

**Методические материалы (электронное учебное пособие)**

**Шмели (Apidae, Bombus) как модельный объект для изучения закономерностей пространственно-временной организации сообществ опылителей**



**Подготовил: ст. преп. кафедры общей биологии и экологии ФЕН НГУ,  
к.б.н. Бывальцев А.М.**

**пособие разработано в рамках реализации Программы развития НИУ-НГУ**

## от Автора

Предлагаемое учебное пособие подготовлено на основе существующих курсов лекций «Экология», «Зоология беспозвоночных», «Энтомология», читаемых студентам 1-го и 2-го курсов биологического отделения ФЕН НГУ, диссертационного исследования автора разработки и уже более десятилетним стажем работы по изучению шмелей и их сообществ на лесостепном и степном юге Западно-Сибирской равнины. Часть пособия уделена методам базовой математической обработки полученных в ходе полевых работ данных с использованием свободного программного пакета Past (PAlaeontological Statistics). Эти материалы будут полезны любому начинающему биологу (не зависимо от объекта исследований), который захочет правильно обработать свои данные. Так как шмели является весьма сложной группой для определения видовой принадлежности, в пособие включен определительный ключ для фауны Новосибирской области. Ключ снабжен качественными оригинальными фото-иллюстрациями и будет существенным подспорьем для студентов-биологов и энтомологов-любителей.

В пособии предусмотрена навигация посредством гиперссылок (они выделены синим цветом), что позволяет быстро перейти от одного раздела к другому (на каждой странице в левом верхнем углу есть кнопка [menu](#), которая вас перенаправит к содержанию, а оттуда можно перейти к интересующему разделу).

**пособие разработано в рамках реализации Программы развития НИУ-НГУ**

## Введение

- **Классификация форм социальности**
- **Структурные элементы экзоскелета и их терминология у имаго пчел**
  - **Строение головы и ее придатков**
  - **Строение груди (мезосомы)**
  - **Жилкование крыльев**
  - **Строение ноги**
  - **Строение брюшка (метасомы)**
    - ◆ **Терминальные структуры самок**
    - ◆ **Терминальные структуры самцов**
- **Биология шмелиной семьи (глава из книги "Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)" [Радченко, Песенко, 1994])**
  - **Основание семьи**
    - ◆ **Подготовка самки к основанию семьи и устройство гнезда**
    - ◆ **Закладка 1-го выводка**
    - ◆ **Формирование медовых горшочков**
  - **Выведение потомства**
    - ◆ **Отрождение и питание личинок 1-го выводка, закладка 2-го выводка**
    - ◆ **Типы кормления личинок**
    - ◆ **Длительность развития преимагинальных фаз**

- **Микроклимат гнезда и регулирование температуры**
  - ◆ **Микроклимат гнезда**
  - ◆ **Механизмы терморегуляции и температурный режим инкубации**
  - ◆ **Вентиляция гнезда**
  - ◆ **Регуляция температуры тела у фуражирующих особей**
- **Дифференциация каст и распределение работ**
  - ◆ **Кастовая структура семьи**
  - ◆ **Распределение работ**
  - ◆ **Фуражировка**
  - ◆ **Внутригнездовая работа**
  - ◆ **Охрана гнезда**
- **Поддержание кастовой структуры**
  - ◆ **Механизм поддержания кастовой структуры**
  - ◆ **Откладка яиц рабочими особями**
  - ◆ **Уничтожение расплода матки рабочими особями**
- **Выведение репродуктивного потомства**
  - ◆ **Начало выведения половых форм**
  - ◆ **Выведение самцов**
  - ◆ **Поведение молодых самок и самцов**

- **Распад семьи и перезимовка самок**
  - ◆ **Размеры семьи**
  - ◆ **Сезонные ритмы активности**
  - ◆ **Перезимовка самок**
- **Узурпация гнезд**
  - ◆ **Замена самок и захват гнезд другими видами шмелей**
  - ◆ **Шмели-кукушки**
- **Методы сбора и обработки полевого материала**
  - **Сбор материала в поле**
  - **Анализ полученных данных**
    - ◆ **Диалоговое окно PAST**
    - ◆ **Базовые статистики**
    - ◆ **Оценка сходства фаунистических списков и выборок с данными об обилии**
    - ◆ **Классификация фаунистических списков и выборок с данными об обилии**
    - ◆ **Оценка разнообразия**
      - ◆ **Какой индекс разнообразия лучше использовать?**
    - ◆ **Статистическая достоверность различий между выборками**
    - ◆ **Пятибальная логарифмическая шкала обилия Песенко**
- **Население шмелей антропогенных ландшафтов (на примере г. Новосибирск и его окрестностей)**
- **Ключ для определения видов шмелей (Vombus) Новосибирской области**
  - ◆ **Список использованной (оно же рекомендуемой) литературы**

## ВВЕДЕНИЕ

Для осуществления биоценотических исследований совершенно необходима информация о разнообразии того или иного таксона на конкретной территории. Кроме того, подобные знания необходимы для рационального использования живых ресурсов, их эффективного освоения и охраны.

Актуальность изучения представителей надсемейства Apoidea обусловлено несколькими причинами. Во-первых, исключительной биоценотической ролью как опылителей. Сформировавшиеся в ходе длительной коэволюции связи пчел и покрытосеменных растений — это сложный симбиоз планетарного масштаба, в значительной мере определяющий облик современных ландшафтов [Панфилов, 1968]. Во-вторых, многие виды уже широко используются в хозяйственной деятельности человека (*Apis mellifera* L., *Megachile rotundata* (F.) [Песенко, 1982; Радченко, Песенко, 1994], *Osmia cornifrons* (Rad.), *O. lignaria* Say. и *O. cornuta* (Latr.) [Bosch, Kemp, 2002], *Bombus terrestris* (L.) [Velthuis, Doorn, 2006] и др.) и еще больше ждут своей очереди [Радченко, Песенко, 1994]. Кроме того, усиление антропогенного влияния и обострение проблем охраны природы также определяет необходимость подробного изучения пчел в отдельно взятых регионах.

Надсемейство Apoidea является одной из 5 групп насекомых (также термиты – отряд Isoptera, муравьи – надсемейство Formicoidea, большинство складчато-крылых ос подсемейства Vespinae и роющая оса *Microstigma comes* из семейства Sphecidae), у которых известна настоящая социальная жизнь («эусоциальность»). В каждой из этих групп социальная жизнь возникала независимо, а среди пчел эусоциальность появлялась многократно ([классификация форм социальности по Радченко и Песенко \[1994\]](#)).

Шмели (род *Bombus*) — мезофильная умеренно-теплолюбивая (отчасти даже холодоустойчивая) группа насекомых. Мировая фауна этих довольно крупных, густо опушенных пчел насчитывает около 250 видов. Большая часть из которых ведут примитивно-эусоциальную жизнь, за исключением *B. hyperboreus*, *B. inexpectatus* и подрода *Psithyrus*, которые, как правило, являются клептопаразитами других видов шмелей. В Евразии шмели распространены повсюду, за исключением пустынь и тропиков, и представлены большим числом видов с более или менее локальным распространением. При общем сходстве морфофизиологической организации и образа жизни шмелей их широкое распространение и обилие видами представляет исключительно ценный сравнительный материал для характеристики среды обитания. Другие систематические группы с малым или очень большим количеством видов, но гетерогенные или узко распространенные, не дают таких преимуществ. Кроме того, шмели — политрофные насекомые, поэтому их распространение и численность находится в тесной связи с микроклиматом, который зависит от общих климатических условий, рельефа, почв и типа растительности. Наконец, тесная связь шмелей с растениями определяет возможность использования показателей их разнообразия и численности в качестве индикаторов благополучия антропогенных биоценозов, в частности, степени флоронасыщенности и продуктивности [Бывальцев, 2009].

## Классификация форм социальности по Радченко и Песенко [1994]

**1. Ночное скопление** — группа взрослых особей, обычно самцов, которые совместно проводят ночь вне гнезда. Известны скопления хозяев и их клептопаразитов - *Anthophora* с *Melecta*, *Colletes* с *Epeolus*; скопления самцов – *Protoxaea gloriosa*, *Melitta leporina*.

**2. Агрегация гнезд** — группа гнезд, расположенных рядом друг с другом. Скопления гнезд на протяжении длительного времени существуют в одних и тех же местах, при этом молодые самки строят гнезда на месте материнских – *Andrena vaga*, *Chalicodoma parietina*, *Anthophora plagiata*. Некоторые пчелы могут сразу создавать большие агрегации гнезд, находящиеся на значительном расстоянии от мест их отрождения – *Rhophitoides canus*.

**3. Коммунальное (составное) гнездо** — составлено из гнезд нескольких самок одной генерации, которые пользуются общим входом. Коммунальные гнезда могут образовывать как одиночные, так и субсоциальные виды. Примеры — *Panurgus calcaratus*, *Panurginus labiatus*, *Eucera sociabilis*.

**4. Субсоциальные колонии** — колонии, состоящие из самки и ее расплода, о котором она заботится в период его развития; при этом отродившиеся дочери могут некоторое время помогать матери до основания своих гнезд:

**примитивная субсоциальная колония** — дочери не помогают своей матери и обычно отрождаются после ее гибели (*Allodape mucronata*, *Allodapula dichroa*, *Exoneurella lawsoni*, *E. setosa* и, очевидно, *E. eremophila*, *Halictus quadricinctus*).

**эосоциальные** — отродившиеся дочери некоторый период помогают матери в выполнении отдельных работ (*Xylocopa combusta*, *X. pubescens* и *X. sonorina*).

**5. Эусоциальные колонии** — колонии, состоящие из матки и ее взрослых дочерей, из которых, по крайней мере, отдельные являются нерепродуктивными рабочими особями и никогда не основывают собственных гнезд:

**примитивные эусоциальные колонии** — касты морфологически не дифференцированы и матка может самостоятельно основать гнездо и вырастить свое потомство (многие представители *Halictinae*, *Allodapini*, некоторые *Ceratina*, *Xylocopa*, *Euglossinae* и все непаразитические виды *Bombus*).

**продвинутые эусоциальные колонии** — касты морфологически дифференцированы и матка не может самостоятельно существовать и основывать гнездо (*Meliponinae*, *Apis*).

# Морфология имаго пчел

Как и у всех представителей класса *Insecta* тело пчел состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка. НО! У пчел, подобно всем стебельчатобрюхим перепончатокрылым (*Apocrita*) первый морфологический сегмент брюшка вошел в состав груди, и образует там промежуточный сегмент (проподеум), а собственно брюшко, причленяющееся к груди с помощью более, или менее тонкого стебелька, начинается с морфологически второго сегмента. Таким образом, средний отдел тела пчел, включающий 5 грудных и первый абдоминальный (брюшной) сегмент называют — мезосомой, а оставшиеся абдоминальные сегменты — метасомой.

Вообще, сравнительная морфология пчел, как и всех перепончатокрылых, очень сложная. Многие авторы широко используют сложившиеся названия, отличающиеся от морфологических признаков перепончатокрылых.

Важнейшие работы по морфологии пчел: Michener, 1944; Snodgrass, 1956; Gerber, Akre, 1969; Песенко, 1983; Brooks, 1988 (см. список литературы). Кроме этого, данные по морфологии перепончатокрылых, включая и пчел, приведены во введении к «Определителю насекомых европейской части СССР» [1978] и «Определителю насекомых Дальнего Востока России» [1995].

Содержание данного раздела направлено на облегчение работы с предлагаемым определителем шмелей Новосибирской области и другими рекомендованными ключами. Схемы строения различных частей тела пчел приведены по энциклопедическому изданию «The Bees of the World» [Michener, 2000]. В ряде случаев, для сравнения, даны дополнительные иллюстративные материалы по морфологии шмелей.

Очень полезным будет прочитать специализированные работы по углубленной морфологии шмелей Ричардса [Richards, 1968] и Вильямса [1991] (см. список литературы), а также итальянских коллег, которые можно скачать по следующим ссылкам:

[Elementi morfologici per una chiave dei sottogeneri di \*Bombus\* Latreille s.l. e \*Psithyrus\* Lepeletier s.l. presenti in Italia](#)

[Morphological elements for a key to subgenera of the genus \*Bombus\* Latreille s.l. present in Italy \(Hymenoptera Apoidea\)](#)

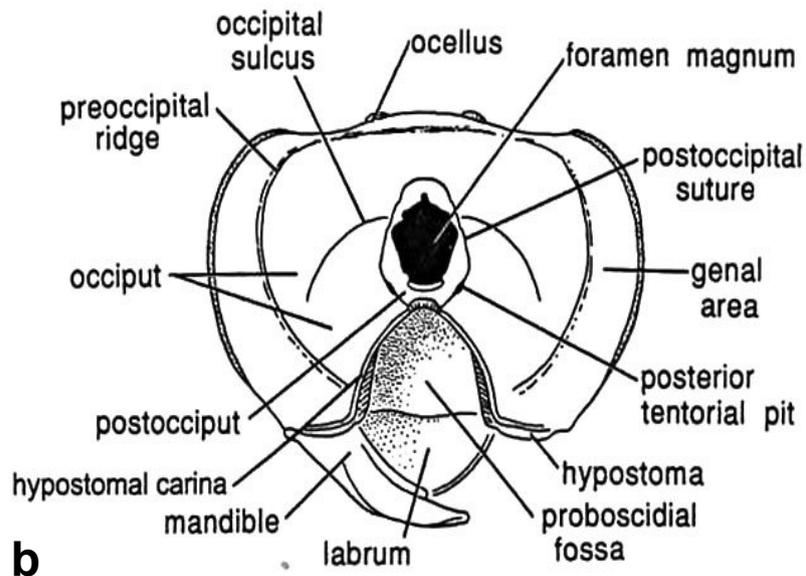
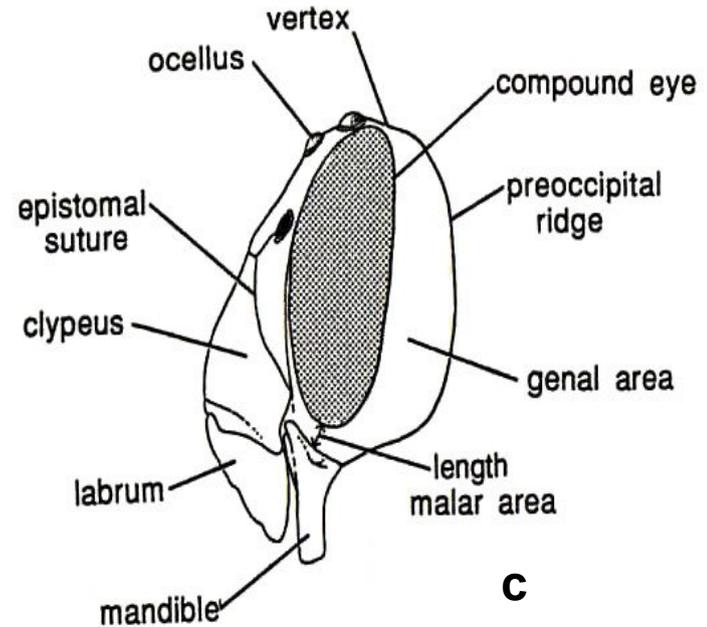
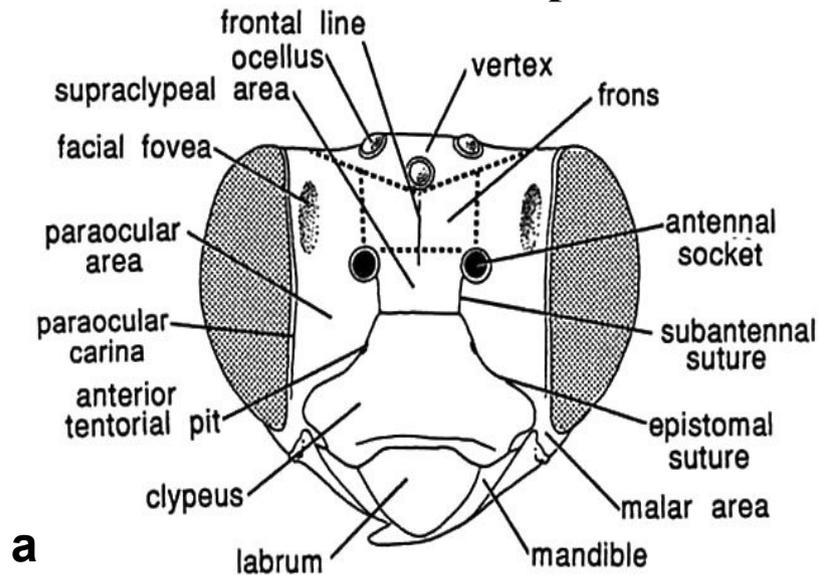
[Valore diagnostico di alcuni elementi morfologici utili per la discriminazione dei sottogeneri di \*Bombus\* Latreille s.l. e \*Psithyrus\* Lepeletier s.l. \(Hymenoptera Apidae Bombinae\)](#)

[Riconoscimento sul campo dei bombi: i tipi cromatici](#)

Эти труды расположены в свободном доступе на сайте [Bombus.it](http://Bombus.it) в разделе [библиотека](#).

