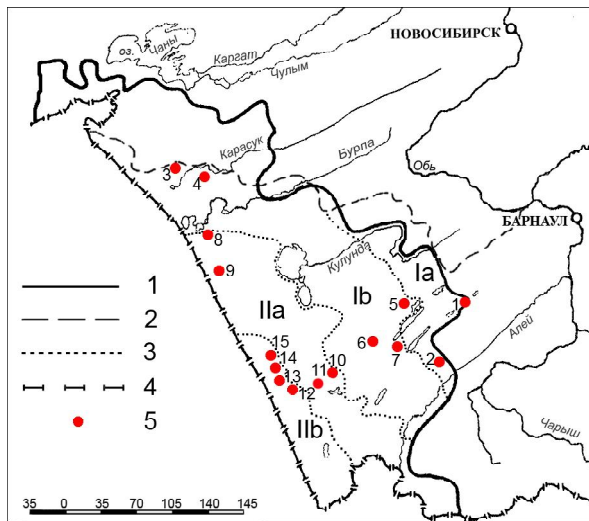


Рис. 1. Картограмма района исследований и мест сбора материала. Границы: 1 — Кулундинской провинции [Куминова и др., 1963], 2 — степной зоны и 3 — подзон [Николаев, 1999], 4 — государственная граница России и Казахстана. Точками (5) обозначены места сбора материала, нумерация соответствует порядковому перечислению в тексте.

Fig. 1. Locality map of bumble-bees in Kulunda Plain of West Siberia, Russia. Limits: 1 — Kulunda province [Kuminova et al., 1963], 2 — steppe zone, 3 — subzones [Nikolaev, 1999], 4 — state boundary of Russia and Kazakhstan, 5 — collecting localities (numbers as in text).

Полученные данные усреднены и пересчитаны на количество особей в один час (особь/ч). Для оценки обилия видов рассчитаны показатели встречаемости и доля вида с последующим их графическим отображением. По устоявшейся среди отечественных апиологов традиции также дана балльная оценка по шкале Песенко [1972]. К лидирующим по численности (доминантам в узком смысле) отнесены виды с долей не менее 10 %. Разнообразие шмелей выражено в показателях числа видов — суммарного (S) и среднего по учётам (S') и отношения меры концентрации Симпсона к единице («индекс полидоминантности» — U) [Песенко, 1982]. Для оценки общности локальных сообществ рассчитаны индексы Брея-Кёртиса и евклидово расстояние, на их основе выполнен кластерный анализ (методы — UPGA, Ward). Устойчивость сформированных кластеров оценена методом бутстрепа в 1000 повторностях. Ординация выборок из обследованных локалитетов проведена методом бестрендового анализа соответствий (DCA). Математическая обработка данных осуществлена в приложении Calc офисного пакета OpenOffice.org 3.3.0. и статистическом пакете Past_2.08 [Hammer et al., 2001].

Названия видов даны в соответствии с каталогом Вильямса [Williams, 1998]. В виду несовершенства методов морфологической диагностики *B. lucorum* (Linnaeus, 1761) принимается в настоящем исследовании как комплекс криптических видов *B. lucorum complex*, т.е. включает как номинативный вид так, вероятно, и *B. cryptarum* (Fabricius,

1775) [Williams et al., 2012]. *B. maculidorsis* (Skorikov, 1922) рассматривается как самостоятельный вид. В ранге подвидов приводятся шмели *B. confusus paradoxus* Dalla Torre, 1882 и *B. cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888 [Rasmont, Iserbyt, 2010–2012; Williams et al., 2013].

Результаты и обсуждение

Обобщённые данные об обилии шмелей и разнообразии их сообществ представлены в таблице и на рисунке (табл. 1, рис. 3). Ниже подробно рассматривается соотношение преобладающих видов в каждом из обследованных локалитетов, указаны основные кормовые растения. В ряде случаев приведены данные по соотношению фуражиров и самцов.

1. Окрестности с. Боровское (Алтайский край, Алейский район — 52°38.837' N, 82°10.065' E) — разнотравно-злаковая степь с *Festuca rupicola* Neuffel, куртинами из *Medicago falcata* L., *Trifolium pratense* L., *Echium vulgare* L., *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. и другими растениями. Учётные участки расположены вблизи барнаульской боровой ленты между озерами Верхнее и Среднее Займище (расстояние примерно 800 м), берега которых поросли ивой и тростником. Учёты проведены в 2005 г.

Зарегистрировано 12 видов шмелей, суммарная численность — $32,5 \pm 12,1$ особей/ч. Преобладает *B. armeniacus* — 30,8 % (здесь и далее во всех случаях имеется в виду доля от суммарной численности), заметно обильны *B. lucorum* (18,5 %), *B. pascuorum* (15,4 %) и *B. humilis* (10,8 %). Шмели примерно одинаково активны на *Medicago falcata*, *Trifolium pratense* и *Echium vulgare*, кроме различных видов *Plantago*, которые посещаются исключительно рабочими *B. lucorum*.

2. Окрестности с. Клепечиха (Алтайский край, Поспелихинский район — 52°5.801' N, 81°44.779' E) — участки пастбищной типчаково-полынной степи с элементами разнотравья между двумя полевыми лесополосами и лугово-степные ассоциации в пойме р. Госеловский лог. Учёты проведены в 2006 и 2008 гг.

В 2005 г. зарегистрировано 5 видов шмелей, при этом численность очень низкая ($4,5 \pm 1,0$ особей/ч), и доля всех видов выше 10 %. Незначительно преобладает *B. laesus* ($1,5 \pm 0,7$ особей/ч). Численность остальных шмелей (*B. armeniacus*, *B. humilis*, *B. c. serrisquama* и *B. terrestris*) около 1 особи/ч. Шмели посещают *Astragalus onobrychis* L. и *Lavatera thuringiaca* L.

В 2008 г. учтены 7 видов шмелей, численность значительно выше — $30,7 \pm 5,7$ особи/ч. Преобладают *B. subterraneus* (29 %) и *B. c. serrisquama* (22 %), несколько меньше *B. laesus* (15 %) и *B. muscorum* (10 %). Шмели посещают преимущественно *Delphinium dictyocarpum* DC.

В оба года работ шмели учтены на пойменном участке. В степи отмечены лишь несколько особей,

быстро летевших на высоте 3–4 м, и в 2008 г. здесь вне учётов поймана самка *B. fragrans* на *Centaurea* sp.

3. Окрестности с. Троицкое (Новосибирская область, Карасукский район — 53°42.191' N, 77°49.332' E) — открытые участки разнотравно-ковыльно-типчаковой и разнотравно-полынно-типчаковой степи и богато-разнотравные луговые ассоциации вдоль кромок берёзовых колков. Учёты проведены в 2006–2007 гг.

Зарегистрировано 18 видов шмелей. В 2006 г. учтено 16 из них. На открытых остепнённых участках при суммарном обилии $35,4 \pm 4,1$ особи/ч преобладает *B. c. serrisquama* (53,5 %), содоминируют *B. humilis* (14,1 %) и *B. lucorum* (12,7 %). Шмели посещают в основном *Galatella biflora* (L.) Nees и *Veronica spicata* L. Соотношение фуражирующих особей и самцов в учётах составляет: *B. c. serrisquama* — 2,6:1, *B. humilis* и *B. lucorum* — почти как 1:1.