# Морфология имаго пчел

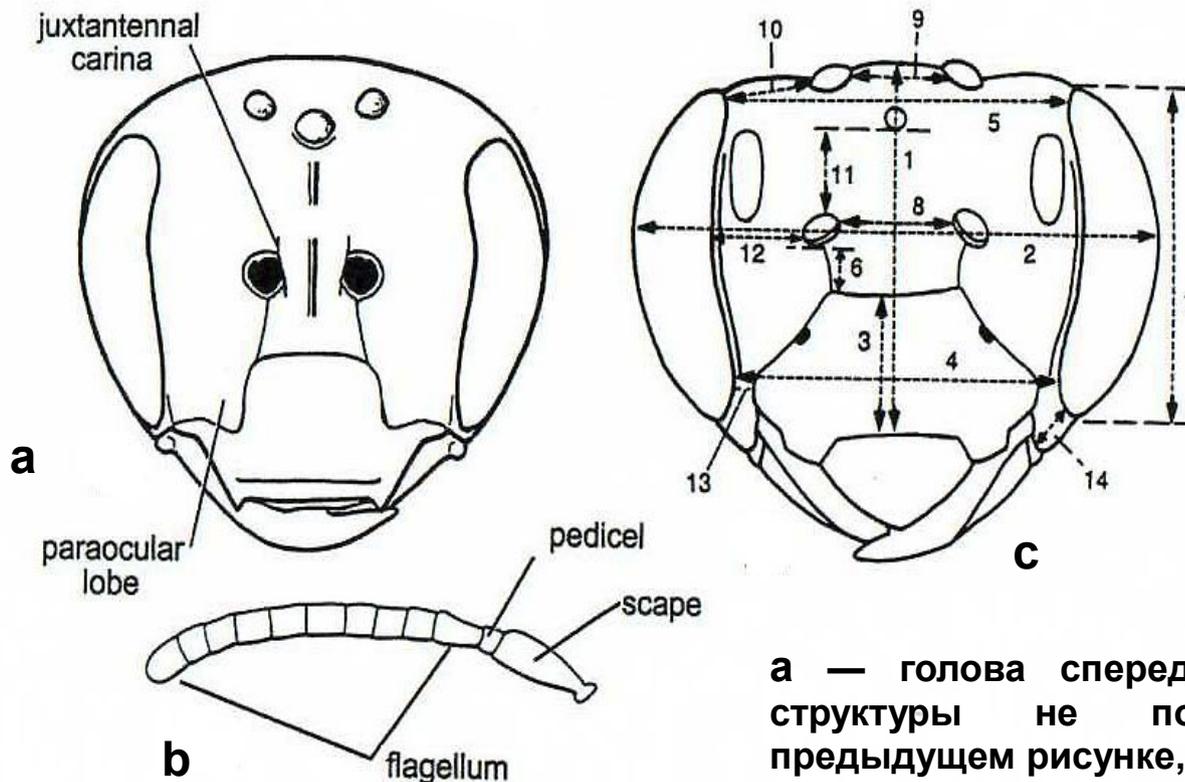
## Строение головы и ее придатков



a — вид спереди,  
 b — вид сзади,  
 c — вид сбоку,  
 (по: Michener, 2000)

# Морфология имаго пчел

## Строение головы и ее придатков

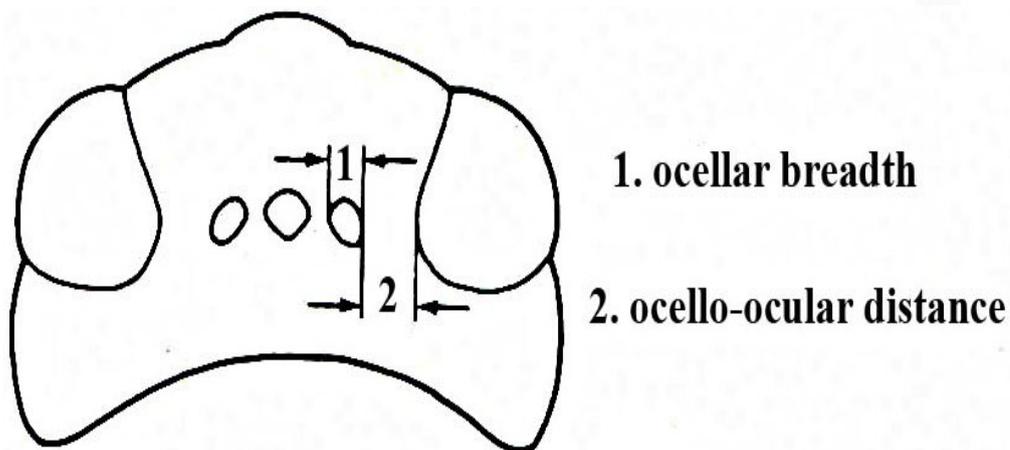
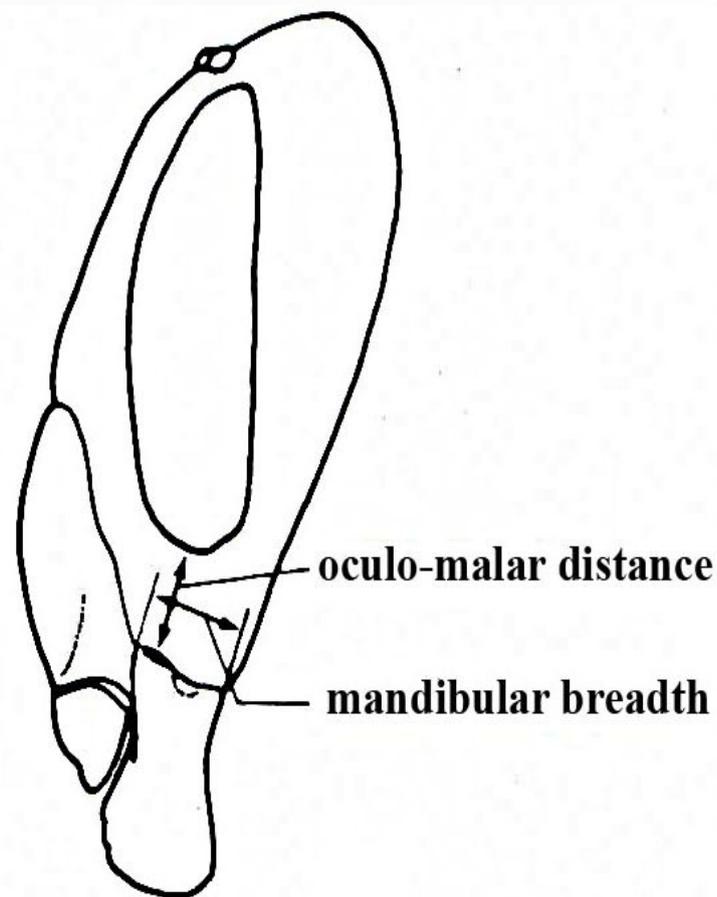
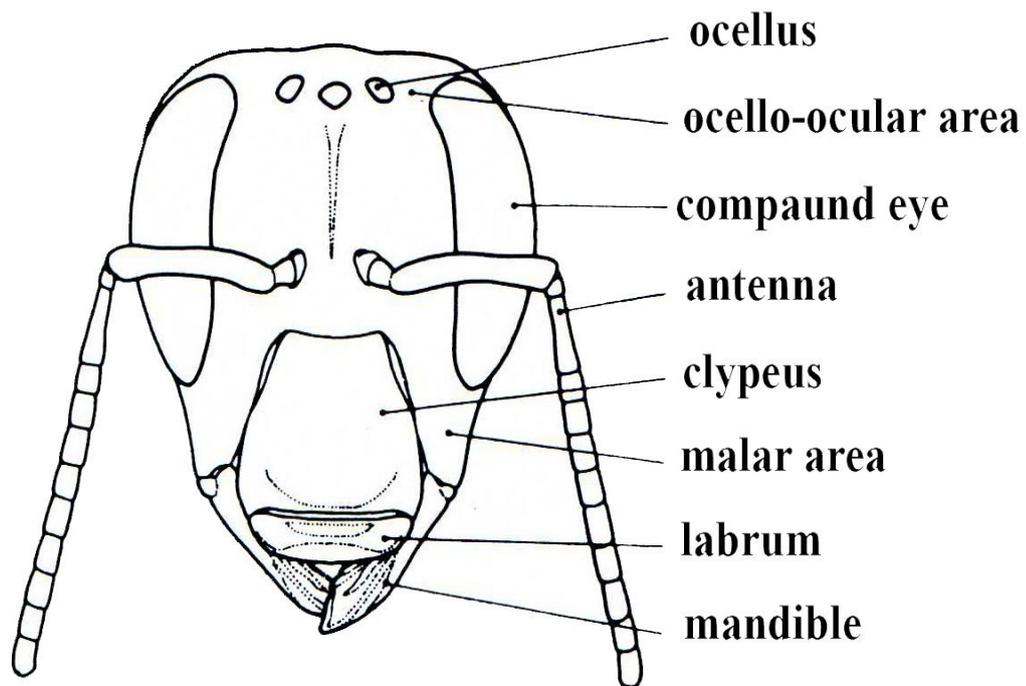


**a** — голова спереди, отображены структуры не показанные на предыдущем рисунке,  
**b** — антенна самки.

**c** — основные морфометрические признаки головы: 1 - длина головы (лица), 2 — ширина головы, 3 — длина клипеуса, 4 — нижнее интерокулярное расстояние, 5 — верхнее интерокулярное расстояние, 6 — клипеоантеннальное расстояние (или длина субантеннального шва, если он прямой), 7 — длина сложного глаза, 8 — интерантеннальное (интеральвеолярное) расстояние, 9 — интероцеллярное расстояние (между простыми глазками), 10 — оцелоокулярное (между простым боковым и сложным глазами) расстояние, 11 — антеннооцеллярное (от оснований антенн до линии расположения среднего глазка) расстояние, 12 — антенноокулярное расстояние, 13 — клипеоокулярное расстояние (между внутренним нижним краем сложного глаза и клипеусом), 14 — длина щеки.

# Морфология имаго пчел

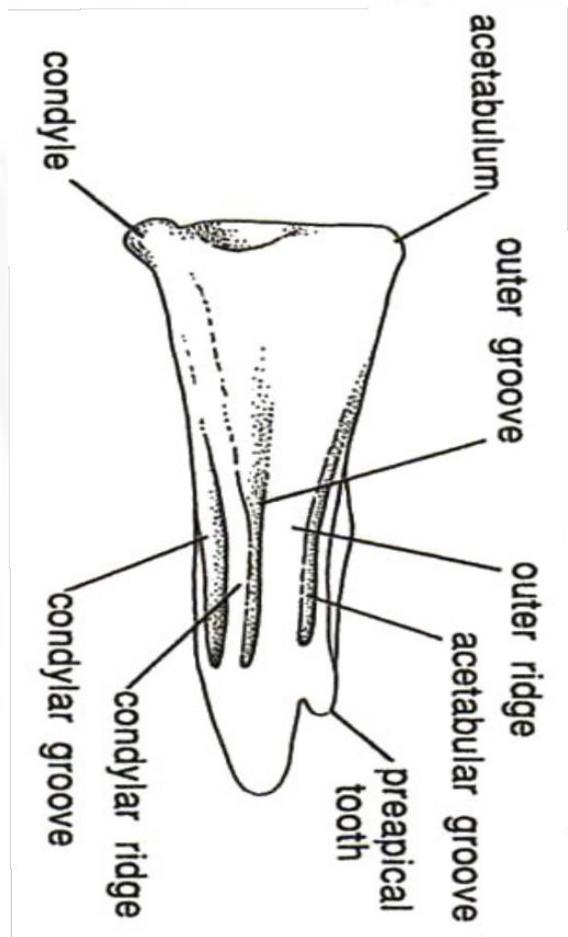
## Строение головы и ее придатков



Голова самки шмеля и некоторые ее морфометрические параметры (по: Williams, 1991)

# Морфология имаго пчел

## Строение головы и ее придатков



Основные элементы строения внешней поверхности мандибулы самки пчелы (по: Michener, 2000)

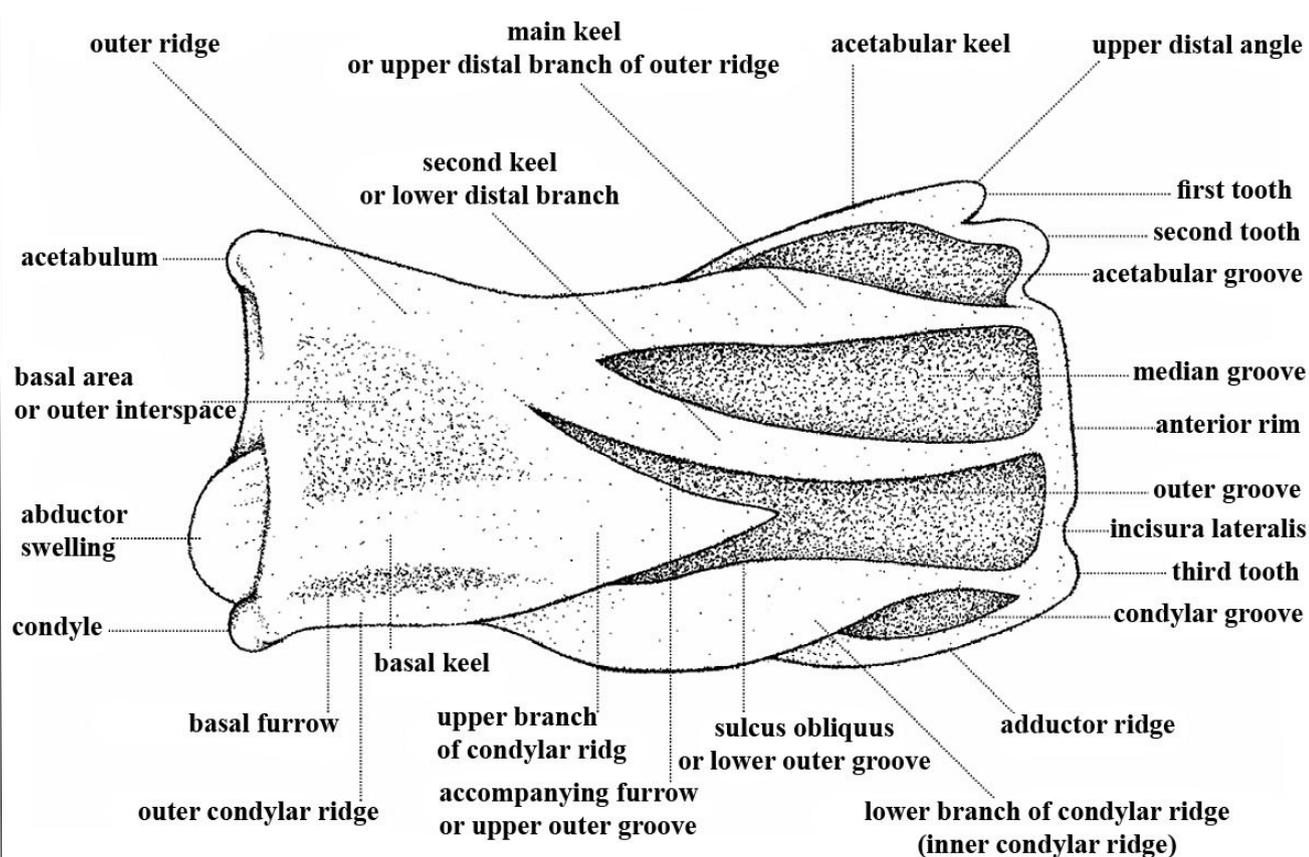
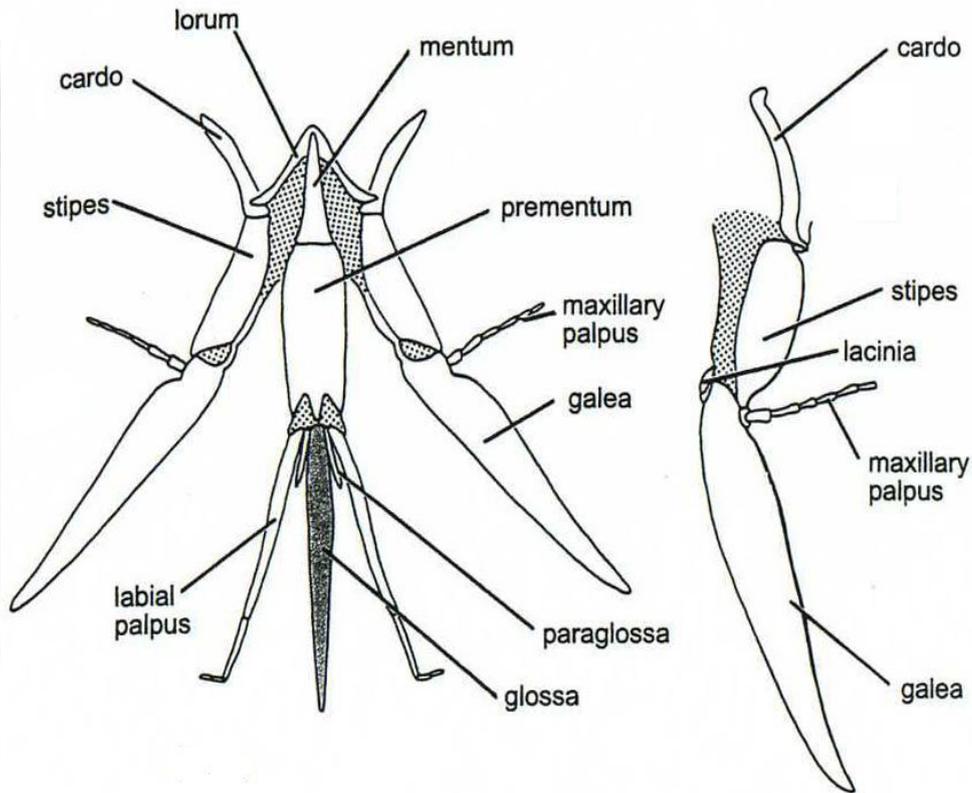


Схема позаимствована отсюда — <http://www.bombus.it/index.php?pag=elementi>

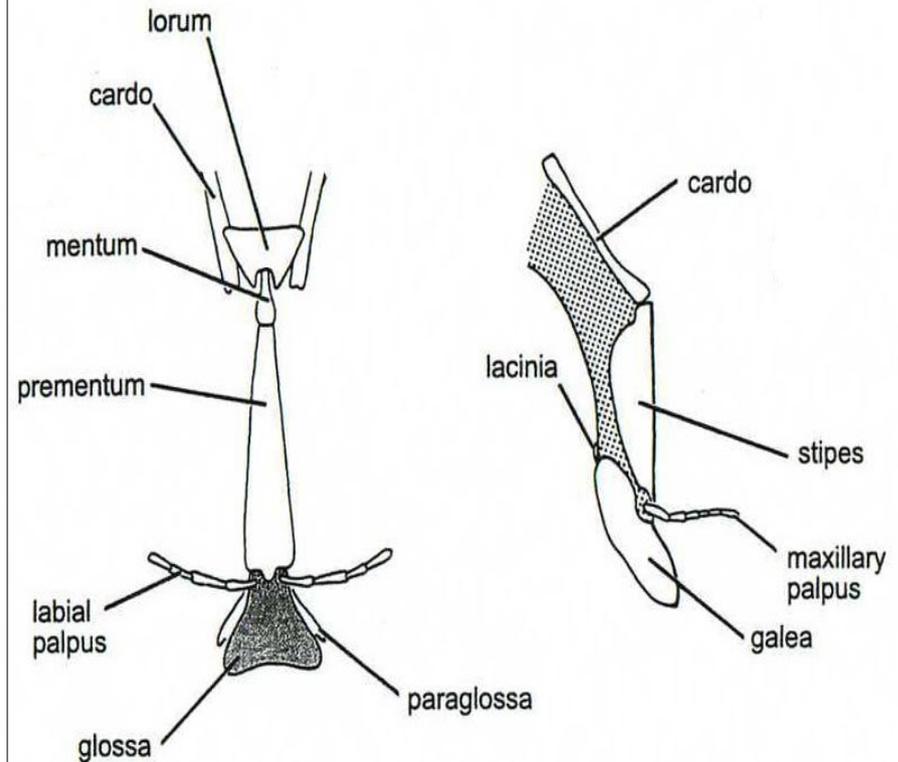
Обобщенная модель детального строение внешней поверхности мандибулы самки шмеля

# Морфология имаго пчел

## Строение головы и ее придатков



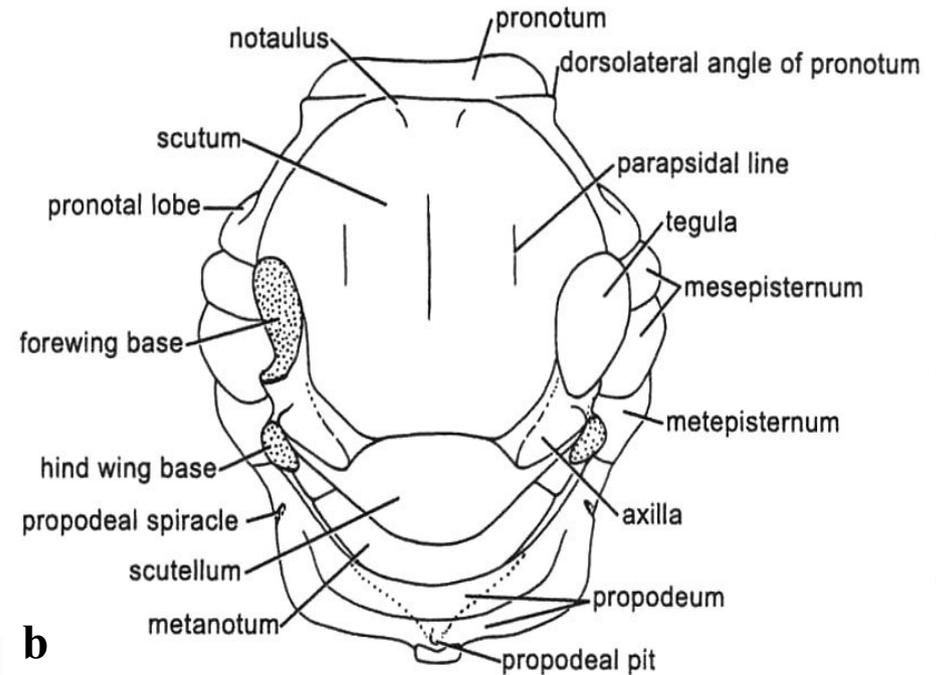
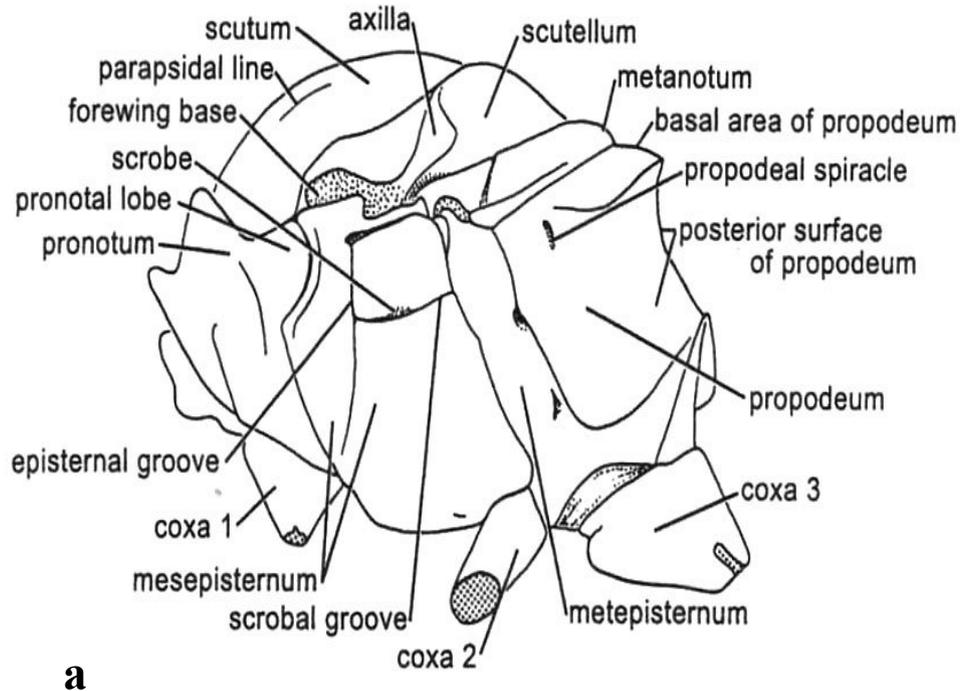
**Рис. 4.** Ротовые придатки длиннохоботковой пчелы (слева целиком, отдельно справа — максилла, по: Michener, 2000).



**Рис. 5.** Ротовые придатки короткохоботковой пчелы, в данном случае представителя Colletidae (слева — лабиум, справа — максилла, по: Michener, 2000).

# Морфология имаго пчел

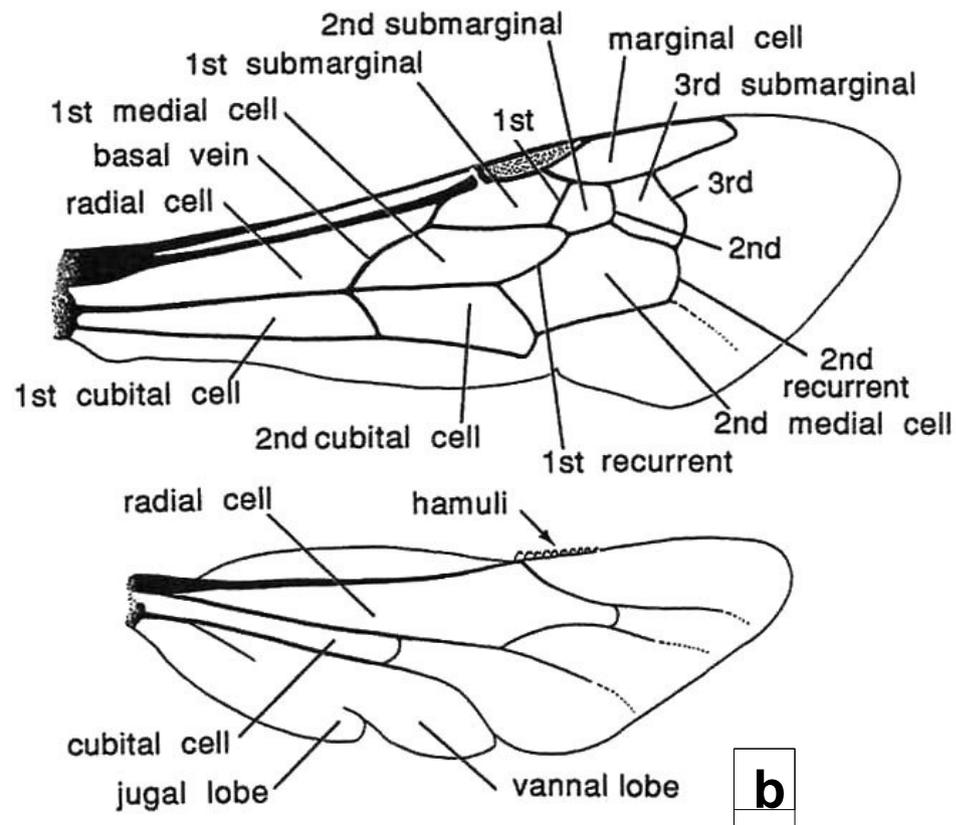
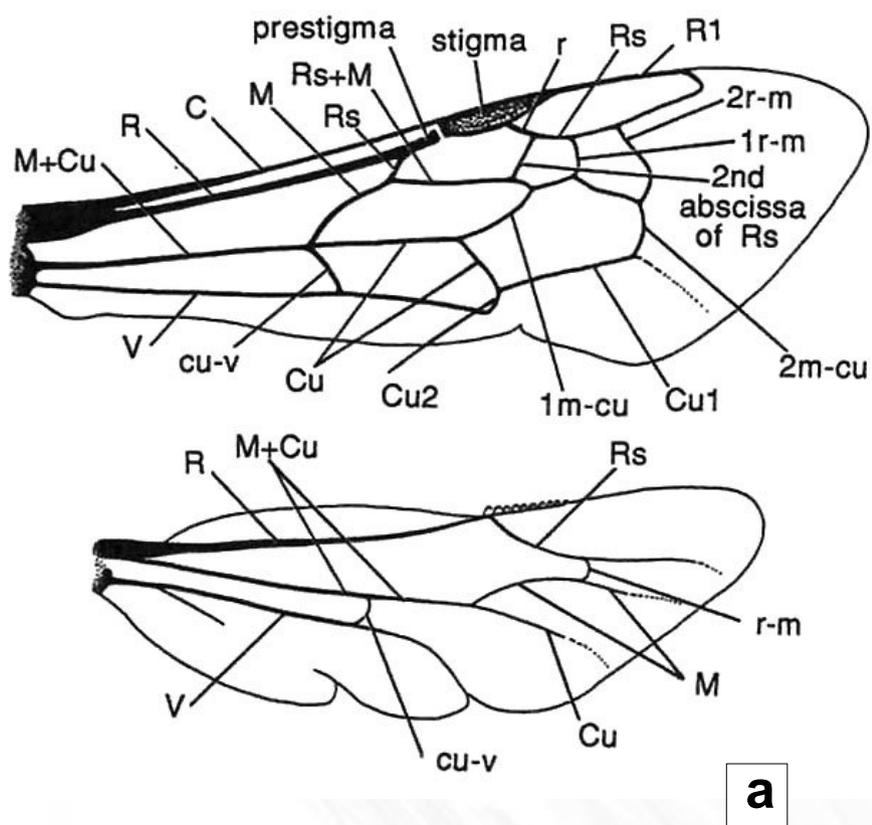
## Строение груди (мезосомы)



**a — вид сбоку, b — вид сверху (по: Michener, 2000)**

# Морфология имаго пчел

## Крылья



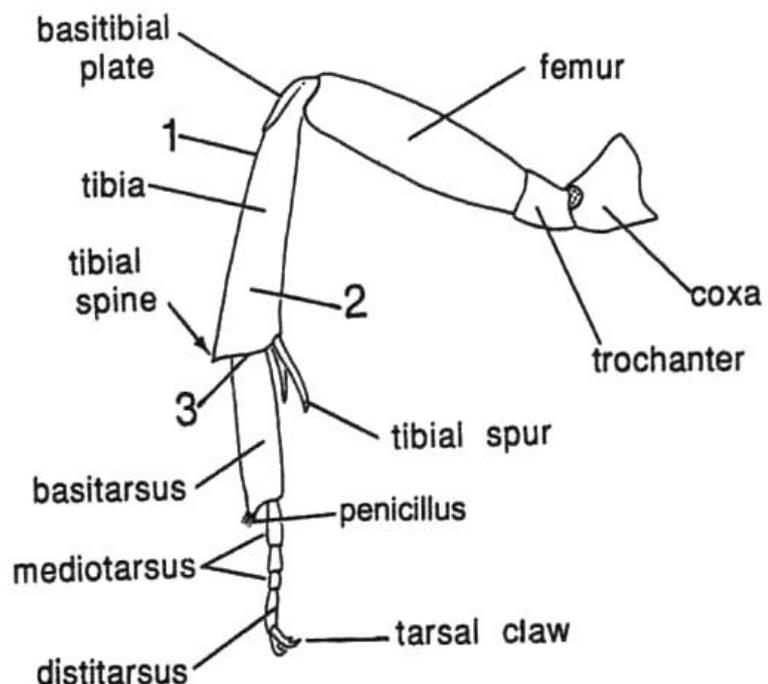
**a** — жилки (stigma — следует читать pterostigma; цифровые индексы справа от буквенного обозначения — отрезки жилок): V — анальная, Cu — кубитальная (субмедиальная), R — радиальная, C — костальная, Rs — радиальный сектор, M — базальная, M+Cu — медиокубитальная; cu-v — нервюлюс, m-cu — возвратные (1-я и 2-я), 2nd abscissa of Rs — первая субмаргинальная, 1 и 2 r-m — вторая и третья субмаргинальные.

**b** — показана терминология ячеек, обозначения жилок как на **a**

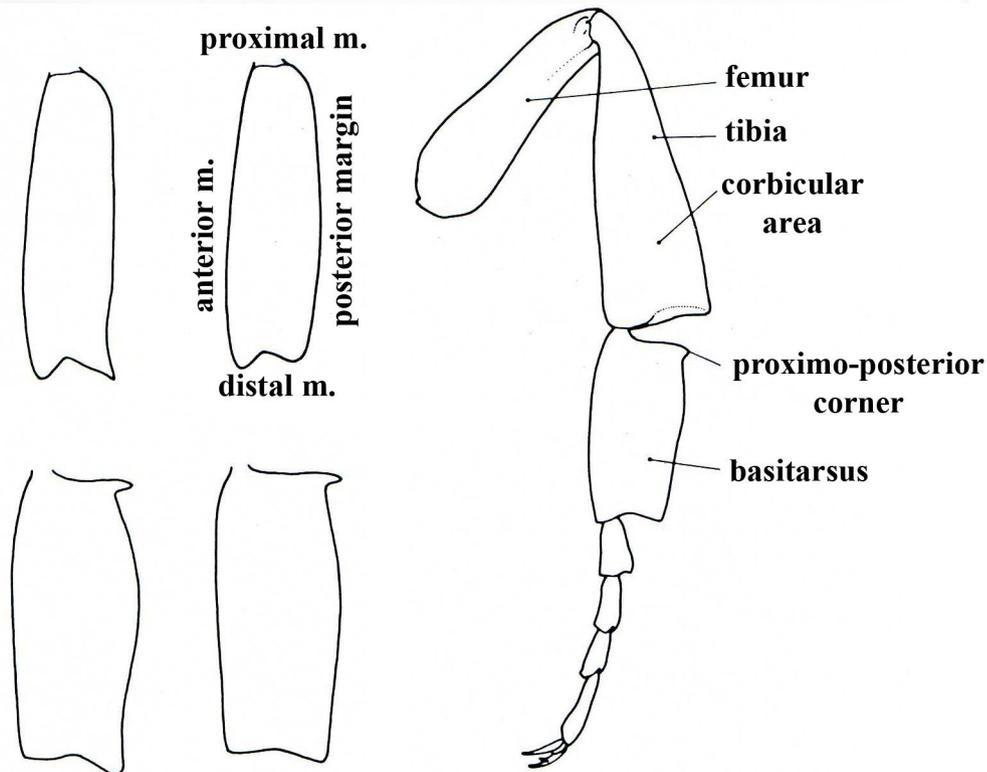
по: Michener, 2000

# Морфология имаго пчел

## Ноги



Задняя нога самки пчелы (волоски, за исключением формирующих кисточку (penicillus) на нижнем заднем углу базитарзуса) не отображены. Цифрами обозначены: 1 — задняя (верхняя), 2 — внешняя и 3 — дистальная (апикальная) поверхности голени (по: Michener, 2000).



Задняя нога самки шмеля, слева показаны варианты строения базитарзуса (по Williams, 1991).

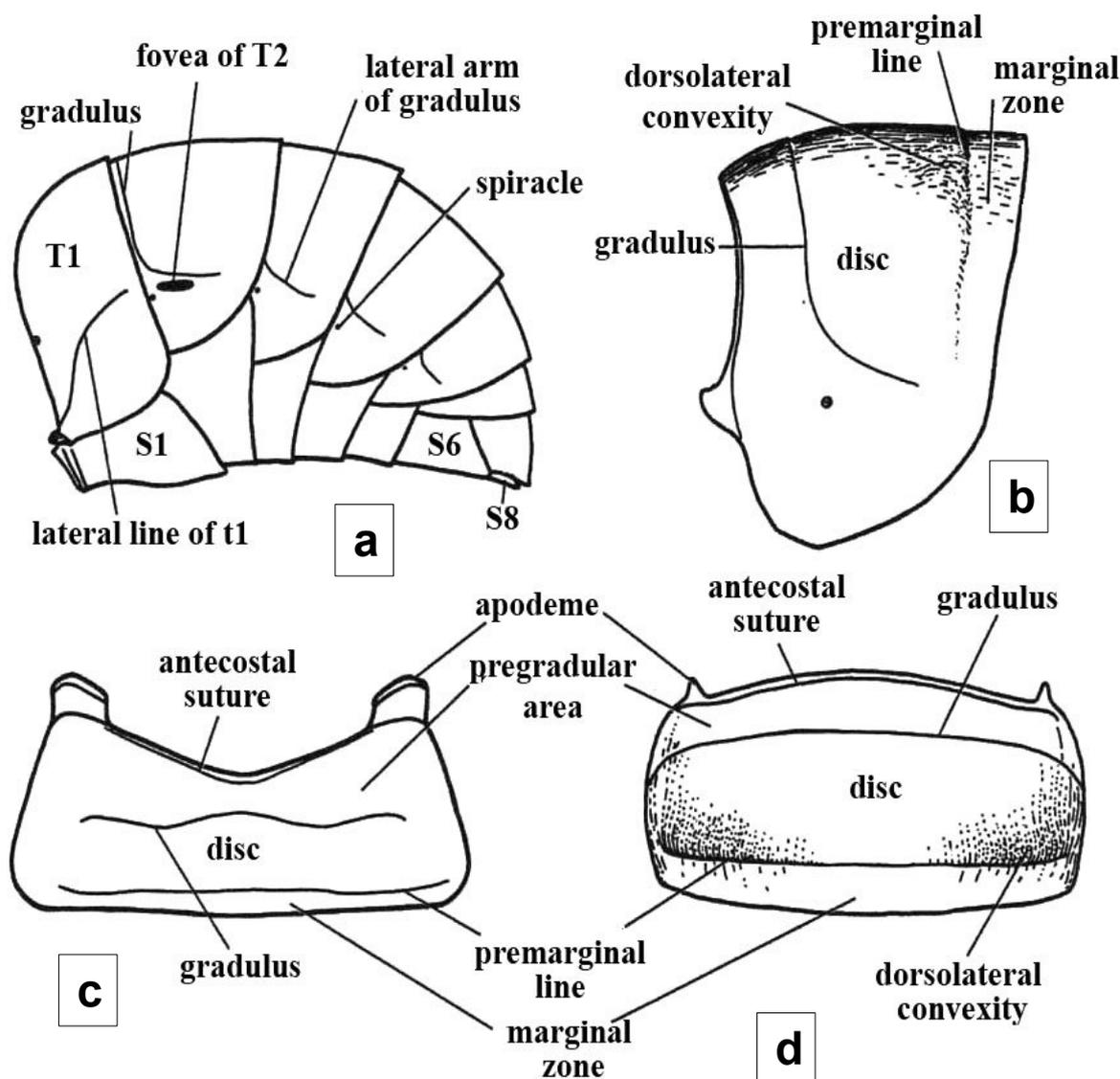
# Морфология имаго пчел

## Строение брюшка (метасомы)

Первый абдоминальный сегмент у пчел вошел в состав мезосомы (см. выше). Таким образом, первый видимый сегмент морфологически является вторым. Нумерацию сегментов ведут, начиная с этого морфологически второго сегмента. Чтобы избежать путаницы морфологическую нумерацию принято производить римскими цифрами (II, III и т.д.), а в целях систематики используют арабские (1, 2, 3 и т.д.). У имаго пчел сохраняются II - IX абдоминальные или 1 - 8 метасомальные сегменты. Из них видимыми у самок являются 6, а у самцов 7 сегментов. Сегменты состоят из разделенных мембраной тергума (T) и стернума (S).

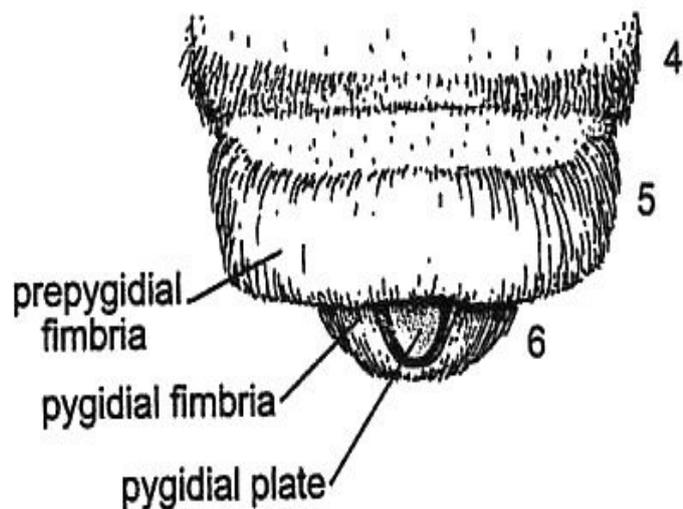
На рисунке приведена схема строения метасомы самца пчелы (по: Michener, 2000):

**a** — общий вид сбоку,  
**b** — вид сбоку третьего тергума,  
**c** — третий стернум с вентральной стороны,  
**d** — третий тергум с дорсальной стороны.