Обследованные лугово-разнотравные приколочные ассоциации по представленности наиболее активно посещаемых здесь шмелями растений можно разделить на два типа: I — с *Centaurea scabiosa* L. и *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. (суммарная численность шмелей — $51,8 \pm 8,6$ особей/ч) и II — с *Linaria vulgaris* Miller (суммарная численность шмелей — $43,0 \pm 5,3$ особей/ч). В состав доминантов на обоих типах участков входят *B. humilis* (18,8 и 23,3 % соответственно), *B. pascuorum* (11,6 и 30,2 %), *B. subterraneus* (10,1 и 23,3 %) и *B. veteranus* (10,1 и 14,0 %). Обилие трёх видов шмелей превышает 10 %-ный порог только на участках I-го типа: *B. c. serrisquama* (14,5 %), *B. maculidorsis* (13,0 %) и *B. bohemicus* (13,0 %). Из них на *Linaria vulgaris* учтён только один самец *B. bohemicus*.

Соотношение фуражиров и самцов на участках с *Centaurea scabiosa* и *Cirsium setosum* составляет: *B. humilis* — 1:2, *B. pascuorum* — 3:1, *B. subterraneus* — 6:1, *B. veteranus* — 1:1, *B. c. serrisquama* — 1:1, *B. bohemicus* — 0:5, *B. maculidorsis* — 1:3,5. На участках с *Linaria vulgaris*: *B. humilis* и *B. pascuorum* — 1,5:1, *B. subterraneus* — 4:1, *B. veteranus* — 1:1. В целом, на участках с *Centaurea scabiosa* и *Cirsium setosum* преобладают самцы, а на участках с *Linaria vulgaris* — фуражиры (в том и другом случаях приблизительно в 2 раза).

В 2007 г. учтено 9 видов шмелей. На участках приколочного разнотравья при суммарной численности $28,5 \pm 1,5$ особи/ч преобладает *B. humilis* (63,2 %), численность *B. pascuorum* и *B. armeniacus* заметно ниже (по 10,5 %). Шмели посещают в основном *Lathyrus tuberosus* L. и *L. pratensis* L. На участке разнотравно-ковыльно-типчаковой степи суммарная численность составила $28,5 \pm 13,5$ особи/ч. Преобладают *B. muscorum* (31,6 %), *B. laesus* (26,3 %) и *B. armeniacus* (21,0 %), менее заметно участие *B. c. serrisquama* и *B. terrestris* (по 10,5 %). Шмели посещают *Alium nutans* L. и *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze. Соотно-

шение фуражиров и самцов для всех видов близко к 1:1.

4. Окрестности п. Александровский (Новосибирская область, Карасукский район — 53°39.374' N, 78°15.823' E) — залежные участки, кромки колков, участки полынно-типчаково-разнотравной степи. Учёты проведены в 2005 г. и 2007–2008 гг.

Зарегистрировано 15 видов шмелей. В 2005 г. учтено 14 из них. При учётах на открытых степных участках шмелей не отмечено (хотя несколько особей пойманы вне учётов). Очевидно, это связано с тем, что из-за сухой погоды разнотравье здесь находится в угнетённом состоянии, в то время как на расположенных вблизи залежных участках и вдоль кромок колков цветущие растения довольно обильны, хотя и не разнообразны. На залежных участках цветут *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. и *Vicia cracca* L. При суммарном обилии $29,0 \pm 8,9$ особей/ч преобладают фуражиры *B. lucorum* (27,6 %) и *B. humilis* (20,1 %), менее обильны *B. pascuorum* (13,8), *B. laesus* (10,3 %) и *B. terrestris* (10,3 %).

Вдоль кромок колков шмелей заметно меньше — $15,0 \pm 2,1$ особей/ч. Преобладают рабочие *B. muscorum* (25 %) и *B. humilis* (15 %), которые регистрируются в основном на участках с куртинками *Vicia cracca*, а также *B. hortorum* (15 %), фуражирующий на практически отцветшей *Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.

В 2007 г. учтено 10 видов шмелей. В целом, численность довольно низкая — $11,5 \pm 3,2$ особи/ч, хотя цветущие растения представлены в изобилии — *Astragalus danicus* Retz., *Glycyrrhiza korshinskyi*, *Onobrychis arenaria*, *Veronica spicata*, *Vicia cracca*, *Trifolium montanum* L. и др. Следует отметить, что *B. c. serrisquama* отмечен исключительно на *Veronica spicata*, остальные виды заметных предпочтений не обнаруживают. Шмели наиболее обильны на залежных участках — $16,5 \pm 7,5$ особи/ч. Доминируют *B. c. serrisquama* (27,3 %), *B. humilis* и *B. lucorum* (по 18,2 %). Несколько меньше обилие шмелей наблюдается вдоль кромок колков — $13,5 \pm 4,5$ особи/ч. Преобладают рабочие *B. humilis* (55,6 %) и *B. maculidorsis* (22,2 %), равные показатели обилия демонстрируют *B. veteranus* и *B. bohemicus* (по 11,1 %). На открытых степных участках численность шмелей ещё ниже — $9,0 \pm 3,2$ особи/ч. Преобладает *B. humilis* (33,3 %), содоминируют *B. maculidorsis*, *B. lucorum* и *B. bohemicus* (по 16,7 %).

В 2008 г. в учётах представлены 13 видов, суммарная численность составила $29,5 \pm 5,5$ особи/ч. По сравнению с предыдущими годами обилие шмелей на разных участках более выровнено: на залежах — $34,5 \pm 13,5$ особи/ч, преобладают *B. c. serrisquama*, *B. veteranus* и *B. maculidorsis* (по 21,8 %); вдоль кромок колков — $31,5 \pm 13,5$ особи/ч, основной фон образуют особи *B. maculidorsis* (33,3 %), *B. muscorum* (23,8 %) и в меньшей степени *B. laesus* (14,3 %); на степных участках — $22,5 \pm 1,5$ особи/ч с выраженным преобладанием

B. muscorum (53,3 %, доля всех остальных видов — по 6,7 %). Возможно, это связано с относительно равномерным покрытием и хорошей представленностью в данный год *Vicia cracca*, на котором и поймано большинство особей. Вдоль кромок колков шмели также активно посещали *Lathyrus pratensis*.

5. Окрестности с. Романово (Алтайский край, Романовский район — 52°36.139' N, 81°15.624' E) — участок вдоль автомобильной трассы с редкими кустиками *Centaurea sibirica* L. и зарослями *Medicago falcata* в разнотравно-типчаково-ковыльно-полюнной степи. Учёты проведены в 2005 г.

Зарегистрировано 2 вида шмелей — *B. armeniacus* (67,7 %) и *B. muscorum* (33,3 %), фуражирующих на *Medicago falcata*. Суммарная численность — 4,5 ± 4,5 особи/ч.

6. Окрестности с. Солонька (Алтайский край, Волчихинский район — 52°5.801' N, 81°44.779' E) — сильно олуговелый залежный участок вблизи соснового бора (район слияния касмалинской и барнаульской лент). Учёты проведены в 2006 г. и 2008 г.

В 2006 г. учтено всего 2 вида шмелей, суммарная численность — 43,5 ± 4,5 особи/ч. Кроме одной рабочей *B. pascuorum*, остальные принадлежат к *B. c. paradoxus*, который очень обилён — 42,0 ± 6,0 особи/ч. Шмели фуражируют на *Astragalus onobrychis*.