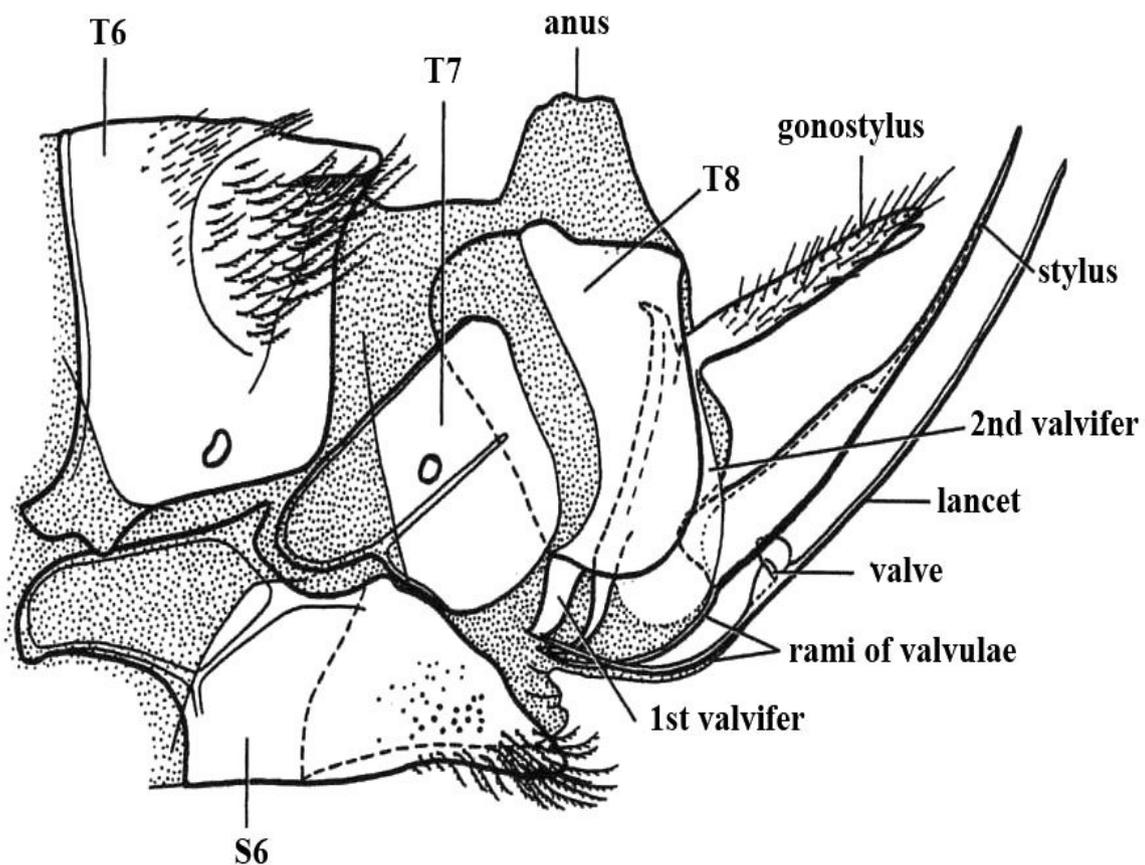


# Морфология имаго пчел

## Строение брюшка (метасомы). Терминальные структуры самок.

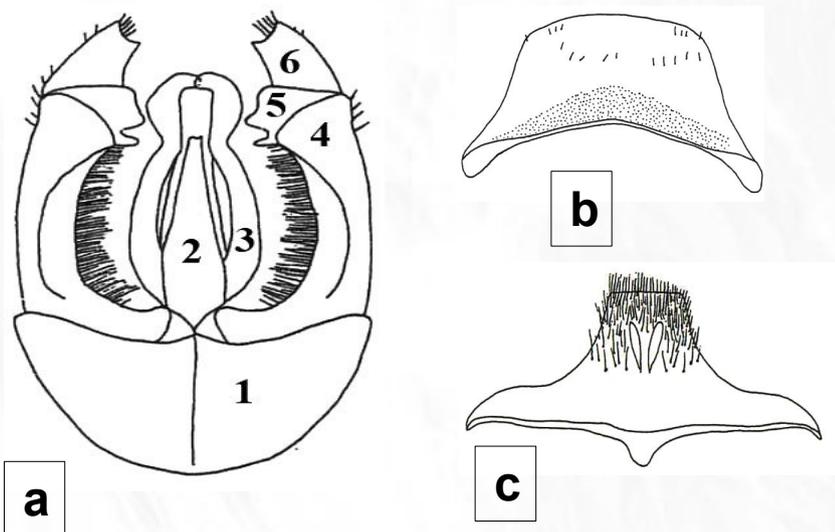


Апекс метасомы самки пчелы (*Eucerini* и им подобные). Справа дана нумерация тергумов. Показано устройство пигидиального аппарата, который используется пчелами для выталкивания комочков почвы из вырытого хода при строительстве гнезда, а также для утрамбовки и облицовки стенок ходов и ячеек.



Апекс метасомы самки *Halictus farinosus* Smith, с вывернутым наружу жалом.

## Строение брюшка (метасомы). Терминальные структуры самцов.



### *Bombus sikkimi* Friese

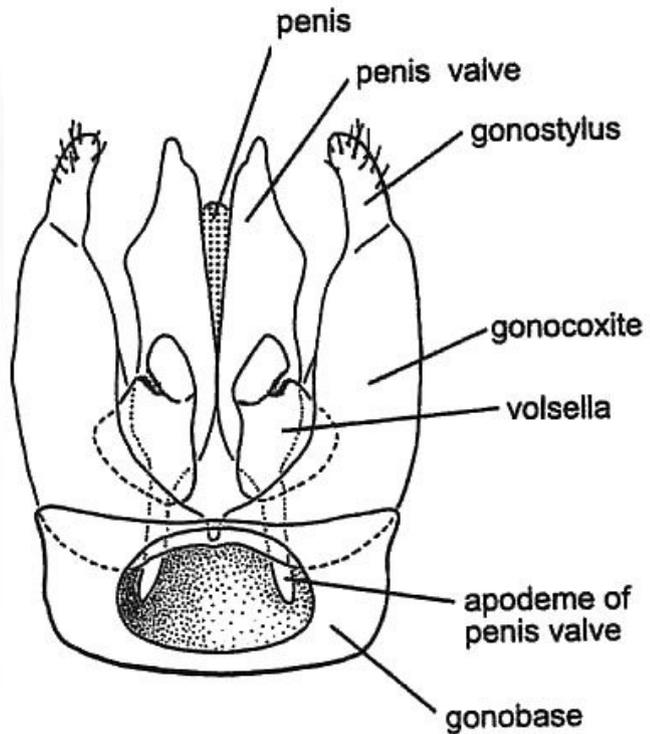
**a** — гениталии (вид сверху), **b-c** — 7 и 8 стернумы самца.

1 — гонобаза, 2 — спафа, 3 — пениальные вальвы, 4 — гонококситы, 5 — гоностилусы, 6 — волселлы. (по: Michener, 2000)

Терминология структурных элементов гениталий самцов шмелей по основным работам (см. список литературы)

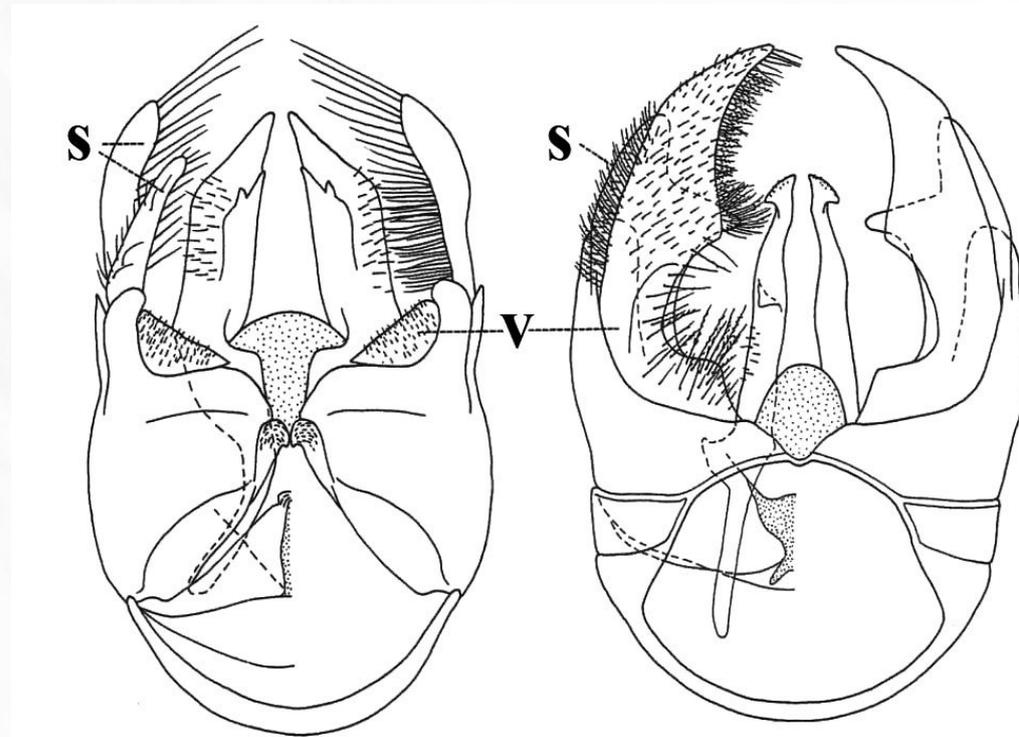
Michener (1944)	Richards (1968)	Ito (1985)	Williams (1985) и Michener (2000)
gonobase	cardo	gonobase	gonobase
gonocoxite	stipes	gonocoxite	gonocoxite
gonostylus	squama	squama	gonostylus
gonostylus	lacinia	gonostylus	volsella
spatha	spatha	spatha	spatha
penis valve	sagitta	penis valve	penis valve

## Гениталии самцов



*Coelioxoides exulanus* (Holmberg)

вид гениталий с брюшной стороны (по: Michener, 2000)



Гениталии самцов Euglossini (слева — *Eufriesea pulchra* (Smith)) и Bombini (справа — *Bombus variabilis* Gresson). Вид с брюшной стороны. Если современные воззрения на гомологичность структурных частей верны, то волселла у шмелей больше и смещена апикально по сравнению с другими пчелами (S — gonostylus, V — volsella, по: Michener, 2000).

О биологии шмелей и их колоний написано достаточно много, здесь мы приводим главу из книги "Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)" [Радченко, Песенко, 1994]). Пожалуй, это наиболее исчерпывающее издание на русском языке. Я позволил себе только добавить несколько комментариев по тексту (синим курсивом), касающихся главным образом изменений в систематике этой группы пчел.

Тем не менее, я счел необходимым дать ссылки и на другие работы, т. к. их прочтение обязательно для любого исследователя, собравшегося заняться шмелями:

1. Alford DV. 1975. Bumblebees. London: Davis-Poynter. xii+352 pp.
2. Goulson D. 2003. Bumblebees, their behaviour and ecology. Oxford: Oxford University Press. ix+235 pp.
3. Goulson D. 2010 [2nd ed.]. Bumblebees, behaviour, ecology, and conservation. Oxford: Oxford University Press. x+317 pp.
4. Heinrich, B. 1979. Bumblebee economics. viii+245 pp. Cambridge (Massachusetts) (republished in 2004).
5. Sakagami, S.F. 1976. Species differences in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, ser. 6, Zoology 20: 390–447.
6. Sladen FWL. 1912. The humble-bee, its life history and how to domesticate it, with descriptions of all the British species of *Bombus* and *Psithyrus*. London: MacMillan. xiii+283 pp.(republished in 1989. Woonton (Herefordshire): Logaston Press).

**Читайте о биологии шмелиной семьи**  
(глава из книги "Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)" [Радченко, Песенко, 1994])

### Основание семьи

**Подготовка самки к основанию семьи и устройство гнезда.** Молодые, репродуктивные самки шмелей, оплодотворенные осенью предыдущего сезона, после перезимовки имеют слабо развитые оварии и не способны к откладке яиц из-за низкого содержания в гемолимфе ювенильного гормона, стимулирующего развитие овариев (P.Röseler, 1977). Только после продолжительного питания, длящегося несколько недель, в жировом теле самки аккумулируются гликоген и липиды и повышается количество ювенильного гормона. В результате оварии хорошо развиваются и в них формируются первые яйца. С развитием овариев у самки начинают проявляться гнездостроительные инстинкты, и она приступает к поиску места для закладки гнезда.

По местам устройства гнезд шмели разделяются на поселяющихся в почве, на поверхности почвы, над почвой; некоторые виды (например: *B. pratorum*) имеют пластичное гнездование. При формировании гнезда самкоосновательницы (будущие матки) не собирают гнездовой материал, и сами не выкапывают ходы или полости в почве, что является общей чертой для всех представителей семейства Apidae, отделяющей их от родственных антофорид (Sakagami, 1976) (*в настоящее время все пчелы бывшего семейства Anthophoridae включены в семейство Apidae в составе трибы Anthophorini подсемейства Apinae [Michener, 2000, 2007]\**). В качестве мест устройства гнезд в естественных условиях шмелями используются заброшенные норы мелких млекопитающих (в основном мышевидных грызунов), пустоты под корнями деревьев и пней, небольшие ямки на поверхности почвы, старые гнезда птиц, дупла в деревьях и т.д. Строительным материалом им служат имеющиеся в выбранных местах мох, сухие листья и стебли трав, древесная труха, волосы животных или пух птиц.

Выбрав подходящее место, самкоосновательница обрабатывает гнездовой материал, увлажняет его нектаром и формирует в центре полость гнезда диаметром 2540 мм и высотой 1820 мм. У видов, устраивающих гнезда на поверхности почвы, они обычно имеют форму полусферы, тогда как форма подземных гнезд зависит от конфигурации используемой полости. Увлажненные строительные материалы склеиваются после высыхания под воздействием тепла, выделяемого телом самки.

Гнездо также укрепляется с помощью воска. Восковые железы у самок достигают максимального развития во время основания гнезда (I.Röseler, Röseler, 1973). Химический состав воска шмелей отличается от воска медоносных пчел отсутствием бифункциональных гидрокислот. Воск шмелей на 37% состоит из углеводов, 29% приходится на простые моноэфиры с 4050 атомами углерода, а остальные 34% представляют собой смесь смол, сложных эфиров и спиртов (Tulloch, 1970). Кроме того, как установил еще Сандвик (Sundwik, 1899), шмели используют не чистый воск, а его смесь с пыльцой.

Некоторые виды, обычно из тех, которые поселяются в почве, например *B. terrestris*, *B. lucorum* и *B. lapidarius*, сверху покрывают гнездо специальным восковым куполом, препятствующим проникновению влаги. В отдельные годы с частыми дождями такие купола отмечались и на гнездах, расположенных на поверхности почвы (Hoffer, 1882; Давиденко, 1926). Войтовски (Wójtowski, 1963) обнаружил два гнезда *B. lapidarius* (одно – в почве под пнем, другое – в сарае в куче угля), вообще не имевшие каких-либо оболочек за исключением воскового купола. Такое строение гнезд, очевидно, было связано с отсутствием других подходящих строительных материалов.

Входное отверстие самка-основательница изготавливает в нижней части одной из стенок гнезда. В подземные гнезда ведет относительно широкая нора, достаточная для того, чтобы в ней могли разминуться 2 особи. Норы достигают в длину до 1.5 м. Обычно гнездо имеет 1 вход, но в больших семьях иногда наблюдается по 2-3 входа (Wójtowski, 1963).

**Закладка 1-го выводка.** Посредине пола гнезда самка-основательница формирует пыльцевой комок, смоченный нектаром. У разных видов наблюдаются существенные отличия в форме этого комка и способе расположения в нем яиц. Самки *B. pascuorum*, *B. humilis* и *B. pratorum* делают несколько симметрично расположенных углублений в комке и откладывают в каждое по 1 яйцу. Обычно на пыльцевой комок они помещают 8 яиц в 3 ряда: 2 яйца – в центре и по 3 яйца – по краям (Alford, 1975). Яйца у *B. hortorum* откладываются внутри пыльцевого комка, и самка, по видимому, не размещает их по какому-либо определенному шаблону. У этого вида яйца могут находиться на разных уровнях. Так, некоторые яйца в передней части комка иногда располагаются сверху других яиц, лежащих более глубоко в пыльце (Alford, 1971). Также внутри пыльцевого комка помещаются яйца самок *B. ruderatus* и *B. americanorum* (Rau, 1941). Яйца шмелей имеют длину 34 мм и диаметр 1 мм (Free, Butler, 1959).

В естественных условиях яйца в 1й выводковой группе, как правило, располагаются вертикально, и каждое яйцо изолировано от других пыльцевыми стенками. У северных видов *B. balteatus* и *B. polaris* яйца откладываются вместе кучкой и не отделяются пылью, что считается адаптацией к северному климату (K.Richards, 1973). После откладки яиц самка-основательница засыпает их сверху пылью и покрывает пыльцевой комок с яйцами восковой оболочкой. В результате получается одна большая восковая ячейка, которую в литературе называют выводковой камерой или пакетом с расплодом. Размеры выводковых камер отличаются у разных видов. Например, у *B. pascuorum* они длиной 66.5 мм, шириной 56 мм и высотой 34 мм, а у *B. hortorum*, соответственно, 10 × 8 × 10 мм (O.Richards, 1946; Alford, 1971, 1975). Число яиц в выводковой камере для 1го выводка варьирует не только у разных видов шмелей, но и у разных самок одного вида. Обычно в ней размещается от 8 до 16 яиц, и самка их откладывает не все сразу (Free, Butler, 1959; Alford, 1971).

Восковая оболочка начинает формироваться уже после откладки первых яиц, поэтому на ранней стадии воск не полностью покрывает пыльцевой комок. После формирования выводковой камеры в нее обычно яйца не добавляются, за исключением самок *B. subterraneus* (Sladen, 1912) и *B. honshuensis* (Katayama, 1989), которые могут их добавлять. У некоторых видов, например у *B. balteatus*, восковая оболочка изготавливается до формирования пыльцевого комка и лишь затем наносится пыльца и откладываются яйца (Hobbs, 1964c). Долгов (1982) наблюдал в искусственных гнездах *B. schrenki*, что самка сначала строит восковую «мисочку», куда потом откладывает яйца без запасов пыльцы. Самка-основательница *B. rufocinctus* каждое яйцо 1-го выводка помещает в отдельную камеру. Всего для 1-го выводка она делает 10-12 выводковых камер. Этот вид, как и почти все другие виды шмелей, собирает пыльцу до строительства одной или двух камер. Обычно яйцо откладывается сразу после изготовления камеры, хотя иногда самка возводит до 4 камер, а затем откладывает яйца (Hobbs, 1965b). По данным Малышева (Malyshev, 1936), у *B. fragrans* на дне 1-й выводковой камеры имеются вертикальные перегородки, которые разделяют отложенные яйца. Представители подрода *Bombias* (в данном случае речь идет только о североамериканских видах) на всех этапах жизни в каждую выводковую камеру откладывают только по 1 яйцу (Hobbs, 1965a).