В 2008 г. учтено 9 видов, суммарная численность — 42,75 ± 11,5 особи/ч. По-прежнему самый обильный — *B. c. paradoxus* (56 %), заметно уступают ему в численности не отмеченные в 2006 г. *B. muscorum* (16 %) и *B. laesus* (11 %). Шмели фуражируют на *Astragalus onobrychis* и *Onobrychis arenaria*.

7. Окрестности с. Мельниково (Алтайский край, Новичихинский район — 52°14.520' N, 81°6.465' E) — лугово-степной участок между полезащитной лесополосой и автомобильной трассой с зарослями *Veronica spicata*. Учёты проведены в 2006 г.

Учтено 3 вида шмелей, численность довольно высокая — 36,0 ± 3,0 особей/ч. Доля всех выше 10 %. Половину учтённых особей составляют рабочие *B. c. serrisquata*, второе место занимают *B. terrestris* (33,3 %), третье — *B. armeniacus* (16,7 %). Шмели фуражируют на *Veronica spicata*.

8. Окрестности с. Бурла (Алтайский край, Бурлинский район — 53°14.051' N, 78°25.886' E) — участок вдоль полезащитной лесополосы с зарослями *Carum carvi* L. в типчаково-полюнно-ковыльной степи. Учёты проведены в 2005–2007 гг.

Зарегистрировано 3 вида шмелей. В 2005 г. учтено по одной рабочей особи *B. lucorum* и *B. terrestris* на *Carum carvi*. В 2006 г. поймана на лету единственная рабочая особь *B. muscorum*. В 2007 г. шмелей на этом участке не отмечено.

9. Окрестности оз. Большое Яровое (Алтайский край, Славгородский район — 52°50.730' N,

78°32.016' E) — залежные участки в типчаково-полюнно-ковыльной степи. Учёты проведены в 2005–2007 гг.

Зарегистрировано 6 видов шмелей. В 2005 г. учтена всего одна особь *B. humilis* на *Nonea rossica* Steven. В 2006 г. в учётах присутствуют 3 вида шмелей. Шмели заметно обильны — 23,3 ± 1,9 особи/ч, но при этом крайне выражено доминирует *B. armeniacus* (93,5 %). В 2007 г. также учтено 3 вида, суммарная численность — 24,0 ± 9,2 особи/ч. По-прежнему самыми обильными являются рабочие *B. armeniacus* (62,5 %), приблизительно равные показатели численности отмечены для содоминировавших *B. lucorum* (20,8 %) и *B. muscorum* (16,7 %). Рабочие *B. armeniacus* и *B. muscorum* фуражируют преимущественно на *Astragalus onobrychis*, а *B. lucorum* — на *Veronica spicata*. Кроме того, все посещают *Nonea rossica*.

10. Окрестности с. Усть-Волчиха (Алтайский край, Волчихинский район — 51°55.607' N, 80°16.535' E) — открытые степные участки полюнно-типчаковой степи с галофитным разнотравьем, олуговелые западины, участки среди посадок облепихи, сильно остепнённые сырые пастбищные луга вокруг маленького болотца и в пойме р. Волчиха. Учёты проведены в 2005–2008 гг.

Зарегистрировано 10 видов шмелей. В 2005 г. отмечено всего 4 из них. Численность сравнительно невысокая — 11,0 ± 4,1 особей/ч. Преобладают рабочие *B. lucorum* (45,5 %) и *B. armeniacus* (36,4 %). Шмели фуражируют на *Medicago falcata* и *Nepeta cataria* L.

В 2006 г. учтено 7 видов шмелей, но численность заметно ниже, чем в предыдущем году — 7,8 ± 2,8 особи/ч. Преобладают рабочие *B. muscorum* (38,5 %), содоминируют *B. armeniacus* и *B. lucorum* (по 15,4 %). Шмели фуражируют на *Medicago falcata* и *Nepeta cataria*.

В 2007 г. учтено 6 видов шмелей. Численность заметно выше, чем в предыдущие годы — 26,3 ± 4,2 особи/ч. Вероятно, это связано с более влажными погодными условиями, что обеспечило большее обилие кормовой базы. Доминируют *B. muscorum* (46,8 %), содоминируют *B. lucorum* (29,1 %) и *B. armeniacus* (15,2 %). Наиболее обильны шмели на участке между просёлочной дорогой и посадками облепихи (98,1 %) на *Echium vulgare* и *Carduus crispus* L., многие посещают *Nepeta cataria*, *Astragalus onobrychis* и *Trifolium repens* L., а *B. lucorum* также активно фуражирует на *Berteroa incana* L. и различных видах *Plantago*.

В 2008 г. учтено также 6 видов, но численность ниже — 17,3 ± 5,0 особи/ч. Шмели наиболее обильны среди зарослей облепихи (39,1 %) и в пойме р. Волчиха (34,8 %) на *Echium vulgare*. Преобладают рабочие *B. lucorum* (52 %), содоминируют *B. laesus* (17 %) и *B. muscorum* (13 %).

11. Окрестности с. Бор-Форпост (Алтайский край, Волчихинский район — 51°52.196' N, 80°2.301' E) — обочина автомобильной трассы

с разрозненными кустиками *Medicago falcata*, *Centaurea scabiosa* и *Echium vulgare* в типчаково-полынно-ковыльной степи. Учёты проведены в 2006–2008 гг.

Зарегистрировано 5 видов шмелей. В 2005 г. не учтено ни одной особи. В 2006 г. в учётах присутствуют только рабочие *B. terrestris* (2 особи), а в 2007 г. только *B. lucorum* (1 особь). В том и другом случаях шмели учтены на *Echium vulgare*. В 2008 г. в учётах представлены все 5 видов, суммарная численность 9,0 особей/ч. Доминирует *B. terrestris* (33,3 %), доля остальных видов — по 16,7 % (*B. armeniacus*, *B. lucorum*, *B. muscorum* и *B. c. serrisquama*).

12. Окрестности с. Михайловское (Алтайский край, Михайловский район — 51°49.468' N, 79°36.536' E) — олуговелый участок типчаково-полынно-ковыльной степи между полевосадовой лесополосой и автомобильной трассой с *Medicago falcata*. Учёты проведены в 2005 г. и 2007–2008 гг.

Зарегистрировано 5 видов шмелей. В 2005 г. учтена единственная рабочая особь *B. c. serrisquama*. В 2007 г. в учётах представлены и рабочие *B. lucorum* (75 %), оба вида заметно обильны, суммарная численность составила $18,0 \pm 3,0$ особей/ч. Шмели фуражируют на *Medicago falcata*. В 2008 г. учтены 3 особи *B. laesus* на *Medicago falcata*, *Veronica spicata* и *Carduus nutans* L. и на нём же одна особь *B. fragrans*, по одной особи *B. pascuorum* (*Echium vulgare*) и *B. lucorum* (*Carduus nutans*). Суммарная численность — $5,0 \pm 2,0$ особей/ч.

13. Окрестности с. Николаевка (Алтайский край, Михайловский район — 51°54.423' N, 79°26.107' E) — участок аналогичен предыдущему. Учёты проведены в 2005 г.