**Формирование медовых горшочков.** Закончив формирование камеры для 1-го выводка, самка-основательница изготавливает внутри гнезда возле его входа сосуд из воска высотой 15-20 мм и диаметром 10-15 мм, предназначенный для запасания меда и называемый медовым горшочком. Такой горшочек строится 1-2 сут. Находящийся в нем мед используется для питания при неблагоприятных погодных условиях и в ночное время при инкубации потомства. В отличие от большинства видов самки *B. nevadensis auricomus* сооружают горшочек еще до запасания пыльцы (Hobbs, 1965a), а в гнездах *B. hortorum* он строится после формирования пыльцевого комка, но до откладки яиц (Alford, 1970a). Как правило, в новом гнезде находится только 1 медовый горшочек, однако Вагнер (Wagner, 1907) отметил некоторых самок (вид не указан), строящих по несколько горшочков. По данным Плата (Plath, 1934), самка *B. griseocollis* изготавливает двойной горшочек. В гнездах *B. nevadensis* и *B. polaris* отмечалось до 2-3 дополнительных горшочков, которые у первого вида находились вплотную к выводковым камерам (Hobbs, 1965a; K.Richards, 1973).

# Биология шмелиной семьи

## Выведение потомства

**Отрождение и питание личинок 1-го выводка, закладка 2-го выводка.** Закончив строительство гнезда и отложив яйца, самка-основательница приступает к инкубации потомства, лишь иногда вылетая для индивидуального питания. Через 3-5 сут инкубации из яиц отрождаются личинки. Они питаются пыльцой, находящейся в выводковой камере. Имеющихся запасов пищи в камере недостаточно для полного развития потомства, поэтому самка начинает добавлять им пыльцу и нектар. При этом нектар самки всех видов шмелей отрыгивают непосредственно личинкам, вводя его через временное отверстие, проделываемое мандибулами в стенке выводковой камеры. Дополнительную пыльцу личинки 1-го выводка большинства видов получают через отверстия в крыше с 2 сторон камеры. Вырастая, личинки растягивают стенки выводковой камеры. При этом в отдельных местах появляются трещины, которые самка-основательница заделывает воском. Закончив питание, длящееся в зависимости от погодных условий от 6 до 14 сут, личинки плетут коконы. Самка счищает с коконов воск и использует его для сооружения новых выводковых камер.

Новые выводковые камеры строятся поверх коконов с предкуколками 1-го выплода. Форма и расположение этих камер отличаются у разных видов. Например, у *B. lapidarius* они высокие (высотой до 5 мм) и устраиваются на вершине коконов (Sladen, 1912), у *B. pascuorum* такие камеры плоские и находятся в углублении между коконами (Alford, 1970a). Новые выводковые камеры, как правило, не изготавливаются на камерах с питающимися личинками, не достигшими последнего возраста. Только у некоторых видов, делающих карманы, новый выводок может закладываться на камерах с прядущими личинками (Sakagami et al., 1967; Katayama, 1989). Если на одном коконе возводится несколько выводковых камер, то они бывают как отделенными друг от друга, например у *B. diversus* (Katayama, 1965), так и соприкасающимися – у *B. terrestris* (Wagner, 1907).

В отличие от камеры для 1го выводка последующие выводковые камеры, как правило, имеют дно, предварительно покрытое воском. Хотя у *B. lapidarius* и *B. lucorum* отмечены камеры без дна, в которых яйца откладывались непосредственно на коконы (Sladen, 1912; Løken, 1961). В новые камеры самки-основательницы обычно помещают от 8 до 13 яиц (Weyrauch, 1934), при этом большинство видов не запасает в них пищу перед откладкой яиц.

**Типы кормления личинок.** Питание 2го и последующих выводков пыльцой существенно отличается у разных видов шмелей. Оно осуществляется рабочими особями, с отрождением которых образуется шмелиная семья. Личинки шмелей получают пыльцу двумя существенно разными способами. Одни виды кормят личинок только отрыгиваемой смесью пыльцы с нектаром, вводимой через временные отверстия в стенках выводковых камер. Они никогда не запасают пыльцу в выводковые камеры, а хранят ее в отдельно расположенных

специальных восковых сосудах – пыльцевых хранилищах. Другие виды изготавливают на стенках выводковых камер восковые карманы, наполняемые пылью. Из этих карманов личинки потребляют пыльцу самостоятельно, напоминая таким способом питания личинок одиночных пчел (Cumber, 1949a). Внутри карманов размещается большая часть приносимой шмелями пыльцы, и только резервные запасы откладываются в отдельные пыльцевые хранилища. С ростом потомства карманы увеличиваются и в них добавляется больше пыльцы. Отдельные виды из числа изготавливающих карманы, например *B. hortorum*, *B. ruderatus* и *B. subterraneus*, предварительно запасают пыльцу во все выводковые камеры еще до откладки яиц (Sladen, 1912).

По указанному отличию в способах кормления личинок Слэйден (Sladen, 1899, 1912) разделил все виды шмелей на 2 группы: виды, делающие карманы (pocketmakers), и виды, хранящие пыльцу (pollenstorers). Вместе с тем, как было указано выше, виды, делающие карманы, также хранят пыльцу и вне карманов, поэтому, по мнению Сакагами (Sakagami, 1976), более правильно делить шмелей на делающих и не делающих карманы. Эти 2 группы хорошо разделяются и систематически (см. обзор: Sakagami, 1976).

По указанному отличию в способах кормления личинок Слэйден (Sladen, 1899, 1912) разделил все виды шмелей на 2 группы: виды, делающие карманы (pocketmakers), и виды, хранящие пыльцу (pollenstorers). Вместе с тем, как было указано выше, виды, делающие карманы, также хранят пыльцу и вне карманов, поэтому, по мнению Сакагами (Sakagami, 1976), более правильно делить шмелей на делающих и не делающих карманы. Эти 2 группы хорошо разделяются и систематически (см. обзор: Sakagami, 1976).

Помимо общего деления шмелей по признаку «наличие/отсутствие карманов», существуют значительные отличия в кормлении разных выводков у одних и тех же видов. Как указывалось выше, у большинства изученных видов, в том числе не делающих карманы, личинки 1-го выводка получают дополнительную пыльцу, засыпаемую через отверстия в крыше выводковой камеры, что сходно с питанием посредством карманов. Самки *B. nevadensis* делают на первых выводковых камерах настоящие пыльцевые карманы, однако данный вид не изготавливает карманы на последующих выводковых камерах (Hobbs, 1965a). Другие представители подрода *Bombias*, к которому относится и *B. nevadensis*, кормят личинок всех выводков только отрываемой пищей (Hobbs, 1965a, 1968a).

В отличие от рабочих форм, выводок полового потомства *B. californicus*, *B. fervidus*, *B. transversalis* и ряда других видов, делающих карманы, сразу питается отрываемой смесью пыльцы и нектара (Dias, 1958; Hobbs, 1966b). Кроме того, по данным, приведенным в обзоре Сакагами (Sakagami, 1976), у представителей подрода *Alpinobombus* отрываемой пищей питаются не только половые формы, но и 1-й выплод рабочих особей. Вместе с тем, по крайней мере в гнездах *B. (Alpinobombus) balteatus*, обнаружено изготовление пыльцевых карманов на

камерах со всеми выплодами рабочих особей. У этого вида репродуктивные формы выкармливаются отрыгиваемой пищей все вместе, и лишь в последнем возрасте личинки отделяются одна от другой тонкими непрочными коконами и получают смесь пыльцы с нектаром индивидуально (Hobbs, 1964c).

Для представителей подрода *Subterraneobombus* и для *B. (Thoracobombus) pascuorum* отмечено, что личинки половых форм питаются только из карманов (Cumber, 1949a; Hobbs, 1966c). Этому противоречат наблюдения Фри и Батлера (Free, Butler, 1959), согласно которым карманы на камерах с половым потомством *B. pascuorum* не содержат пыльцы, тем не менее личинки развиваются нормально, очевидно, за счет отрыгиваемой им смеси пыльцы с нектаром. У *B. (Fervidobombus) atratus* пыльцевые карманы исчезают на последних этапах развития половых форм, после чего личинки индивидуально получают только отрыгиваемую пищу в течение 3-5 сут (Zucchi, 1973; цит. по: Sakagami, 1976).

У большинства видов, делающих карманы, личинки последнего возраста во всех выводках питаются отрыгиваемой смесью пыльцы с нектаром (Hobbs, 1968a). Более того, у некоторых видов, например у *B. diversus*, личинки питаются посредством карманов лишь на первых этапах развития и уже в 3-дневном возрасте начинают получать отрыгиваемую пищу (Katayama, 1966). По мнению Хоббса (Hobbs, 1964b), среди шмелей наиболее эволюционно продвинутым является подрод *Bombias*, почти все изученные представители которого кормят личинок любых выводков индивидуально смесью пыльцы с нектаром и в этом имеют большое сходство с пчелами рода *Apis*. Подрод *Subterraneobombus* – наиболее генерализованный по типу кормления выплода: личинки всех выводков у его представителей питаются внутри выводковой камеры совместно из одного пыльцевого кармана и лишь нектар получают раздельно.

**Длительность развития преимагинальных фаз.** Шмели, обладая способностью инкубировать выводок, могут контролировать длительность его развития. На развитие потомства также большое (но косвенное) влияние оказывают погодные условия, от которых прежде всего зависит длительность питания личинок; длительное питание наблюдается при неблагоприятных условиях, препятствующих нормальному снабжению их кормом. Фаза яйца обычно длится 3-5 сут, только у *B. terrestris* отмечены яйца, развившиеся всего за 2 сут (Hasselrot, 1960). Питание личинок продолжается от 6 до 14 сут.

С другой стороны, продолжительность развития куколок, варьирующая, например у *B. terrestris*, от 5 до 19 сут (Hasselrot, 1960), очевидно, в значительной степени зависит от морфофизиологических особенностей отдельных особей. Так, еще Хоффер (Hoffer, 1882) отметил, что маленькие по размерам куколки *B. pascuorum* развиваются всего 8 сут, тогда как фаза куколки у более крупных особей длится 12-14 сут. Такая задержка метаморфоза, по-видимому, имеет внутренние физиологические механизмы, которые еще практически не изучены для выводков рабочих форм шмелей.

Прослеживается тенденция к более продолжительному развитию последующих выводков, по сравнению с предыдущими. Например, в опытах Хассельрота (Hasselrot, 1960) 1-й выводок *B. terrestris* в среднем развивался 23 сут (с колебанием от 17 до 32 сут), 2-й – в среднем 28.5 сут (с колебанием от 20 до 42 сут) и 11.3. Микроклимат гнезда и регулирование температуры 201 3-й – в среднем 1 месяц; у *B. pascuorum* 1-й выводок развивался 1725 сут, 2-й – 28 сут. В гнездах *B. muscorum* 1-й выводок развивается 2329 сут, 2-й – 3032 сут, 3й – 2933 сут, но при плохой погоде развитие любого выводка задерживается до 42 сут (Jordan, 1936).

В целом имеющиеся сведения пока не позволяют четко установить межвидовые отличия в длительности развития преимагинальных фаз. Правда, такие отличия обнаружены в развитии 1-го выводка некоторых видов (Valle, 1955): *B. hortorum* и *B. hypnorum* – 17 сут, *B. lapidarius* – 21 сут, *B. lucorum* – 22 сут, *B. pratorum* – 23 сут, *B. pascuorum* – 29 сут. Вместе с тем, учитывая большую внутривидовую вариабельность, эти данные требуют определенного статистического подтверждения и проверки в адекватных условиях.

### Микроклимат гнезда и регулирование температуры

**Микроклимат гнезда.** Шмели имеют эффективную систему терморегуляции, аэрации и поддержания влажности внутри гнезда, что позволяет им существовать в зонах с низкой температурой и большими колебаниями погодных условий. Первые сведения о регуляции температуры внутри шмелиного гнезда приведены еще в 1837 г. Ньюпортом (Newport, 1837). Он исследовал гнездо *B. terrestris*, которое содержало 30 рабочих особей и было помещено в маленький ящик с открытым входом. По показаниям ртутного термометра, вставленного внутрь гнезда, температура в нем варьировала от 22.8 до 26.9 °С и была более чем на 10° выше температуры воздуха. У исследованных им из разных гнезд *B. terrestris* рабочих особей, занимавшихся инкубацией, температура метасомы составляла 23.134.6° (в среднем 32.3°). Он также отметил, что температура в гнездах *B. lapidarius* и *B. sylvarum* на 5.610.3° выше температуры окружающего воздуха.

В дальнейшем многие исследователи (Dönhoff, 1860; Sladen, 1912; Lindhard, 1912; Himmer, 1932, 1933a, 1933b; Plath, 1934; Cumber, 1949a; Brian, 1952; Stein, 1956; Free, Butler, 1959; Hasselrot, 1960; Еськов, 1982, и др.) изучали температурные режимы гнезд шмелей. Установлено, что у разных видов температура внутри гнезд поддерживается на уровне от 22 до 34° при колебании внешней температуры от 3 до 33°. Наиболее высокая температура наблюдается в центральной и верхней частях гнезда, где находится развивающееся потомство.

**Механизмы терморегуляции и температурный режим инкубации.** Разогрев тела инкубирующей особи происходит в результате частых сокращений (дрожания) грудных мышц и интенсивного обмена крови между мезосомой и метасомой, что усиливает метаболические процессы, сопровождающиеся выделением тепла (Heinrich, 1977). При этом температура мезосомы постоянно составляет  $3538^{\circ}\text{C}$ , а метасомы –  $3136^{\circ}$ , тогда как температура окружающей среды колеблется от  $3$  до  $33^{\circ}$  (Heinrich, 1974). Отмечены видовые отличия в интенсивности выделения тепла. Так, самки *B. terrestris* производят его больше, чем самки *B. lapidarius* (Pouvreau, 1970b, 1972). Обогрев потомства происходит уже в начале развития колонии и до появления рабочих особей осуществляется самкой-основательницей. При инкубации она располагается на выводковой камере, повернувшись головой к медовому горшочку. Потомство обогревается днем и ночью, за исключением непродолжительных периодов питания самки на цветках. В течение ночи она съедает весь запас корма в горшочке (Sladen, 1912). Инкубируя потомство при температуре воздуха вне гнезда  $5^{\circ}$ , пчела потребляет около 30 мл  $\text{O}_2$  на 1 г веса тела в 1 ч, что эквивалентно расходу энергии 628 Дж на углеводной пище (Heinrich, 1974). Такое количество энергии содержится в 40 мг сахара, поэтому самке достаточно вылететь за нектаром всего на несколько минут, чтобы обеспечить инкубацию потомства в течение 1 ч. По расчетам Силволы (Silvola, 1984), самке-основательнице *B. terrestris* для инкубации 1-го выводка необходимо потреблять 600 мг сахара в день.

Обогрев потомства происходит уже в начале развития колонии и до появления рабочих особей осуществляется самкой-основательницей. При инкубации она располагается на выводковой камере, повернувшись головой к медовому горшочку. Потомство обогревается днем и ночью, за исключением непродолжительных периодов питания самки на цветках. В течение ночи она съедает весь запас корма в горшочке (Sladen, 1912). Инкубируя потомство при температуре воздуха вне гнезда  $5^{\circ}$ , пчела потребляет около 30 мл  $\text{O}_2$  на 1 г веса тела в 1 ч, что эквивалентно расходу энергии 628 Дж на углеводной пище (Heinrich, 1974). Такое количество энергии содержится в 40 мг сахара, поэтому самке достаточно вылететь за нектаром всего на несколько минут, чтобы обеспечить инкубацию потомства в течение 1 ч. По расчетам Силволы (Silvola, 1984), самке-основательнице *B. terrestris* для инкубации 1-го выводка необходимо потреблять 600 мг сахара в день.

Расход энергии инкубирующего шмеля в значительной степени зависит от температуры окружающей среды, что внешне проявляется в изменении интенсивности дыхания. Так, при понижении температуры с  $30^{\circ}$  до  $15^{\circ}$  объем выделенного углекислого газа увеличивается с 13 до 56 мл/ (г • ч). С падением температуры воздуха вне гнезда ниже  $15^{\circ}\text{C}$  особи *B. terrestris* показывают широкую вариабельность в поведении, некоторые из них прекращают инкубацию и постепенно впадают в оцепенение. Другие особи продолжают инкубировать даже при  $8^{\circ}$ , хотя интенсивность их дыхания остается на том же уровне, который был при  $15^{\circ}\text{C}$  (Silvola, 1984).

Одна самка-основательница не в состоянии постоянно поддерживать стабильную температуру в гнезде. Например, на начальных стадиях развития колонии *B. terrestris* температура в гнезде колеблется от 11 до 37° (в среднем 32°), хотя в среднем она на 18.5° выше окружающей температуры. В крупной колонии этого вида температура постоянно поддерживается на уровне 29-35°, превышая среднесуточную температуру воздуха на 16.5° (Hasselrot, 1960). По данным Камбера (Cumber, 1949a), температура в гнезде *B. lucorum* с одиночной самкой-основательницей составляет 20-25°, а при наличии рабочих – 30-34°. Относительно стабильная температура на поверхности выводковых камер обеспечивается уже 8-10 рабочими особями (Fye, Medler, 1954). Кроме инкубирующих особей, тепло также выделяют взрослые личинки 4-го возраста и предкуколки, температура тела которых всегда выше температуры внутри гнезда (Barrow, Pickard, 1985).

**Вентиляция гнезда.** С ростом семьи увеличивается потребность в кислороде для дыхания внутри гнезда. Рабочие особи и самцы поглощают его, очевидно, не меньше, чем матки, в расчете на 1 г веса тела. Например, известно, что 1 самец шмеля весом 220 мг при всех видах активности за 1 ч выделяет 24.5 мл CO<sub>2</sub>, что соответствует поглощению 56.4 мл O<sub>2</sub>/ (г • ч) (Bertsch, 1984). По данным Кэммера и Хэйнича (Kammer, Heinrich, 1978), расходы на метаболические процессы у рабочих шмелей составляют 80-110 мл O<sub>2</sub>/ (г • ч). Расход кислорода в гнезде особенно увеличивается в ночное время, когда в нем находится вся семья.