Учтено по одной особи *B. armeniacus*, *B. laesus* и *B. lucorum* на *Medicago falcata*.

14. Окрестности с. Покровка (Алтайский край, Ключевской район — 51°59.945' N, 79°21.749' E) — лугово-степной участок между железнодорожной насыпью и автомобильной трассой. Учёты проведены в 2007 г.

Учтено 4 вида шмелей, численность довольно высокая — $24,0 \pm 6,0$ особи/ч. Доля всех видов выше 10 %. Наиболее обильны рабочие *B. armeniacus* (37,5 %) и *B. muscorum* (31,2 %). Обилие *B. c. serrisquama* и *B. lucorum* заметно ниже — 18,7 % и 12,5 % соответственно. Шмели фуражируют на *Nepeta cataria*.

15. Окрестности с. Северка (Алтайский край, Ключевской район — 52°6.771' N, 79°18.609' E) — участок вдоль просёлочной дороги с разрозненными кустиками *Medicago falcata*, *Centaurea scabiosa* и *Echium vulgare* в типчаково-полынно-ковыльной степи. Учёты проведены в 2005–2007 гг.

Зарегистрировано 5 видов шмелей. В 2005 г. учтено по одной особи *B. armeniacus*, *B. laesus* и *B. muscorum*. В 2006 г. одна особь *B. terrestris*. В 2007 г. в учёты попали 3 вида. По сравнению с предыдущими годами численность шмелей значи-

тельно выше — $16,0 \pm 8,0$ особей/ч. Преобладают рабочие *B. lucorum* (56,3 %), содоминирует *B. armeniacus* (37,5 %). Шмели фуражируют на *Medicago falcata*, *Centaurea scabiosa* и *Echium vulgare*.

Заключение

Кластерный анализ и ординация выборок на основе всей совокупности данных по каждому из обследованных локалитетов дали сходные результаты. Бутстреп-проверка показывает слабую устойчивость формируемых кластеров (рис. 2). В ординационном пространстве анализируемые выборки по большей части также обособлены друг от друга (рис. 2). Таким образом, чётко обозначенной закономерностью является только снижение разнообразия и численности шмелей вдоль градиента увлажнения (табл. 1). Выборки из подзоны очень сухой степи характеризуются весьма низким обилием и бедным видовым составом, при этом мало похожи в отношении последнего. В подзоне умеренно сухой степи шмели в целом более обильны. Видовой состав на привлекательных для фуражировки участках сходный, но соотношение видов по обилию довольно разнообразно. На юге подзоны (Усть-Волчиха) при преобладании эвритопного *B. lucorum* заметно обильны обитатели лугов *B. maculidorsis* и приуроченный к лесам *B. pascuorum*. Вероятно, это обусловлено влиянием сосновых боров и некоторой заболоченностью этой части, что определяют более мезофитный облик представленных местообитаний. В более засушливых районах преобладает характерный обитатель степей *B. armeniacus* (Яровое). В лесостепи численность и разнообразие шмелей значительно выше, чем в сухостепной части. В районах развития колочной лесостепи (Александровский, Троицкое) отмечены самые высокие показатели разнообразия в отношении видового богатства и полидоминантности. При этом на сходных участках группировки фуражиров по видовому составу и структуре доминирования довольно однородны. Близкий облик имеют сообщества шмелей луговых припойменных ассоциаций малых рек (Клепечиха) в южной части зоны. Сообщества этих насекомых вблизи сосновых боров наоборот заметно различаются между собой. Они могут напоминать группировки умеренно сухой степи с преобладанием *B. armeniacus* (Романово, Боровское), но шмели здесь в целом более многочисленны, кроме того могут присутствовать и элементы бореальной фауны (*B. schrencki*). Вероятны частые встречи *B. c. paradoxus*, по примеру сформировавшегося в подзоне засушливой степи таксона в окрестностях с. Солонька. Очевидно, весьма обильны здесь и *B. c. serrisquama* (Мельниково).

По всей видимости, полученная картина является отражением реального положения вещей. Степная зона характеризуется комплексностью почв и соответственно мозаичностью связанных с ними

растительных ассоциаций. Последнее в значительной мере усугубляется преобразованностью целинных земель в пахотные угодья. Соответственно, видовой состав опылителей, а также их соотношение по обилию на таких участках, пусть даже и сходных, но разделённых обширными полями зерновых, будет сильно зависеть не только от представленности кормовых растений, но, видимо, в значительной степени и от лектической приуроченности видов пчёл, в частности, шмелей. В нашем случае примером такой связи, очевидно, является определённая избирательность в фуражировке *B. c. serrisquama* на *Veronica spicata* в местах обильного произрастания этого растения (Александров-

ский, Мельниково). Можно ожидать, что на многих участках (например сухие залежи, поляны и опушки боров) с обилием цветущих вероник этот вид если и не будет многочисленным, то хотя бы присутствует. Вполне возможно, что *B. c. paradoxus* также проявляет избирательность в выборе мест для фуражировки. Помимо приуроченности к борам этот вид, вероятно, отдаёт предпочтение участкам с обилием цветущих *Astragalus onobrychis* и *Onobrychis arenaria* (Солоновка), по крайней мере, в первой половине июля.

Всего в фауне шмелей Кулундинской равнины (в обозначенных границах) отмечено 22 вида (если считать *B. cryptarum*, то 23, см. также [Бывальцев,

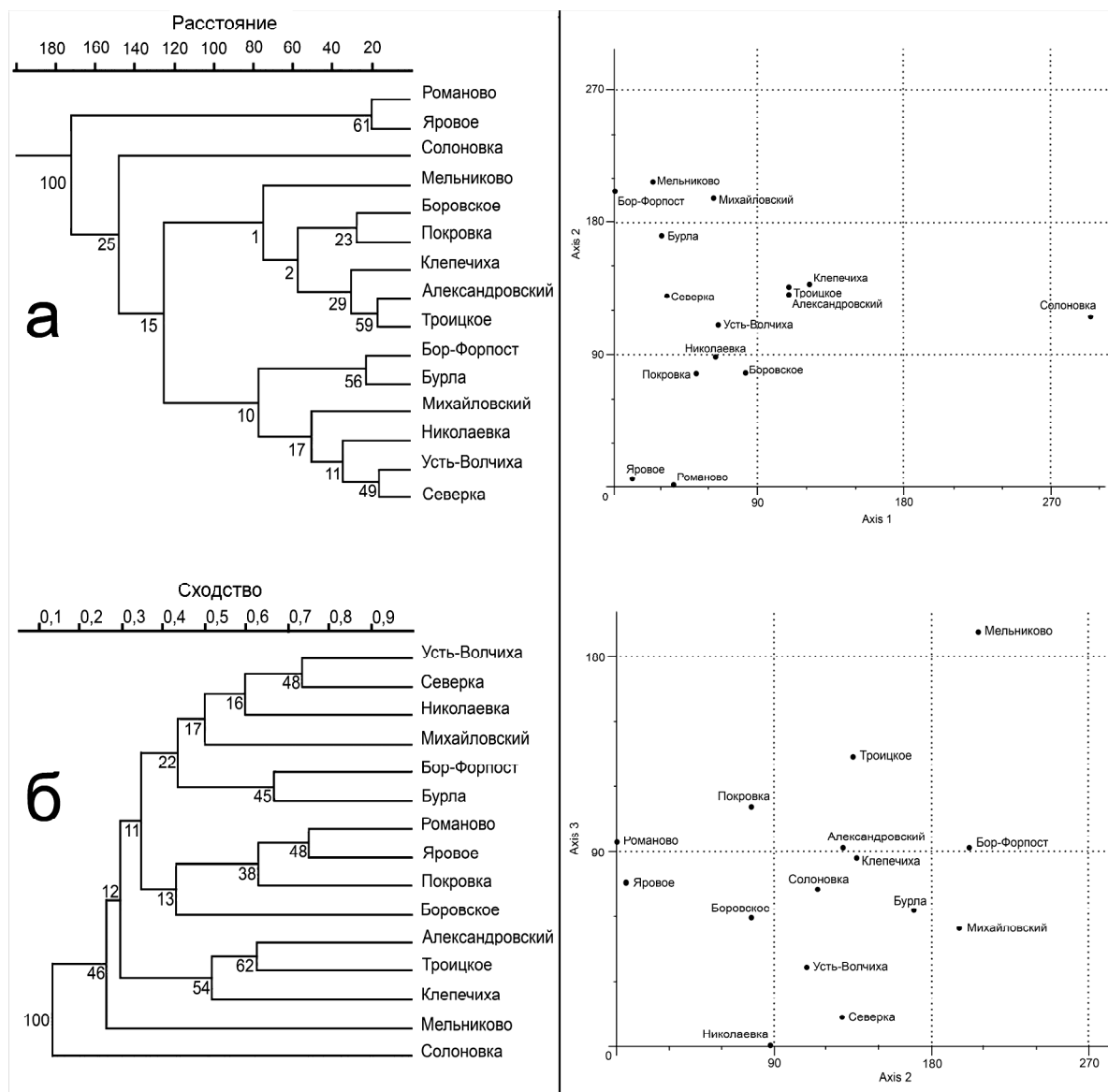


Рис. 2. Слева — дендрограммы кластерного анализа: а — метод Ward, евклидово расстояние; б — метод UPGA, индекс Брея-Кёртиса. В точках ветвления приведены значения бутстреп-оценок устойчивости кластеров. Справа — ординация выборок методом бестрендового анализа соответствий в двумерном пространстве трёх первых осей.

Fig. 2. Left side is the Cluster Analysis dendrograms: а — Ward's method, Euclidian distance; б — UPGA, Bray-Curtis index. The bootstraps value are shown (number of replicates is 1000). Right side is the plots of the Detrended Correspondence Analysis for the first three ordination axes.

Таблица 1. Обилие шмелей и разнообразие их сообществ в обследованных локалитетах Кулундинской равнины
Table 1. Abundance and diversity of bumblebees in different localities of Kulunda Plain

Вид	Подзона														
	Ia		Ib				IIa				IIb				
	Локалитет														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Bombus armeniacus</i> Radoszkowski, 1877	30,77	7,09	7,59	1,47	66,67	0,83	16,67	-	77,78	17,15	8,33	-	33,33	37,50	20,00
<i>B. bohemicus</i> (Seidl, 1837)	-	-	3,99	1,63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. campestris</i> (Panzer, 1801)	-	-	1,16	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. confusus paradoxus</i> Dalla Torre, 1882	-	2,13	-	0,79	-	76,03	-	-	-	2,56	-	-	-	-	-
<i>B. cullumanus serrisquama</i> Morawitz, 1888	1,54	21,99	18,80	9,76	-	3,31	50,00	-	-	0,53	8,33	30,00	-	18,75	-
<i>B. deuteronymus</i> Shulz, 1906	-	-	0,58	0,68	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. distinguendus</i> Morawitz, 1869	-	-	0,29	0,79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. fragrans</i> (Pallas, 1771)	-	-	0,29	?	-	-	-	-	-	1,60	-	3,33	-	-	-
<i>B. hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	6,15	2,13	1,09	2,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. humilis</i> Illiger, 1806	10,77	5,67	24,17	14,08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. laesus</i> Morawitz, 1875	1,54	17,02	5,44	5,89	-	4,96	-	-	1,59	5,77	-	10,00	33,33	-	10,00
<i>B. lucorum</i> complex	18,46	6,38	3,19	12,41	-	0,83	-	33,33	10,58	36,66	25,00	53,33	33,33	12,50	50,00
<i>B. maculidorsis</i> (Skorikov, 1922)	3,08	-	3,38	12,25	-	0,83	-	-	-	1,60	-	-	-	-	-
<i>B. muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	3,08	8,51	6,81	19,97	33,33	7,44	-	33,33	8,47	28,19	8,33	-	-	31,25	10,00
<i>B. pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	15,38	-	8,84	3,40	-	4,96	-	-	-	2,16	-	3,33	-	-	-
<i>B. ruderarius</i> (Müller, 1776)	-	-	0,87	0,79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. schrencki</i> Morawitz, 1881	6,15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. sichelii</i> Radoszkowski, 1860	-	-	-	0,95	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	1,54	25,53	5,41	2,42	-	0,83	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	1,54	1,42	3,55	3,62	-	-	33,33	33,33	1,59	3,77	50,00	-	-	-	10,00
<i>B. veteranus</i> (Fabricius, 1793)	-	2,13	4,54	7,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Значения показателей разнообразия и численности															
S	12	11	18	18	2	9	3	3	5	10	5	5	3	4	5
S'	4,17	2,55	5,12	3,94	1,33	3,60	2,00	1,50	1,71	2,33	1,75	1,40	2,00	2,67	1,67
Стандартная ошибка S'	1,14	0,64	0,42	0,42	0,67	0,60	1,00	0,50	0,18	0,26	0,48	0,24	1,00	1,33	0,67
U	5,73	6,11	7,98	8,90	1,80	1,70	2,57	3,00	1,60	4,01	3,00	2,59	3,00	3,46	3,13
Особей/час	32,50	14,55	34,48	21,03	4,50	45,38	36,00	4,50	23,63	15,60	6,00	10,00	4,50	24,00	10,00
Стандартная ошибка экз/час	12,06	10,05	5,98	4,88	4,50	2,63	3,00	1,50	0,38	4,08	1,73	5,57	1,50	6,00	7,00

Номера локалитетов соответствуют отображенному на картосхеме (рис. 1) и порядковому перечислению в тексте. S — число видов, S' — среднее число видов в одном учёте, U — отношение меры концентрации Симпсона к единице («индекс полидоминантности»).

The number of localities is given in text and Fig. 1. S — number of species, S' — average number of species for the unit of accounting, U — the Simpson index value raised to power «-1» («polydominance index»).