Для поддержания нормальной жизни колонии часть внутригнездовых рабочих периодически вентилируют гнездо. Такие особи располагаются во входном отверстии или около него и интенсивно машут крыльями, нагнетая свежий воздух в гнездо. При вибрации крыльев генерируются звуки в 2 диапазонах: первый – в области 130-200 Гц и второй – 370-440 Гц (Еськов, 1982). Это явление описал еще Гёдарт в 1667 г. (Goedart, 1667). Он указал, что кроме охраны «королевы» шмели имеют несколько особей, которые рано утром будят остальных, вибрируя крыльями и издавая шум, похожий на барабанную дробь. В дальнейшем таких шмелей начали называть «трубачами». Мнение о трубачах в понимании Гёдарта сохранялось среди биологов до начала XX в., поскольку его подтвердил Хоффер (Hoffer, 1882), также обнаруживший трубачей. Хотя еще в 1868 г. было отмечено (Packard, 1868), что шмели вентилируют гнезда подобно медоносным пчелам.

Кроме улучшения воздухообмена, вентиляция гнезда при необходимости используется и для понижения температуры, препятствуя перегреву развивающегося выводка. Насколько известно, шмели (в отличие от медоносных пчел) не используют эффект испарения воды для понижения температуры в гнезде. Тем не менее они регулируют относительную влажность внутри гнезда, поддерживая ее в среднем на уровне 60-70% при значительном колебании влажности окружающего воздуха (Hasselrot, 1960).

**Регуляция температуры тела у фуражирующих особей.** Шмели способны повышать температуру своего тела в полете, что позволяет им фуражировать даже в прохладную погоду. Так, при колебании температуры воздуха от 2 до 35 °С температура мезосомы летящей особи составляет 3645° (Krog, Zenthen, 1941; Heinrich, 1975). В отличие от периода инкубации, температура метасомы во время полета поднимается слабо и близка к температуре окружающей среды.

Рабочие особи независимо от размеров тела (от 65 до 830 мг) поддерживают одинаковую среднюю температуру тела в полете (Heinrich, Heinrich, 1983). Вместе с тем отмечено (Heinrich, 1975), что небольшие по размерам рабочие особи менее приспособлены к холодной погоде и обычно прекращают летать при температуре ниже 10°, тогда как крупные шмели могут летать при 23°. Возможно, это является одной из причин того, что фуражирами у шмелей становятся более крупные по размерам особи (см. ниже).

## Дифференциация каст и распределение работ

**Кастовая структура семьи.** Первые выводки у шмелей, как правило, состоят из рабочих особей, имеющих недоразвитые оварии и обычно меньшую величину тела, чем у самки-основательницы, ставшей маткой после их отрождения. Особенно большое отличие размеров всех рабочих особей от матки наблюдается у видов, не делающих карманов. Отсутствие промежуточных форм у них связывают с тем, что между личинками нет какойлибо прямой конкуренции за пищу, так как они ее получают индивидуально в примерно одинаковом количестве (Free, Butler, 1959). Тем не менее, например, в колониях не делающего карманов вида *B. lucorum* вес рабочих особей сильно колеблется – от 40 мг до 320 мг, но в то же время никогда не достигает веса маток – 460700 мг (Cumber, 1949a).

У видов, делающих карманы, личинки конкурируют за пищу, отгораживая зоны питания перегородками – неполными тонкими коконами. Некоторые личинки, поэтому, имеют намного больше корма, чем другие, и становятся более крупными, иногда достигающими размеров матки. В результате после отрождения таких особей трудно различить крупных рабочих особей от мелких самок-основательниц, так как они отличаются только физиологически.

С ростом колонии у всех видов шмелей величина тела рабочих особей в среднем увеличивается, становясь максимальной к концу развития семьи, что обычно связывают с лучшим снабжением личинок пищей (Sladen, 1912; Frison, 1928; O.Richards, 1946; Garófalo, 1978, и др.).

**Распределение работ.** Рабочие особи в зависимости от величины своего тела выполняют разную работу в гнезде, на что впервые обратил внимание Ковилл (Coville, 1890). Крупные особи фуражируют и подправляют наружные стенки гнезда, а мелкие, как правило, выполняют работы внутри гнезда. В дальнейшем Камбер (Cumber, 1949a), исследуя размеры тела фуражиров и внутригнездовых, или «домашних», рабочих в нескольких колониях разных видов, обнаружил, что разделение работ, тесно связанное с размерами тела, характерно для рабочих особей в колониях многих, если не всех видов шмелей. Отдельные указания (например: Verlaine, 1934) на отсутствие специализации у рабочих особей *B. lapidarius* и *B. terrestris* в дальнейшем не были подтверждены.

Насколько известно, возраст рабочих особей не имеет значения в распределении между ними работ, за исключением того факта, что после отрождения все особи вначале выполняют работы внутри гнезда, а затем некоторые из них становятся фуражиром. Так, в 1-м выводке рабочих особей *B. lapidarius* фуражиры появляются через 2-3 сут после их отрождения (Sladen, 1912). у *B. pascuorum* наиболее крупные особи начинают фуражировать через 5-6 сут, а мелкие – только через 13-15 сут после отрождения (Brian, 1952; Rouvbeau, 1989).

Среди фуражиров наиболее крупные особи собирают в основном пыльцу, а более мелкие – преимущественно нектар. Некоторые фуражиры одни вылеты совершают за пыльцой, а другие – только за нектаром. Фуражирующие особи *B. pascuorum*, независимо от величины тела, имеют большее число зацепок на задних крыльях, чем внутригнездовые рабочие, что, по мнению Ричардса (O.Richards, 1946), способствует их лучшим лётным качествам.

Распределение работ между рабочими особями происходит даже в очень маленьких колониях, содержащих всего 3-4 рабочих, из которых одна или две особи никогда не покидают гнездо, а другие фуражируют (Free, 1955a). Кроме типичных фуражиров, проводящих большую часть жизни вне гнезда, и внутригнездовых особей, никогда не вылетающих из гнезда, существуют особи с промежуточным поведением. Такие особи по размерам не отличаются от внутригнездовых рабочих, но могут выполнять как фуражировочные, так и «домашние» работы. Фри (Free, 1955a) относит их к классу *неконстантных сборщиц*, периодически переключающихся с одной работы на другую. По его данным, у таких видов, как *B. pascuorum*, *B. terrestris* и *B. sylvarum*, неконстантные сборщицы составляют около 1/3 всех особей гнезда. У *B. morio* особи с промежуточным поведением сначала фуражируют, а затем почти постоянно остаются в гнезде, при этом они составляют всего 1/7 часть семьи (Garófalo, 1978).

Соотношение численности внутригнездовых рабочих и фуражиров существенно отличается у разных видов. Например, в больших колониях *B. pascuorum* 2/3 рабочих особей являются внутригнездовыми, а 1/3 – фуражирами (Brian, 1952). В гнездах *B. morio*, наоборот, только константные фуражиры составляют 72% всех особей (Garófalo, 1978). У *B. terrestris* также наблюдается значительное преобладание фуражиров, тогда как численность внутригнездовых рабочих, не участвующих в сборе пищи, составляет всего около 1/4 всей семьи (Honk, Högeweg, 1981). Фри (Free, 1955a) проделал опыт по удалению константных фуражиров из гнезда. В результате часть типично внутригнездовых рабочих начали фуражировать, а в маленьких колониях к фуражировке приступала даже матка. И наоборот, при удалении внутригнездовых рабочих особей часть фуражиров переходили к выполнению работы в гнезде. Следовательно, рабочие особи могут менять свою квалификацию в зависимости от нужд колонии. Вместе с тем способность рабочих переходить из одной функциональной группы в другую снижается с их возрастом (Doorn, 1988).

**Фуражировка.** В отличие от медоносных пчел у шмелей отсутствует система оповещения о расположении источника взятка, и сборщики фуражируют независимо друг от друга. Вместе с тем отмечено (Шалимов и др., 1980), что пищедобывательная активность шмелей-фуражиров может регулироваться внутренними потребностями семьи. Так, оптимальное для данного момента соотношение белкового (пыльца) и углеводного (нектар) корма в гнезде достигается благодаря индивидуальному инспектированию фуражирами состояния кормовых запасов. Кроме того, предполагается (Free, 1970), что колония какимто образом влияет на выбор растений, из цветков которых фуражиры берут пыльцу.

Внутри гнезда происходит обмен пищей между фуражирующими особями через один из медовых горшочков, используемый не только для складывания корма, но и для питания. Так, в опытах Леконта (Lecomte, 1963) сахарный сироп, меченный Au<sup>198</sup>, при скармливании лишь одному фуражиру *B. hypnorum*, быстро распространился среди семьи и уже через 6 ч был обнаружен у 51% особей. Аналогичный результат получен Шалимовым с соавторами (1980), которые, используя метод маркировки сиропа красителем конго-красным с последующим анализом содержимого медовых зобиков, установили, что с отложенным кормом «знакомятся» в среднем более 6 особей в расчете на один прилет фуражира. Опыты с индивидуальным мечением шмелей выявили, что они имеют определенные фуражировочные территории и маршруты, проявляя константность к отдельным видам растений (Henrich, 1976). Во время обследования растений фуражирующие шмели оставляют запаховые метки на цветках, не

содержащих нектара, чтобы избежать их повторного посещения (Kullenberg, 1973). Такое же поведение отмечено у медоносных пчел (J.Simpson, 1966) и *Xylocopa virginica texana* (Frankie, Vinson, 1977). Однако в опытах с *B. vosnesenskii*, проведенных Кэймероном (Cameron, 1981) на искусственных цветках, был получен противоположный результат. Фуражирующие особи этого вида, наоборот, метили цветки, которые вознаграждали их нектаром. В дальнейшем фуражиры обследовали только помеченные цветки, хотя в них могло уже и не быть нектара, но не посещали цветки, в которых им не удавалось взять нектар ранее. Состав и происхождение вещества, используемого шмелями для таких меток, пока неясен. У медоносных пчел это вещество продуцируется мандибулярными железами и железой Насонова.

**Внутригневная работа.** Внутригневные рабочие занимаются кормлением и инкубацией развивающегося потомства, строительными работами и охраной гнезда. Они изготавливают из воска карманы на выводковых ячейках и дают личинкам нектар (у видов, делающих карманы) или полностью выкармливают их путем отрывивания смеси пыльцы с нектаром (у видов, не делающих карманов). Рабочие шмели увеличивают размеры выводковых камер, добавляя воск и заделывая трещины, которые образуются на стенках камер, растягиваемых растущими личинками. Воск выделяется всеми рабочими особями так же хорошо, как и маткой. В целях экономии строительных материалов шмели счищают воск с выводковых камер, внутри которых личинки уже сплели коконы.

После выхода очередного выплода внутригневные рабочие подравнивают отверстия в пустых коконах, достраивают на них небольшие стенки из воска и используют эти коконы для хранения меда. Виды, не делающие карманов, кроме того, наращивают сверху пустых коконов восковые цилиндры высотой до 7.5 см, предназначенные для хранения пыльцы (Free, Butler, 1959). Медовый горшочек, построенный самкой-основательницей, рабочими особями не используется. У таких видов, как *B. terrestris*, *B. lucorum* и *B. lapidarius*, рабочие сами изготавливают 3 или 4 медовых горшочка из воска (Sladen, 1912). В гнездах этих видов хранилища для меда и пыльцы отчетливо сконцентрированы на одной стороне гнезда, тогда как у *B. pascuorum* и *B. ruderarius* группы таких хранилищ находятся в разных точках гнезда. Первый тип, очевидно, является более прогрессивным, так как облегчает фуражирам складирование и оценку кормовых запасов в колонии.

В отличие от медоносных пчел шмели повторно не используют старые выводковые камеры. Новые камеры обычно строит только матка, при этом некоторые рабочие особи подносят ей воск для работы (Meidell, 1934). У *B. nevadensis*, однако, рабочие иногда сами строят камеры, в которые матка откладывает яйца (Hobbs, 1965a).

С ростом семьи рабочие особи перестраивают гнездо, увеличивая его в объеме. Так, гнездо небольшой колонии не превышает 7.5-10 см в диаметре, а у больших колоний оно достигает 20-22.5 см (Free, Butler, 1959) и, имея вначале форму полусферы, в дальнейшем приобретает вид плоского диска. С выходом потомства в гнезде формируется более или менее постоянный слой коконов, старшие из которых, находящиеся внизу у дна, не используются и частично разрушены. Войтовски (Wójtowski, 1963), рассматривая особенности внутреннего устройства гнезд шмелей, считает, что *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. lapidarius*, *B. hortorum*, *B. hypnorum* и *B. subterraneus* строят очень примитивные гнезда, так как коконы в них расположены хаотично и плохо скреплены между собой. Более высоко организованные строительные инстинкты имеют *B. pascuorum* и *B. ruderarius*: в их гнездах группы коконов сцементированы вместе и образуют довольно регулярную по форме компактную структуру. На наш взгляд, такая архитектура гнезд является не столько продуктом строительных инстинктов взрослых шмелей, сколько в значительной степени результатом деятельности взрослых личинок, изготавливающих коконы, хотя расположение коконов предопределяется особенностями размещения выводковых камер и находящихся в них яиц и личинок.

**Охрана гнезда.** В больших колониях шмелей имеются *сторожа*. Они быстро обследуют прибывших фуражиров антеннами, на которых находятся обонятельные сенсиллы (Fonta, Masson, 1982). Узнавание осуществляется за счет запаха, характерного для членов данной семьи (Hölldobler, Michener, 1980). Кроме того, возвращающиеся фуражиры издают акустические сигналы (Schneider, 1972). Отдельные особи принимают участие в охране гнезда в течение нескольких дней подряд; периоды охраны у них чередуются с периодами фуражировки. Не наблюдается тенденции к выполнению роли сторожа со стороны молодых особей. Обычно они начинают сторожить лишь в возрасте 7 дней (Free, 1957).

Маленькие семьи не имеют постоянных сторожей, однако некоторые особи более склонны к нападению на посторонних, чем другие. Агрессивность таких шмелей, очевидно, связана с относительно высокой степенью развития их овариев. Кроме сторожей в охране гнезда принимают участие и фуражиры, которые атакуют шмелей других видов. Нападают главным образом особи, выходящие из гнезда, а возвращающиеся реже обращают внимание на посторонних (Benest, 1972).

Защищая гнездо, сторожа *B. lapidarius* выделяют секрет мандибулярных желез, содержащий масляную кислоту и 2 кетона с 5-13 атомами углерода, который, очевидно, обладает репеллентным действием для других видов шмелей. В то же время, секрет этих желез у *B. terrestris* используется для маркировки пути фуражиров при входе в гнездо, так как часто в сложных лабиринтах используемых ими нор мышевидных грызунов трудно ориентироваться визуально (Cederberg, 1977).

При охране гнезда разные виды шмелей проявляют неодинаковую степень активности. Среди представителей нашей фауны одними из наиболее агрессивных являются *B. pratorum* (Brian, 1957) и *B. pascuorum* (Free, 1957). Так, при подсадке в гнездо *B. pascuorum* шмелей даже этого же вида, но взятых из других колоний, особи из гнезда нападают и жалят 75% посторонних и 15% атакуют без ужаления (Free, 1957). Очень агрессивным является *B. transversalis* – единственный вид, приспособившийся к жизни в тропическом лесу (Dias, 1958; Moure, Sakagami, 1962).

Интересно поведение при охране гнезда у *B. fervidus*, исследованное Платом (Plath, 1922). Если в гнездо вторгается нарушитель без жала или слабый, то он умерщвляется. Если он силен или с жалом, то рабочие особи ведут себя спокойно. Они окружают пришельца и отгрыгивают на него мед. Обмазанный липким медом «гость» вынужден покинуть гнездо. В гнездах *B. fervidus* не найдено ни одного вида клептопаразитических шмелей *подрода* *Psithyrus*. Аналогичное поведение при охране гнезда в дальнейшем было отмечено у *B. appositus* (Hobbs, 1966b) и *B. griseocollis* (Fuller, Plowright, 1986).

### Поддержание кастовой структуры

**Механизм поддержания кастовой структуры.** Большинство авторов, изучавших возможные механизмы сохранения стерильной касты рабочих особей отмечают, что матка подавляет репродуктивные способности рабочих, препятствуя развитию их овариев. Так, при удалении матки из колонии у рабочих особей сразу начинается развитие овариев, стимулированное ювенильным гормоном, который вырабатывается прилежащими телами (*согрома аллата*). Инъекция ювенильного гормона молодым рабочим особям индуцирует оогенез даже в присутствии матки (P.Röseler, 1977; P.Röseler, Röseler, 1978), но в естественных условиях матка тормозит этот процесс с помощью феромонов-праймеров, действие которых распространяется по нервным путям рабочих особей, снижая активность их прилежащих тел (P.Röseler et al., 1981). Химический состав таких феромонов пока неясен, однако установлено, что у маток *B. terrestris* они входят в состав секрета мандибулярных желез (Honk et al., 1978, 1980; P.Röseler et al., 1981). Так, гомогенизированный экстракт мандибулярной железы матки этого вида инактивирует эндокринную систему рабочих особей, в результате чего процессы оогенеза прекращаются. Кроме того, у *B. terrestris* аналогичный феромон обнаружен и в составе экстрактов поверхности тела матки (P.Röseler et al., 1981), поэтому даже после удаления мандибулярной железы она сохраняет свою доминантность. Аналогичный результат получен и для *B. impatiens* (Pomeroy, 1981; цит. по: Plowright, Laverty, 1984).

Вместе с тем существуют определенные противоречия в данных по воздействию феромонов матки на репродуктивное развитие рабочих особей. **Во-первых**, развитие овариев, как правило, наблюдается лишь у внутригнездовых особей, имеющих постоянный контакт с маткой и, соответственно, подпадающих под ее наибольшее непосредственное влияние (Doorn, Heringa, 1986). **Во-вторых**, считается, что матка легко сдерживает развитие овариев у рабочих особей в небольшой семье. С ростом последней влияние матки прогрессивно ослабевает, и она не в состоянии подавлять рабочих, которые начинают откладывать яйца (Брайен, 1986). В то же время у *B. hypnorum* яйцекладущие рабочие появляются в начале сезона когда семья еще очень маленькая. Матка нападает на них, очевидно, распознавая по запаху или поведению, а позднее она проявляет агрессивность ко всем рабочим особям без разбора (P.Röseler, Röseler, 1977). **В-третьих**, у *B. terrestris*, несмотря на наличие сдублированной системы феромонного контроля (см. выше), скорость развития овариев у рабочих особей в колониях с активной маткой лишь незначительно ниже, чем в колониях, лишенных матки. В результате многие рабочие особи еще 1-го выводка вскоре после отрождения могут иметь достаточно развитые овариумы, но яйца в них резорбируются до тех пор, пока матка не начнет откладывать неоплодотворенные яйца, дающие самцов (Blom, 1986; Duchateau, Velthuis, 1989). Только после этого отдельные рабочие приступают к откладке яиц, что усиливает антагонизм между рабочими и маткой (подробнее см. ниже), вызванный их разными генетическими интересами.

Феромоны, очевидно, могут играть не только определенную роль в подавлении развития овариев, но и служить в качестве указателя способности матки к репродукции потомства, состоящего из самок, что вызывает у рабочих резорбцию яиц.

**Откладка яиц рабочими особями.** Яйцекладущими обычно становятся наиболее крупные по размерам из старших по возрасту внутригнездовых рабочих. Поведение таких особей изменяется задолго до откладки ими яиц. Они концентрируются возле матки и не участвуют в заготовке пищи. По наблюдениям Ван Хонка с соавторами (Honk et al., 1981), когда наиболее активные рабочие *B. terrestris* начинают откладывать яйца, они часто изгоняют матку. Это вероятнее всего, связано с тем, что матка перестает выводить репродуктивных самок и полностью переключается на производство самцов, выкармливание которых противоречит генетическим интересам рабочих особей. Отмечено, что к развитию овариев и откладке яиц более склонны рабочие особи видов, не делающих карманов (Cumber, 1949a), тогда как, например, у делающего карманы вида *B. pascuorum* рабочие особи в некоторых колониях вообще не откладывают яиц до полного распада семьи (Meidell, 1934).

Возраст рабочих особей считается существенным фактором, вызывающим развитие их ovaries (см. например: Honk et al., 1980,1981; P.Röseler et al., 1981). Откладывание яиц обычно осуществляется только внутригнездовыми рабочими, что, очевидно, во многом связано с их большей продолжительностью жизни, чем у фуражиров, которые быстро изнашиваются. Например, фуражиры *B. pascuorum* живут в среднем 20 сут, а отдельные внутригнездовые особи – до 60 сут (Brian, 1952). У *B. morio* средняя продолжительность жизни фуражиров составляет 36.4 сут, а внутригнездовых – 72.6 сут (Garófalo, 1978).

**Уничтожение расплода матки рабочими особями.** Рабочие особи шмелей иногда воруют и поедают яйца, отложенные их маткой. Впервые это явление отметил еще Хубер (Huber, 1802), который считал, что оно вызвано предотвращением производства большего числа расплода, чем его могут выкормить рабочие особи. В дальнейшем Камбер (Cumber, 1949a) также связал уничтожение яиц с регуляцией пропорции численности развивающегося потомства и взрослых особей. Этому противоречат имеющиеся сведения о том, что большая гибель преимагинальных фаз не характерна для начальных этапов развития шмелиной семьи (см. например: Alford, 1974), когда соотношение рабочие/личинки, наоборот, резко сдвинуто в сторону последних. Также представляется необоснованным предположение, высказанное Слэйденом (Släden, 1912), о том, что поедание яиц рабочими особями появилось в результате попыток уничтожить яйца, отложенные шмелями-кукушками.

## Выведение репродуктивного потомства

**Начало выведения половых форм.** Репродуктивные особи начинают выращиваться при достижении семьей определенной стадии развития, обычно после отрождения нескольких партий рабочих особей. Выведение половых форм – это заключительный этап в жизни семьи, после которого она никогда больше не возвращается к производству рабочих особей (Cumber, 1954; Free, Butler, 1959). Такой полный переход дает возможность получить большее число репродуктивных особей по сравнению с выращиванием их смеси с рабочими особями (Macevicz, Oster, 1976; Брайен, 1986), хотя в семьях некоторых видов шмелей, например *B. hortorum*, *B. pascuorum* и *B. ignitus*, сначала появляется смешанный выводок, состоящий из рабочих и самок (Cumber, 1949a; Katayama, 1973). Следует отметить, что не все колонии развиваются до периода выведения репродуктивного потомства. Например, из 80 гнезд, обнаруженных весной Камбером (Cumber, 1953), только 23 успешно развились и вырастили самок.

До настоящего времени неясно, чем определяется начало переключения семьи на выращивание репродуктивных особей. Многие авторы (например: O.Richards, 1946; Cumber, 1949a; Plowright, Jay, 1968; P.Röseler, 1970, и др.) связывают появление развитых самок, которые обычно отличаются от рабочих особей более крупными размерами тела, с прогрессивным увеличением количества корма, получаемого личинками, за счет сдвига соотношения рабочие/личинки в сторону первых. Так, в семьях *B. pascuorum* при выращивании репродуктивных самок на каждую личинку приходится не менее одной рабочей особи (Cumber, 1949a). У *B. hypnorum* самки, имеющие размеры маток, начинают появляться при отношении рабочие/личинки равном 0.56, а когда это отношение достигает 1, все молодые особи имеют такие размеры (P.Röseler, 1970).

Однако размеры тела не всегда являются точным показателем каст. Иногда крупные особи ведут себя как рабочие, тогда как отдельные мелкие особи проявляют поведенческие характеристики репродуктивных самок. Этот факт в некоторых исследованиях, связанных с выяснением особенностей доминантного поведения самок, мог недостаточно приниматься во внимание (Marilleau et al., 1974; T.Allen et al., 1978; Plowright, Lavery, 1984).

Гибель матки, основавшей гнездо, стимулирует рабочих особей к выращиванию из личинок новых репродуктивных самок, которые при этом появляются намного раньше в жизни семьи, чем обычно (Sladen, 1912; Cumber, 1949a; Free, 1955d; Free, Butler, 1959). Изучение физиологии личинок некоторых видов шмелей показало, что образование репродуктивных самок происходит в результате изменения не только количества, но и качества получаемой личинками пищи (P.Röseler, 1970, 1975, 1976, 1981; P.Röseler, Röseler, 1974). Считается, что все оплодотворенные яйца шмелей не имеют кастовой детерминации. Касты формируются за счет эпигенетической регуляции морфогенеза, которая зависит от особенностей питания личинок. Механизм этого процесса еще неясен, однако основную роль в нем сейчас приписывают прилежащим телам. Так, разделение потомства *B. hypnorum* на будущих рабочих особей и репродуктивных самок происходит у личинок 4-го возраста. При этом будущую репродуктивную самку определяет потребление личинкой ювенильного гормона (P.Röseler, Röseler, 1974). У *B. terrestris* такое разделение имеет место уже в течение первых 3.5 сут их жизни. Позднее личинки будущих рабочих особей не могут развиваться в репродуктивных самок при любом питании и даже при введении ювенильного гормона личинкам 4-го возраста (P.Röseler, 1975).

Предполагается, что прилежащие тела обуславливают задержку метаморфоза личинок будущих репродуктивных особей, которые, например у *B. terrestris*, развиваются на 3 сут дольше, чем личинки будущих рабочих особей, очевидно, за счет повышенной концентрации ювенильного гормона (P.Röseler, 1977). Слэйден (Sladen, 1912) и Фрайсон (Frison, 1928) также указали на более длительное развитие личинок будущих репродуктивных самок. Однако в опытах Фри (Free, Butler, 1959) самки и рабочие формы развивались примерно одинаковое время. Правда, следует отметить, что эти исследователи работали с разными видами шмелей.

Плоурайт и Джей (Plowright, Jay, 1968, 1977) считают, что, по крайней мере у *B. perplexus*, *B. terricola*, *B. ternarius* и *B. rufocinctus*, ювенильный гормон не является решающим фактором в образовании полностью развитой самки; касты личинок у этих видов в основном определяются соотношением числа рабочих особей и личинок в гнезде. Так, при искусственном вскармливании личинок *B. rufocinctus*, взятых из колоний, которые уже приступили к выведению репродуктивных самок, установлено, что детерминация каст происходит на последнем этапе развития личинок. Личинки растут тем быстрее, чем чаще их кормят, а при частом получении пищи они выделяют меньше шелка для кокона, что позволяет им расти дальше и развиваться в репродуктивных самок. У личинок, которых кормят редко, выделяется больше шелка и образуется прочный кокон, мешающий их дальнейшему питанию и росту; в результате из них выводятся рабочие особи. Авторы (Plowright, Jay, 1977) делают вывод, что различия в кастах у *B. rufocinctus* определяются частотой кормления, но не качеством пищи.

Этот вывод, на наш взгляд, нуждается в дальнейшей проверке и уточнении. В частности, описанный выше опыт проводился на семье, которая приступила к выведению репродуктивных самок, поэтому не исключено, что для развития личинок в репродуктивных самок уже имелись физиологические предпосылки, которые могли еще только в качестве дополнительного условия требовать усиленного питания.

**Выведение самцов.** Одновременно с репродуктивными самками в семьях шмелей начинают выводиться и самцы, хотя иногда они появляются значительно раньше. Рёзелер (P.Röseler, 1968) отметил, что откладка маткой неоплодотворенных (самцовых) яиц вызывается определенным порогом плотности рабочих особей в семье. Вместе с тем в гнездах *B. terricola*, содержащих, очевидно, здоровых и сильных маток, самцы иногда производились во 2м выводке, т.е. из яиц, отложенных еще перед отрождением 1-й партии рабочих особей (Plowright, Lavery, 1984). В развитых семьях этого вида матки, приступив к откладке неоплодотворенных яиц, не возвращались к выведению самок, даже когда они экспериментально помещались одиночно или с 1-2 молодыми рабочими особями. Таким образом, факторы, определяющие начало откладки неоплодотворенных яиц, начинают действовать очень рано в развитии семьи или генетически закодированы (Plowright, Lavery, 1984).

Большую роль в производстве самцов играют яйцекладущие рабочие. Например, у *B. atratus* такие рабочие производят 80% всех самцов (Zuchi, 1973; цит. по: Sakagami, 1976). За счет наличия яйцекладущих рабочих, соотношение полов, выводимых в семьях шмелей, бывает отчетливо сдвинуто в сторону самцов, как это, например, наблюдается у *B. terricola* и *B. melanopygus* (Owen et al., 1980). В то же время у отдельных видов, в частности у *B. terrestris*, вклад рабочих особей в производство самцов может быть незначителен (De Jonghe, 1986; иные данные см.: Honk et al., 1981a; Blom, 1986; Duchateau, Velthuis, 1989).

**Поведение молодых самок и самцов.** Отродившиеся молодые репродуктивные самки некоторое время помогают семье в кормлении развивающегося потомства и защите гнезда, иногда они также производят воск (Frison, 1928) и участвуют в фуражировке (Sakagami, 1976). При этом многие самки не возвращаются в гнездо уже после первого вылета, обычно происходящего через 28 сут после их отрождения, а другие еще долго продолжают помогать колонии, которая при наличии в достаточном количестве пищи продолжает выведение половых форм до глубокой осени. Но обычно шмелиные семьи распадаются во 2-й половине лета.

Самки копулируют с самцами через 2-3 недели после отрождения (P.Röseler, 1974). В естественных условиях самки большинства изученных видов (*B. hortorum*, *B. humilis*, *B. lapidarius*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. sylvarum*, *B. terrestris* и др.), как правило, спариваются только один раз, за исключением *B. atratus* и *B. hypnorum*, самки которых копулируют до 3 раз (Garófalo et al., 1986; P.Röseler, 1973). В искусственных условиях отмечено многократное спаривание самок *B. terrestris* (De Jonghe, 1982), а у *B. hypnorum* оно достигало 9 раз (P.Röseler, 1967).

Отродившиеся самцы не выполняют никаких работ внутри гнезда, кроме помощи в инкубации потомства (Cameron, 1985), и вскоре (через 3-5 дней) покидают гнездо. Они проводят свою жизнь, которая длится до 1 месяца, открыто вне гнезда, ночуя на растениях. Брачное поведение самцов отличается у разных видов. Так, самцы *B. distinguendus*, *B. ruderarius*, *B. subterraneus* и *B. fervidus* караулят самок у входа в гнездо и копулируют с вылетающими самками (Вовейков, 1954; Free, Butler, 1959; Hobbs, 1966b). *По нашим наблюдениям, такое же поведение самцов характерно и для B. armeniacus.* Самцы *B. hortorum*, *B. lapidarius*, *B. lucorum* и *B. terrestris* имеют определенные маршруты полетов с остановками в одних и тех же точках (Haas, 1949, 1967; Вовейков, 1954; Stein, 1963; Svensson, 1979a, 1979b). При этом в маршруты *B. humilis*, *B. pomorum* и *B. ruderarius* входят гнезда их видов, как одна из остановочных точек (Haas, 1967). Самцы *B. confusus*, *B. griseocollis*, *B. nevadensis* и некоторых других видов метят определенные территории, которые они охраняют от вторжения других самцов (Plath, 1934; Hobbs, 1965a; Schremmer, 1972; Alcock, Alcock, 1983).

В качестве меток самцы используют секреторные вещества, выделяемые мандибулярными (Calam, 1969) или лабиальными железами (Bergström et al., 1968, 1981, 1985; Bergström, 1975). Исследованиями секретов лабиальных желез у 18 видов шмелей обнаружено 13 компонентов мевалогенинов и 29 компонентов ацетогенинов, при этом каждый вид имеет свой набор компонентов. Например, у самцов *B. terrestris* выделены следующие компоненты: 2,3дигидробтрансфарнезол; 2,3дигидрофарнезим ацетат; геранилцитронеллол; гексадеканол; этилдеконоат; этилтетрадеконоат (Bergström et al., 1981). У самцов *B. sylvarum* основными компонентами лабиальных желез являются 7-гексадецинилацетат (65%) и 7-гексадецинол (Bergström et al., 1985). Все эти летучие компоненты, очевидно, используются для мечения охраняемых территорий и одновременно являются половыми феромонами, привлекающими самок к копулированию.

Видоспецифичность феромонов самцов обеспечивает изоляцию, препятствующую межвидовому скрещиванию (Blum, 1981), хотя состав феромонов может отличаться и у подвидов, например у *B. monticola* (Bergström, Svensson, 1973), и даже у разных форм одного вида, например у *B. lucorum* (Bergström et al., 1981) (здесь, очевидно, речь идет все таки о разных видах – *B. lucorum*, *B. cryptarum* и *B. magnus*, которые до недавнего времени многими исследователями смешивались в один сборный таксон *B. lucorum* см. [Williams et al., 2012]). Кроме того, самцы видов, имеющих сходное строение гениталий, занимают для патрулирования территорий разные ярусы растительности или разные подзоны обитания (Svensson, 1979a; Bergström et al., 1981).

### Распад семьи и перезимовка самок

**Размеры семьи.** В средних широтах численность шмелиной семьи невелика, хотя и отличается у разных видов. Обычно она не превышает 100200 развитых особей (Малышев, 1963). В отдельных случаях, например у *B. sylvarum*, семья достигает 600 особей (Hoffer, 1882). Ньюман (Newman, 1851) описал гнездо (отнесенное им к *B. terrestris*), которое имело 800 рабочих особей [согласно Смитту (F. Smith, 1851), гнездо принадлежало *B. lucorum*]. Прослеживается зависимость величины семей как от географической широты, так и от фенологических особенностей отдельных видов. Так, по наблюдениям Ричардса (K. Richards, 1975; цит. по: Plowright, Laverty, 1984), позднее вылетающие виды имеют тенденцию к выведению большого числа рабочих особей в 1-м расплоде и производят намного меньше полового потомства, чем более рано вылетающие виды.

Тропические виды шмелей характеризуются выведением малого числа особей в каждом выводке, но за счет более длительного существования семьи производят намного больше особей, чем виды в других районах. Так, самые крупные семьи шмелей обнаружены в Мексике, где одно гнездо *B. medius* содержало 2183 особи (Michener, LaBerge, 1954), и в экваториальной Бразилии, где в одной семье *B. transversalis* вывелось 3056 особей (Dias, 1958). Напротив, в условиях Арктики самки шмелей обычно выращивают всего одну партию рабочих особей перед выведением половых форм. Интересно, что даже при благоприятных условиях жизни в более южных районах у северного вида *B. balteatus* производится только один выводок рабочих особей (Hasselrot, 1960). Имевшиеся ранее многочисленные указания, широко вошедшие в научную и популярную литературу (SparreSchneider, 1906; Friese, 1923; Малышев, 1931; Downes, 1965; Осичнюк, 1970, и др.), о том, что отсутствие рабочих форм у *B. hyperboreus* является адаптацией к жизни в Арктике, где он ведет одиночный образ жизни, оказались ошибочными. Этот вид узурпирует гнезда других видов шмелей: *B. arcticus* (= *Bombus polaris* Curtis) (Milliron, Olivier, 1966), *B. jonellus* (Bergwall, 1970) и *B. polaris* (Pape, 1983). *B. hyperboreus* является факультативным клептопаразитом, так как в отдельных случаях, и особенно в более южных районах, у него наблюдаются касты рабочих особей (Enwald, 1881; Скориков, 1937; Elfving, 1960; Løken, 1973).

**Сезонные ритмы активности.** В умеренной зоне большинство видов шмелей выращивает только 1 репродуктивную генерацию, которая появляется ближе к концу сезона. По данным Мейделла (Meidell, 1968), *B. jonellus* в Норвегии имеет 2 генерации; в середине июля молодые самки копулируют с самцами и основывают новые гнезда. Такое поведение иногда наблюдается и у других видов, например у *B. bifarius*, *B. frigidus*, *B. hortorum* и *B. pratorum* (Hobbs, 1967; Plowright, 1967; Douglas, 1973; Alford, 1975). Лемензик и Штайн (Lehmensick, Stein, 1958) обнаружили в верхнем изолированном отделении улья медоносных пчел полигинное гнездо *B. hypnorum*, содержащее 30 молодых самок, 10 самцов и небольшое количество мелких рабочих особей, которые не участвовали ни в строительстве гнезда, ни в уходе за потомством, ни в фуражировке. Все эти работы выполняли молодые оплодотворенные самки. В гнезде находился многочисленный свежий расплод, но матки, основавшей колонию, не было.

При содержании *B. hypnorum* в лабораторных условиях постройка гнезд и откладка яиц происходит без диапаузы и в зимние месяцы. В результате получено 5 последовательных поколений (Horber, 1961). Для *B. terrestris* в искусственных условиях также достигнута закладка нового гнезда зимой (Döttlinger, 1967). В опытах Рёзелера (P.Röseler, 1976, 1977) молодые репродуктивные самки шмеля подвергались действию ювенильного гормона, в результате чего у них индуцировался оогенез и через несколько дней самки начинали откладывать яйца без диапаузы. Установлено, что кратковременная наркотизация углекислым газом молодых самок шмелей способствует более интенсивному созреванию яиц (Боднарчук, 1982). В дальнейшем это подтвердилось и другими исследователями (P.Röseler, Röseler, 1984; P.Röseler, 1985), в частности предложено использование метода наркотизации CO<sub>2</sub> для круглогодичного разведения *B. terrestris* в искусственных условиях. Так, после 2кратной наркотизации молодых самок *B. terrestris* по 30 мин в течение 2 сут подряд, они через 1 неделю начинают откладывать яйца (P.Röseler, 1985).

Таким образом, диапауза у этих видов не облигатная. Предполагается, что на юге Франции развитие самок *B. terrestris* идет без диапаузы; гнезда они основывают не только весной, но и осенью, выводя потомство зимой. Так, в январе была отмечена 1 репродуктивная самка, 29 самцов и 130 рабочих особей (Rasmont, 1984).

Тропические виды шмелей вообще не имеют сезонной ритмики, так как молодые самки и самцы у них могут появляться в любое время года. Правда, круглогодичный лёт репродуктивных особей достоверно установлен только для *B. rufipes* на о. Ява (Michener, Amir, 1977). Семьи тропических видов обычно основываются одиночными самками (Sakagami et al., 1967; Michener, Amir, 1977), однако для *B. rufipes* и *B. atratus* отмечены и полигинные гнезда, которые у последнего вида получились в результате роения (Garófalo, 1974; цит. по: Plowright, Laverty, 1984). Теоретически не исключено и моногинное роение у *B. atratus* (Sakagami, 1976).