2008]). Все, кроме *B. rupestris*, представлены в учётах. Распределение видов по встречаемости и обилию отражено в таблице и на графике (табл. 1, рис. 3). Очевидно, что виды *B. armeniacus* и *B. lucorum* распространены повсеместно и, как правило, заметно преобладают над остальными, а в качестве содоминантов обычно выступают *B. muscorum* и *B. c. serrisquama*. Эти виды, кроме эвритопного *B. lucorum*, относятся к типичным обитателям сте-

пей (*B. armeniacus*, *B. c. serrisquama*) и открытых луговых пространств (*B. muscorum*). Также приуроченные к степям шмели *B. terrestris* и *B. laesus* встречаются в Кулундинской степи часто, но в целом довольно немногочисленны, особенно последний. Напротив, виды *B. pascuorum*, *B. subterraneus*, *B. maculidorsis*, *B. humilis* и *B. c. paradoxus* придерживаются мезофитных стадий, но при этом заметно обильны и иногда преобладают в общем населе-

нии шмелей подобных местообитаний. Эти шмели характерны прежде всего для северных лесостепных районов, где приурочены к участкам прикочечного разнотравья (Александровский, Троицкое). Дальше в степную зону эти виды проникают по «оазисам» пойменных ассоциаций (Клепечиха, Усть-Волчиха) и луговой растительности прилегающих к борам участков (Боровское, Солоновка). В качестве содоминантов в сообществах шмелей данных местообитаний иногда могут выступать *B. hortorum* и *B. veteranus*. Остальные обнаруженные в Кулундинской равнине виды шмелей — преимущественно бореальные формы *B. schrencki*, *B. distinguendus*, *B. deuteronymus* и *B. sichelii*, поэтому их редкость и малочисленность вполне закономерна. Присутствие этих видов в местообитаниях, связанных с ленточными борам и поймами рек, позволяет считать последние путями проникновения освоивших лесостепь элементов бореальной фауны дальше в степную зону. Особенно показательно обнаружение в умеренно-засушливой подзоне типичного таёжника *B. schrencki* (Боровское). Возможно, что расселение степных видов на север также привязано к этим своеобразным коридорам. Так, например, Панфилов связывает происхождение *B. c. paradoxus* со степями [1957]. В пользу этой точки зрения говорит его редкость в лесной зоне [Конусова и др., 2005]. Обнаруженная приуроченность к борам (Солоновка) в степной и лесостепной зонах [см. также Красная книга ..., 2008] вполне определённо говорит о возможных путях проникновения *B. c. paradoxus* на юг лесной зоны.

Типичный степной вид *B. fragrans* встречен только в трёх из 15 обследованных локалитетов. Вероятно, находки этого вида при более продолжительных сезонных сборах возможны практически по всей территории. Тем не менее, его обилие очень низкое. Надо сказать, что представленность *B. fragrans* в музейных коллекциях относительно других видов значительно ниже. Не исключено, что малочисленность популяций — это его имманентное свойство. Вместе с тем, из-за распашки степей, типичные для него местообитания почти не сохранились. Я согласен с мнением коллег [Williams, Osborn, 2009] о целесообразности внесения *B. fragrans* в список МСОП (IUCN) под категорией «Vulnerable».

Представители подрода *Psithyrus* Lepelletier, 1832, на данный момент, известны только из северных приграничных к лесостепи районов, где они представлены всего тремя видами. Очевидно, что низкое разнообразие шмелей-кукушек характерно для всей степной зоны и для южной лесостепи Западно-Сибирской равнины [Бывальцев, 2008; Бывальцев и др., 2013]. Фауна *Psithyrus* северной лесостепи насчитывает уже семь видов [Бывальцев, 2008] и фактически идентична с фауной лесной зоны (7–8 видов) [Конусова и др., 2005; Демидова, Тюмасева, 2011] (главным образом за счёт видов группы «*sylvestris*», паразитирующих, в основном, в гнёздах бореальных шмелей из подрода *Pyrobombus* Dalla Torre, 1880 [Løken, 1984]). В учётах доля особей *Psithyrus* составила 3,4 %. Соотношение между численностью самого обильного

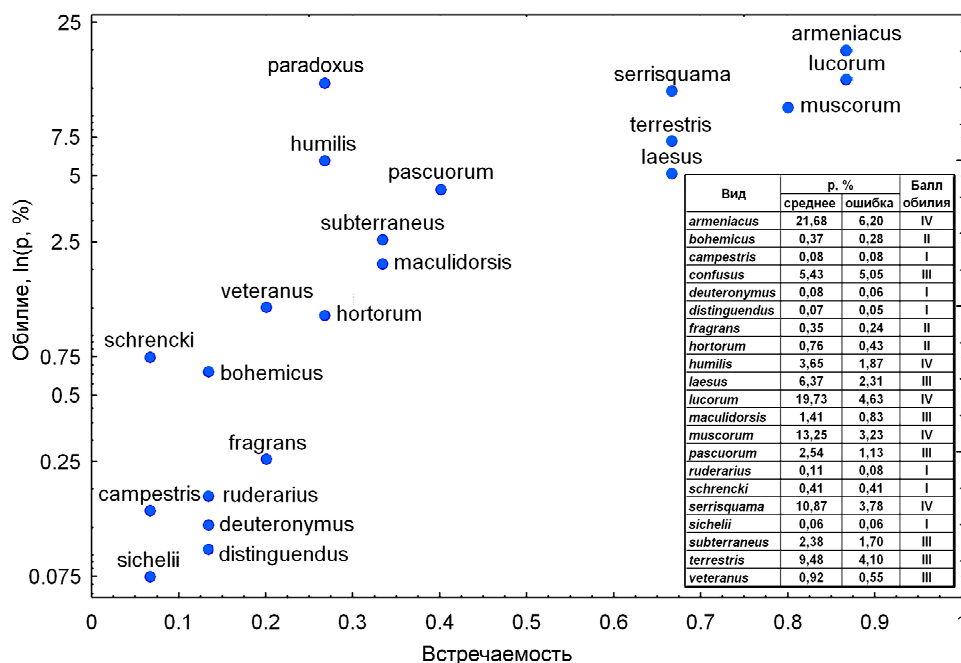


Рис. 3. Соотношение видов по обилию и встречаемости. Справа на графике дана таблица средних значений долей видов (в %) и стандартных ошибок по выборкам из 15 обследованных локалитетов, а также баллы обилия по шкале Песенко.

Fig. 3. Abundance and frequency of occurrence of bumblebees species in the Kulunda Plain. The average values of abundance and their standard errors as well as classes of Pesenko abundance scale are given in the table to the right on the plot.

B. (Ps.) bohemicus (около 80 % всех *Psithyrus*) и его наиболее вероятных хозяев *B. lucorum* и *B. terrestris* — 1:3. Результаты этой работы, данные о населении шмелей севера Приобской лесостепи и Прииртышской степи позволяют относить *B. (Ps.) bohemicus* к повсеместно обильным видам [Бывальцев, 2009; Бывальцев и др., 2013].

В целом, видовой состав шмелей в Кулундинской равнине значительно беднее, чем в лесостепной (не менее 38 видов [Бывальцев, 2008; Williams et al., 2012]) и лесной зонах Западно-Сибирской равнины (не менее 35 видов [Конусова и др., 2005; Демидова, Тюмасева, 2011]). Характерной чертой является фактически полное отсутствие бореальных элементов (кроме *B. schrencki*, см. выше). Вероятно, в будущем следует ожидать находки ещё одного представителя лесной фауны *B. hypnorum* (Linnaeus, 1758), который успешно заселяет ландшафты застройки. Вид весьма обычен в современных агроландшафтах лесостепи, отмечен (хотя и как редкий) в соседней Прииртышской степи [Бывальцев и др., 2013].

Шмели — это мезофильная группа, приспособившаяся к обитанию в высоких широтах и горных районах. Поэтому неудивительно, что Кулундинская равнина, кроме хорошо дренированных речных долин и районов развития колочной лесостепи, слабо заселена шмелями и, вероятно, мало благоприятна для обитания многих видов этих насекомых. Вполне уверенно можно говорить, что хозяйственная деятельность человека, которая привела к деградации степных растительных сообществ, также отрицательно сказалась если не на общем разнообразии шмелей, то, по крайней мере, на их обилии в регионе.

Благодарности

Автор признателен д.б.н., проф. М.Г. Сергееву за возможность участия в организованных им экспедициях, обсуждение результатов и ценные замечания. Выражаю благодарность анонимному рецензенту за критическое прочтение и правку рукописи. Помощь в определении гербарного материала в своё время оказали д.б.н. Н.А. Науменко и Н.Н. Веснина. Исследования выполнены при финансовой поддержке грантов Президента РФ (МК-7395.2010.4 и МК-5168.2012.4) и РФФИ (№ 12-04-31272-мол_а).

Литература

Баркалов А.В., Лопатин Д.В. 2006. Мухи-большоголовки (Diptera, Conopidae) лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.190–191.
 Баркалов А.В., Сорокина В.С. 2006. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.209–214.
 Бахвалов С.А., Тешебаева З.А., Бахвалова В.Н., Мартмянов В.В., Морозова О.В., Глухов В.В. 2010. Выявление фрагментов ДНК ВЯП в яйцах и гусеницах непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) из природных популяций Западной Сибири, Урала и Кыргызстана // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.722–726.

Бекетов М.А. 2004. Новые сведения о подёнках (Ephemeroptera) Юго-Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.3. Вып.1. С.25–27.
 Белевич О.Э., Юрченко Ю.А. 2010. О сумеречной активности стрекоз рода *Aeshna* Fabricius, 1775 (Odonata, Aeshnidae) на юге Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.2. С.275–279.
 Белевич О.Э., Юрченко Ю.А. 2013. Роль летних временных водоёмов в формировании населения кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) // Евразийский энтомологический журнал. Т.12. Вып.2. С.147–152.
 Березина О.Г. 2006. Коллемболы (Hexapoda, Collembola) на катенах солёных озёр южной лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.199–202.
 Березина О.Г. 2008. Пространственная структура сообщества коллембол (Hexapoda, Collembola) южной лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.3. С.196–202.
 Беспалов А.Н. 2011. Жизненные циклы и сезонная динамика активности доминантных видов жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесостепной зоны Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.10. Вып.2. С.173–177.
 Беспалов А.Н., Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. 2010. Дополнения к фауне жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.625–628.
 Борисов С.Н. 2004. Ночной вылод стрекоз (Odonata) на юге Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.3. Вып.3. С.216.
 Борисов С.Н. 2005. Аперидические изменения численности *Lestes macrostigma* (Eversmann, 1836) (Odonata, Lestidae) в лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.4. Вып.1. С.30–32.
 Бывальцев А.М. 2008. Фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, Vespidae) лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.2. С.141–147.
 Бывальцев А.М. 2009. Население шмелей (Hymenoptera: Apidae, Vespidae) Новосибирска и его окрестностей // Сибирский экологический журнал. Т.16. №.3. С.395–404.
 Бывальцев А.М., Белова К.А., Проскуракова А.А. 2013. Население и экология шмелей Прииртышской степи в раннелетний период (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина. Т.11. Вып.1. С.40–46.
 Василенко С.В. 2002. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) севера Кулундинской степи. Сообщение II // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.2. С.133–140.
 Василенко С.В. 2006. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.215–219.
 Гаврилюк А.В., Сорокина В.С., Новгородова Т.А. 2008. К вопросу о трофических связях тлей (Homoptera, Aphididae) и сирфид-афидофагов (Diptera, Syrphidae) лесостепной зоны Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.2. С.236–242.
 Данилов Ю.Н. 2011. Новые находки роющих ос семейства Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea) в азиатской части России // Евразийский энтомологический журнал. Т.10. Вып.2. С.188–190.
 Данилов Ю.Н., Чернышёв С.Э. 2008. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) в Кулундинской лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.1. С.40–46.
 Демидова А.Т., Тюмасева З.И. 2011. Фаунистический и зоогеографический анализ шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) Среднеобской низменности // Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова. No.10. С.14–17.
 Дубатовлов В.В., Тибагина И.А., Князев С.А. 2010. К фауне листовёрток (Lepidoptera, Tortricidae) российской части лесостепной зоны Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.3. С.535–547.

- Западная Сибирь. 1963. М.: АН СССР. 488 с.
- Зинченко В.К. 2006. Новые и малоизвестные виды жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae) в фауне юга Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.234.
- Зинченко В.К., Иванов А.В. 2006. Обзор видов жуков-рогачей (Coleoptera, Lucanidae) Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.235–238.
- Ивонин В.В., Костерин О.Э., Николаев С.Л. 2009. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 1. Hesperidae, Papilionidae, Pieridae // Евразийский энтомологический журнал. Т.8. Вып.1. С.85–104.
- Ивонин В.В., Костерин О.Э., Николаев С.Л. 2011. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 2. Lycaenidae // Евразийский энтомологический журнал. Т.10. Вып.2. С.217–242.
- Ивонин В.В., Костерин О.Э., Николаев С.Л. 2013. Дневные чешуекрылые (Lepidoptera, Diurna) Новосибирской области. 3. Nymphalidae (без Satyrinae) // Евразийский энтомологический журнал. Т.12. Вып.2. С.177–199.
- Конусова О.Л., Гришина Е.М., Вежнина Е.Р. 2005. Ландшафтно-распределение шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Томской области // Муравьи и защита леса. Материалы XII Всероссийского симпозиума и сателлитного совещания «Экология и поведение перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование» в рамках Сибирской зоологической конференции. 7–14 августа 2005 г. Новосибирск. С.44–48.
- Красная книга Новосибирской области. 2008. Животные, растения и грибы. Департамент природных ресурсов и охраны окружающей среды Новосибирской области. 2-е издание, переработанное и дополненное. Новосибирск: Арта. 528 с.
- Куминова А.В., Вагина Т.А., Лапшина Е.И. 1963. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. Труды Центрального сибирского ботанического сада. Вып.6. С.35–62.
- Легалов А.А. 2006. Особенности фауны жуков-долгоносиков (Coleoptera: Brentidae, Curculionidae) лесостепи Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.203–205.
- Любечанский И.И. 2009. Население жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных биотопов южной лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.8. Вып.3. С.315–318.
- Мордкович В.Г. 2006. Особенности структурной организации и биогеографический статус энтомокомплекса западно-сибирского лесостепья // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.181–189.
- Мордкович В.Г. 2007. Феномен лесостепи с энтомологических позиций // Евразийский энтомологический журнал. Т.6. Вып.2. С.123–128.
- Мордкович В.Г. 2010. Много ли типичных лесных видов жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в древостоях западно-сибирской лесостепи? // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.607–613.
- Мордкович В.Г. 2011. Экологические группы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) равнин Западной Сибири и Центрального Казахстана // Евразийский энтомологический журнал. Т.10. Вып.4. С.409–414.
- Мордкович В.Г. 2012. Много ли степных насекомых в Западно-Сибирской лесостепи (на примере жуков-жужелиц и чернотелок (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae))? // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.1. С.1–12.
- Мордкович В.Г., Баркалов А.В., Василенко С.В., Гришина Л.Г., Дубатов В.В., Дудко Р.Ю., Зинченко В.К., Золотаренко Г.С., Легалов А.А., Марченко И.И., Чернышев С.Э. 2002. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.1. С.3–10.
- Мордкович В.Г., Березина О.Г. 2009. Влияние пожара на население педобитных берёзово-осинового колка южной лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.8. Вып.3. С.279–283.
- Николаев В.А. 1999. Ландшафты азиатских степей. М.: МГУ. 288 с.
- Николаев В.А., Самойлова Г.С. 1991. Ландшафтная карта. Физико-географическое районирование // Атлас Алтайского края. М: Комитет геодезии и картографии СССР. С. 20–21.
- Новгородова Т.А. 2003. Мирмекофильные комплексы тлей в лесных и степных местообитаниях Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.4. С.243–250.
- Носков Ю.А., Боярищева Е.А., Белевич О.Э., Юрченко Ю.А. 2010. Распределение чувствительности видов к эсфенвалерату в сообществах членистоногих пресных водоёмов юга Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.4. С.583–589.
- Павлов Е.Е. 2002. К фауне жуков стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.1. С.67–69.
- Павлов Е.Е. 2005. Фауна жуков-стафилинов (Coleoptera, Staphylinidae) лесостепной зоны Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.4. Вып.3. С.223–230.
- Павлов Е.Е. 2006. Жуки-стафилины (Coleoptera, Staphylinidae) в лесостепи севера Барабинской низменности // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.206–208.
- Панфилов Д.В. 1957. Опыт реконструкции палеогеографии Северной Евразии в четвертичном периоде по материалам современной фауны шмелей // Вопросы палеобиографии и биостратиграфии. Труды I сессии Всесоюзного Палеонтологического общества. Ленинград, 24–28 января 1955 г. М.: С. 97–106.
- Панфилов Д.В. 1968. Общий обзор населения пчелиных Евразии // Исследования по фауне Советского Союза (насекомые). Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Вып. 11. С.18–35.
- Песенко Ю.А. 1972. Номограмма для распределения видов животных по классам относительного обилия, построенная на основе пятибалльной логарифмической шкалы // Зоологический журнал. Т.51. No.12. С.1875–1878.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Равкин Ю.С., Сергеев М.Г., Седельников В.П., Хмелев В.А., Титлянова А.А., Мордкович В.Г. 2007. Гумус почв, растительность и животный мир Западной Сибири: картографический и кластерный анализ территориальной неоднородности информационной стоимости // Природные ресурсы России: территориальная локализация, экономические оценки. Вып.12. Новосибирск: СО РАН. С. 216–249.
- Резникова Ж.И. 2003. Характер зонального и ландшафтного распределения муравьёв на меридиональном разрезе через Западную Сибирь и Казахстан // Евразийский энтомологический журнал. Т.1. Вып.4. С.235–242.
- Сорокина В.С. 2006. Сведения о распространении и экологии настоящих мух (Diptera, Muscidae) на территории Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.221–233.
- Сорокина В.С. 2008. Фауна и население настоящих мух (Diptera, Muscidae) лесостепной зоны Барабинской низменности в Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.2. С.161–166.
- Фёдоров И.В. 2013. Сезонная динамика сообществ насекомых фрагментарной солончаковой пустыни в Новосибирской области // Евразийский энтомологический журнал. Т.12. Вып.4. С.378–388.
- Фёдоров И.В., Мордкович В.Г. 2012. Уровень и структура разнообразия насекомых новообразованной экосистемы осушной зоны солёного озера в Кулунде // Евразийский энтомологический журнал. Т.11. Вып.4. С.359–371.
- Фёдоров И.В., Триликаускас Л.А. 2013. Население пауков новообразованной экосистемы осушной зоны солёного озера в Кулунде Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.12. Вып.3. С.227–232.
- Ходыров В.П., Чадинова А.М., Исин М.М., Мухамадиев Н.С., Крюков В.Ю. 2008. Вспышки массового размножения и

- возбудители болезней осинового хохлатки *Pheosia tremula* (Clerck) на юге Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.4. С.373–376.
- Чернышёв С.Э. 2006. Хортоантобионтные жесткокрылые в лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.192–198.
- Чернышёв С.Э. 2009. Распределение хортоантобионтных жесткокрылых в биотопах Кулундинской лесостепи Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.8. Вып.4. С.464–472.
- Чернышёв С.Э. 2010. Характер формирования фаун хортоантобионтных жесткокрылых в условиях аридизации Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.3. С.447–453.
- Чернышёв С.Э. 2011. Роль движения эколого-фаунистических элементов в формировании пространственной структуры фауны хортоантобионтных жесткокрылых в условиях аридизации Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.10. Вып.1. С.53–62.
- Чернышёв С.Э., Легалов А.А. 2008. Хортоантобионтные жесткокрылые (Coleoptera: Cantharidae, Malachiidae, Dasytidae, Meloidae, Oedemeridae, Bruchidae, Anthribidae, Rhynchitidae, Brentidae, Curculionidae) Кулундинской лесостепи Западной Сибири. Видовой состав // Евразийский энтомологический журнал. Т.7. Вып.4. С.323–333.
- Шумакова П.И., Бабенко З.С., Золотаренко Г.С. 1982. Пчелиные (Hymenoptera, Apoidea) опылители бобовых трав в Кулунде // Полезные и вредные насекомые Сибири. Новосибирск: Наука. С. 157–174.
- Щеглов С.С. 2006. *Athalia lugens* (Klug, 1815) (Hymenoptera, Tenthredinidae) — первая находка в Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.5. Вып.3. С.220.
- Юрченко Ю.А., Белевич О.Э. 2010. Суточная динамика биотопического распределения *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840) (Odonata, Coenagrionidae) в лесостепной зоне Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т.9. Вып.2. С.280–284.
- Carvel C., Rothery P., Pywell R.F., Heard M.S. 2008. Effects of resource availability and social parasite invasion on field colonies of *Bombus terrestris* // Ecological Entomology. No.33. P.321–327.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. No.4. Iss.1. Art.4. 9 p.
- Løken A. 1984. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae) // Entomologica Scandinavica. Suppl.23. 45 p.
- Rasmont P., Iserbyt I. 2010–2012. Atlas of the European Bees: genus *Bombus*. 2nd Edition. STEP Project, Atlas Hymenoptera, Mons, Gembloux. <http://www.zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/page.asp?ID=169>
- Williams P.H. 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum. Entomology. Vol.67. No.1. P.79–152.
- Williams P.H., Brown M. J.F., Carolan J.C., An J., Goulson D.A., Aytakin M., Best L.R., Byvaltsev A.M., Cederberg B., Dawson R., Huang J., Ito M., Monfared A., Raina R.H., Schmid-Hempel P., Sheffield C.S., Šima P., Xie Z. 2012. Unveiling cryptic species of the bumblebee subgenus *Bombus* s.str. worldwide with COI barcodes (Hymenoptera: Apidae) // Systematics and Biodiversity. Vol.10. Iss.1. P.21–56.
- Williams P.H., Byvaltsev A.M., Sheffield C., Rasmont P. 2013. *Bombus cullumanus* — an extinct European bumblebee species? // Apidologie. No.44. P.121–132.
- Williams P.H., Osborn J.L. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide // Apidologie. No.40. P.367–387.

Поступила в редакцию 19.06.2011