**Перезимовка самок.** После оплодотворения молодые самки приступают к поиску мест зимовки. Хотя в этот период они могут продолжать возвращаться на время в материнское гнездо (Prÿs-Jones, Corbet, 1987). Отмечено, что температура окружающего воздуха не является единственным фактором вступления в перезимовку. Так, самки *B. pratorum* начинают устраиваться на зимовку еще в июле, а самки *B. lapidarius* – в сентябре. Кроме межвидовых существуют и индивидуальные отличия в сроках начала зимовки. Например, в то время, когда одни самки *B. terrestris* активно выполняли обязанности рабочих особей, другие уже искали зимние убежища (Haeseler, 1974).

Самки зимуют во мху, в торфе, под лесной подстилкой, в компосте из сухих листьев, в супесчаных обрывах и в других укрытиях, обычно устраивая небольшие сферические или овалоидные полости на глубине от 515 см (на юге Англии; Alford, 1969) до 1020 см (в Ленинградской обл.; Вовейков, 1954). Входы в полости они закрывают землей. В основном самки подбирают места на склонах северной или северозападной экспозиций, которые не прогреваются зимой солнцем и не провоцируют преждевременный вылет (Alford, 1975). Также отмечена перезимовка самок и над землей – в полостях каменных стен (Skovgaard, 1936), а самки *B. hypnorum* и *B. terrestris* были обнаружены в гнилой древесине (Ткалцū, 1960; Pawlikowski, 1984). Весь период зимовки самки проводят стоя на согнутых ногах, не касаясь стенок полости (Вовейков, 1954; Alford, 1975), или лежа на спине (Alford, 1971).

С наступлением холодов в теле шмелей гликогены преобразуются в глицерол, который служит в качестве антифриза при низких температурах (Alford, 1975). Кроме того, перед началом зимовки в теле самок резко возрастает содержание резервных липидов. Например, у *B. pratorum* и *B. hypnorum* оно увеличивается с 1.8-2.25% до 6-8%. Затем в 1-й части зимовки в течение 17 недель происходит максимальное накопление (до 12.3%) резервных липидов на основе, очевидно, их синтеза из углеводов. Во 2-й части зимовки липиды расходуются: перед вылетом их содержание падает до 1.6-1.25% (Marilleau et al., 1974).

В период зимовки за счет расхода липидов вес самок уменьшается. Например, у *B. terrestris* он падает с 400-1000 мг до 300-900 мг (Holm, 1972). Величина потери веса и выживаемость самок зависят от уровня влажности мест зимовки. При повышенной влажности выживаемость выше, в связи с чем они предпочитают места с влажностью не ниже 50% (Pouvreau, 1970a). Однако, по данным Алфорда (Alford, 1969), шмели обычно зимуют в сухих местах. Вместе с тем, независимо от влажности выживаемость самок *B. pascuorum*, *B. terrestris* и некоторых других видов при 0 °C выше, чем при +4 °C. Смертность самок выше в начале зимовки, чем в ее конце. Так, у *B. terrestris* наибольшая смертность (12%) наблюдается в ноябре (Pouvreau, 1970a).

Отмечены случаи перезимовки неоплодотворенных самок, некоторые из них, возможно, являлись рабочими особями (Cumber, 1953; Milliron, 1967). В частности, среди зимующих самок *B. fervidus* встречались особи без спермы в сперматеках. Предполагается, что это явление нельзя считать необычным для большинства видов, имеющих зимнюю диапаузу (Milliron, 1967), однако поведение таких особей после перезимовки еще не изучено.

**Замена самок и захват гнезд другими видами шмелей.** Самки многих видов шмелей имеют паразитические тенденции, проявляющиеся в захвате готовых гнезд своего или других видов шмелей. Обычно захват гнезд своего вида происходит в неблагоприятные годы, когда крупные по размерам самки не могут сами вырастить расплод или вообще не основывают своих гнезд. Такие самки находят готовые гнезда и выжидают появления первых рабочих особей, после чего выгоняют или убивают более мелкую самку-основательницу.

Чрезмерно большое значение захвату чужих гнезд придавал Вовейков (1954), считавший такое поведение постоянным и чуть ли не обязательным для нормального формирования шмелиной семьи. Более строгую количественную оценку этого явления привел Ричардс (K.Richards, 1975; цит. по: Plowright, Laverty, 1984), отметивший, что из исследованных им 708 гнезд разных видов шмелей в Канаде, только примерно 10% узурпировались другими самками.

Самок, склонных к паразитизму, больше среди вылетающих в более поздние сроки (Free, Butler, 1959). Летая в поисках мест гнездования, они находят уже готовые гнезда и захватывают их. Иногда происходит несколько последовательных смен маток в одном гнезде. Так, Слэйден (Sladen, 1912) обнаружил в одном гнезде остатки не менее 20 мертвых самок. Обычно самки вторгаются только в гнезда морфологически и биологически близких видов шмелей. Например, *B. terrestris* паразитирует в гнездах *B. lucorum*, а *B. hortorum* – в гнездах *B. hypnorum* (Купчикова, 1959), *B. equestris* (речь идет о *B. veteranus* F.), однако, захватывает гнезда многих других видов: *B. humilis*, *B. ruderarius*, *B. sylvarum* и др. (Вовейков, 1954). Самки *B. lapidarius* изгоняются самками только своего вида, и сами никогда не встречаются в гнездах других видов.

Как отмечалось выше, *B. hyperboreus* на Крайнем Севере почти постоянно ведет себя как клептопаразит других видов и практически не производит рабочих особей. Так, в Канадской национальной коллекции среди примерно 100 самок находилось всего 2 рабочих особи *B. hyperboreus* (Downes, 1962). Из тысяч собранных особей *B. inexpectatus*, обитающего в Альпах, на высоте 1181- 2100 м, нет ни одной «рабочей». Предполагается, что он ведет себя как клептопаразит *B. ruderatus*. У *B. inexpectatus* отсутствуют восковые железы и недоразвит пылесобирающий аппарат (Yarrow, 1970).

**Шмели-кукушки.** Облигатными клептопаразитами шмелей являются виды подрода *Psithyrus*, которые вообще не имеют каст рабочих особей, а у самок отсутствует пыльцесобирательный аппарат. Шмели-кукушки по окраске опушения часто очень похожи на своих хозяев. Разные виды пситиров имеют неодинаковую степень специализации на определенных хозяевах. Слэйден (Sladen, 1912) высказал предположение, что шмели-кукушки делятся на виды, приспособленные к делающим или не делающим карманы видам шмелей. И действительно, наиболее специализированные виды пситиров, как правило, имеют одного или двух близкородственных хозяев со сходной биологией. Например, *B. (Psithyrus) bohemicus* отмечен лишь в гнездах *B. lucorum*, *B. (Psithyrus) vestalis* – у *B. terrestris*, *B. (Psithyrus) ashtoni* встречается только в гнездах *B. (Bombus) affinis* и *B. (Bombus) terricola* (Fisher, 1983b).

Некоторые виды, например *B. (Psithyrus) maxillosus* (= *B. barbutellus*) и *B. (Psithyrus) silvestris*, хотя и отмечены в гнездах представителей разных подродов [использована подродовая классификация, предложенная Ричардсом (O.Richards, 1968)], однако первый вид имеет в качестве хозяев только шмелей, делающих карманы: *B. (Thoracobombus) ruderarius*, *B. (Megabombus) argillaceus*, *B. (Subterraneobombus) subterraneus*; а второй – не делающих карманы: *B. (Pyrobombus) pratorum*, *B. (Pyrobombus) jonellus*, *B. (Kalobombus) soroensis*. Вместе с тем, многие представители подрода *Psithyrus* (например *B. (Psithyrus) rupestris*, *B. (Psithyrus) campestris*, *B. (Psithyrus) barbutellus*, *B. (Psithyrus) quadricolor*) могут паразитировать в гнездах разных видов шмелей, независимо от того, делают они карманы или нет.

Как было указано выше, репродуктивное потомство у большинства видов шмелей кормится отрыгиваемой смесью пыльцы с нектаром даже у тех представителей, которые изготавливают карманы на камерах с расплодом рабочих особей. Поэтому возможность паразитирования этими шмелями-кукушками у биологически разных хозяев, на наш взгляд, связана с тем, что их потомство выкармливается рабочими особями хозяина таким же образом, как если бы это было репродуктивное потомство матки, основавшей гнездо.

При поиске гнезд хозяина пситиры могут использовать запаховые стимулы. Так, *B. (Psithyrus) rupestris* движется по запаховому следу, оставляемому рабочими особями *B. lapidarius* (Cederberg, 1977). Эти следовые феромоны служат для пситира хорошим ориентиром: в лабораторных условиях самка *B. (Psithyrus) rupestris* отличала запах *B. lapidarius* от запахов других 6 видов шмелей, которые не являются ее хозяевами (Cederberg, 1983). *B. (Psithyrus) ashtoni* также хорошо отличает запах гнезд своего хозяина от запахов других видов шмелей, но не различает запахи своих двух хозяев: *B. affinis* и *B. terricola* (Fisher, 1983b); правда, этот пситир обычно ищет гнезда еще до отрождения 1-й партии рабочих особей и поэтому не может использовать пахучие метки, оставляемые рабочими особями.

Некоторые другие виды *Psithyrus*, например *B. (Psithyrus) campestris*, не используют запаховые стимулы в качестве первичного фактора при определении входа в гнездо хозяина, в частности *B. soroensis* (Schousboe, 1981). Возможно, это связано с тем, что данный вид шмеля-кукушки имеет очень широкий спектр хозяев – отмечен в гнездах 7 видов шмелей (Pouvreau, 1973), относящихся к 4 под родам, среди которых лишь *B. soroensis* не делает карманов.

У наименее специализированных видов шмелей-кукушек, паразитирующих у многих хозяев, поселение в гнезда сопровождается схваткой с рабочими особями, многие из которых в результате погибают. При этом самка пситира убивает и матку шмеля.

Более специализированные виды пситиров обычно избегают агрессивного поведения по отношению к ним со стороны рабочих особей и, более того, могут даже сосуществовать с маткой, основавшей гнездо, самки таких видов шмелей-кукушек, как правило, вселяются в молодые гнезда шмелей с небольшим числом рабочих особей или же еще до отрождения 1-го выводка рабочих, проникая в гнездо в период отсутствия хозяйки. Забравшись в гнездо, они на некоторое время прячутся в гнездовом материале или между коконами развивающегося выводка. При этом самка пситира приобретает гнездовой запах, что в дальнейшем способствует ее спокойному существованию внутри гнезда хозяина (Pouvreau, 1973). В первый период самка шмеля-кукушки к яйцекладке не приступает, а живет совместно с маткой-хозяйкой. Только после появления 2-го выводка рабочих особей, способных поддерживать более стабильную температуру в гнезде и обеспечить семью достаточным количеством корма, самка шмеля-кукушки выгоняет или убивает хозяйку и приступает к откладке яиц (Вовейков, 1954).

Начав откладывать свои яйца, самка пситира уничтожает яйца и личинок хозяина, после чего самостоятельно строит новые восковые ячейки, используя воск и пыльцу из ячеек хозяина (Prÿs-Jones, Corbet, 1987). Самки шмелей-кукушек не принимают никакого участия в уходе за потомством: ни в инкубации, ни в кормлении, ни в фуражировке. Подобно матке хозяина, самка *B. (Psithyrus) ashtoni* подавляет развитие яичников у рабочих особей *B. affinis* (Fisher, 1983a). С другой стороны, самки *B. (Psithyrus) vestalis*, специализирующиеся на паразитировании в гнездах *B. terrestris*, не выделяют феромон, подавляющий развитие яичников у рабочих особей, которые откладывают яйца (Honk et al., 1981b).

В целом биология шмелей-кукушек изучена еще слабо, хотя представляет большой интерес как с точки зрения происхождения и эволюции социального клептопаразитизма, так и вообще развития социальной жизни у перепончатокрылых насекомых. В частности, сам факт выращивания рабочими особями шмелей потомства клептопаразитов в определенной степени противоречит генетической теории происхождения социальности у насекомых, предложенной Гамильтоном.

# Методы сбора и обработки полевого материала

## Сбор материала в поле

Шмели, как и большинство пчел питаются и выкармливают свое потомство пыльцой и нектаром высших растений. Поэтому искать их нужно в местах с обильно цветущей растительностью. При этом целесообразно делать не простые фаунистические сборы, а проводить учеты численности (отлов на определенной площади (трансекте) за определенный промежуток времени), стараясь располагать учетные площадки во всех возможных ландшафтно-биотопических образованиях конкретной местности.

Для учета численности пчел и шмелей в частности предложены различные методики [Попов, 1950; Песенко, 1972a]. Мной используется модифицированный метод Ю.А. Песенко: индивидуальный отлов стандартным энтомологическим сачком на площадках 2 x 100 м в течение 20 мин. Песенко [1972a] предлагает трансект — 2 x 100 м, время учета — 10 мин, способ учета — индивидуальный отлов энтомологическим сачком. Основная трудность с которой мы столкнулись в процессе ее апробации — многие учеты оказываются нулевыми, при том что зачастую вне трансекта шмели заметно активны. Вероятно, данная картина вполне закономерна, так как данная методика разработана для учета всех пчел, а не отдельных их групп и преимущественно на полях энтомофильных культур. Увеличение учетного времени позволяет решить эту проблему. Кроме того, повышаются шансы зарегистрировать редкие и малочисленные виды. Размер учетных площадок остается тем же, так как это предоставляет больше возможностей для соблюдения их внутренней однородности (например по представленности определенного кормового растения). Последнее в значительной мере облегчает разделение и последующий анализ материала. Учеты на крупных кустарниках (например *Caragana arborescens*) и деревьях (*Salix sp.*) рекомендуется проводить на двух соседних цветущих растениях по 10 мин на каждом. Получаемые с помощью такого метода данные хорошо интерпретируются, что, очевидно, указывает на его адекватность.

Замаривание отловленных насекомых производят в морилках, заправленных либо смоченными в этилацетате ватными шариками, либо кусочками вымоченного в эфире резинового жгута. Следует при себе иметь не менее четырех предварительно пронумерованных морилок. В последствии пчелы, либо раскалываются на булавки, либо хранятся на ватных матрасиках. Гениталии у самцов рекомендую вычленять сразу, пока материал свежий и податливый, это избавит от необходимости их в последствии размачивать.

## Анализ полученных данных

Основой сколько-нибудь надежных выводов о той или иной стороне биологии вида является его точная видовая идентификация. Как в случае со многими пчелами, определение видовой принадлежности шмелей — довольно непростая и трудоемкая задача. Тем не менее, если ее не решить, все дальнейшие манипуляции бессмысленны. В настоящем пособии приведен иллюстрированный ключ для определения видов шмелей Новосибирской области. В предисловии к ключу (см. ниже) также даны ссылки на другие ресурсы, которые помогут разобраться в случае возникновения трудностей.

Для данных учетов предварительно следует произвести их усреднение с последующим пересчетом на один час (особь/ч). Таким образом, будут во-многом устранены различия в объеме выборок. Так как трансекты имеют ограниченные размеры и закладываются (в соответствии с рекомендациями) на участках с цветущей растительностью, то полученные значения могут быть использованы как оценки плотности, т. е. их можно понимать как некое среднее количество особей, которое посещает каждый участок определенной площади за один час.

Существует множество программных пакетов, которые призваны помочь проанализировать полученные данные. Однако, такие мощные статистические пакеты как Statistica, SAS, SPSS весьма дорогостоящие и во-многих случаях оказываются не доступными. Среди предлагаемого свободно-распространяемого программного обеспечения следует отметить продукт [PAST \(PAlaeontological Statistics\)](#). Этот продукт включает в себя весьма обширный набор функционалов, который позволяет решать очень многие задачи. Основным достоинством этого продукта (помимо бесплатности и функциональности) является изначальная направленность на биологические исследования. В частности, в готовом виде предоставляется возможность расчета почти всех основных индексов общности и разнообразия, что безусловно очень удобно. Именно на примере использования этой программы далее будут проиллюстрированы некоторые возможности анализа данных.

# Анализ полученных данных

## Диалоговое окно PAST

The screenshot shows the PAST software interface. At the top is a blue title bar with the PAST logo and name. Below it is a menu bar with options: File, Edit, Transform, Plot, Statistics, Multivar, Model, Diversity, Time, Geomet, Strat, Cladistics, Script. Underneath the menu bar is a toolbar with icons for file operations (open, save, print) and editing (undo, redo, copy, paste). To the right of the toolbar are three checkboxes: 'Edit mode' (checked), 'Edit labels' (unchecked), and 'Square mode' (unchecked). The main area is a spreadsheet grid with columns labeled A through I and rows numbered 1 through 13. The grid is currently empty.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1									
2									
3									
4									
5									
6									
7									
8									
9									
10									
11									
12									
13									

Интерфейс [PAST](#) выполнен в привычном табличном виде, когда данные могут быть организованы в строках и столбцах.

Чтобы вставить значение в ячейку, необходимо сделать по ней клик левой клавишей мыши. Навигация по ячейкам осуществляется с помощью клавиш-стрелок с клавиатуры. Если убрать галочку "Edit mode", то изменение значений в ячейках станет не доступно. Функция полезна, чтобы предотвратить случайное изменение данных, когда они уже полностью забиты, и идет их анализ.

Программа совместима с Excel MS Office и Calc (Open и Libre Office). Поэтому легко можно перенести уже организованные данные из этих офисных приложений, используя "copy-past" (ctrl+c — ctrl+v). Выделение необходимого диапазона ячеек в PAST идет прижатой клавише Shift. Я предпочитаю проводить предварительную организацию данных и хранение первичных массивов в таблицах Excel и Calc. Это удобнее, т.к. в них больше возможностей для визуального редактирования (выделение цветом, разбивка на подтаблицы и т. д.).

Подробно на функционале PAST позволю себе не останавливаться, т.к. разработчики позаботились о составлении очень хорошего руководства, которое вместе с программой всегда можно скачать с их сайта [СКАЧАТЬ](#). Также предполагается, что читатель знаком с базовыми понятиями статистического анализа.

# Анализ полученных данных

## Базовые статистики

The screenshot shows a software window titled 'Untitled' with a menu bar (File, Edit, Transform, Plot, Statistics, Multivar, Model, Diversity, Time, Geomet, Strat) and a toolbar. A data table is displayed with columns A and B. A 'Univariate statistics' dialog box is open, showing the following data:

	A	B
N	17	17
Min	0,0023	0,09375
Max	0,3705	15,28125
Sum	0,9999	41,25
Mean	0,05881765	2,426471
Std. error	0,0260849	1,075921
Variance	0,01156718	19,67931
Stand. dev	0,1075508	4,436137
Median	0,0121	0,5
25 prntil	0,003	0,125
75 prntil	0,0477	1,96875
Skewness	2,180141	2,179799
Kurtosis	4,024947	4,023065
Geom. mean	0,01472415	0,6075717
Coeff. var	182,8547	182,8226

The dialog box also features a toolbar at the bottom with icons for print (black arrow) and copy (red arrow).

Для быстрого расчета базовых статистик (среднее значение, стандартная ошибка, стандартное отклонение и др.) выделите нужную область (значения обилия видов или морфометрических показателей (и т. д.) вносятся построчно, а колонки — это пункты сборов или конкретные особи (и т. д.)). Перейдите во вкладку **Statistics** и в выпадающем меню выберите *Univariate*.

Полученные данные можно распечатать (синяя стрелка) или скопировать (черная стрелка).

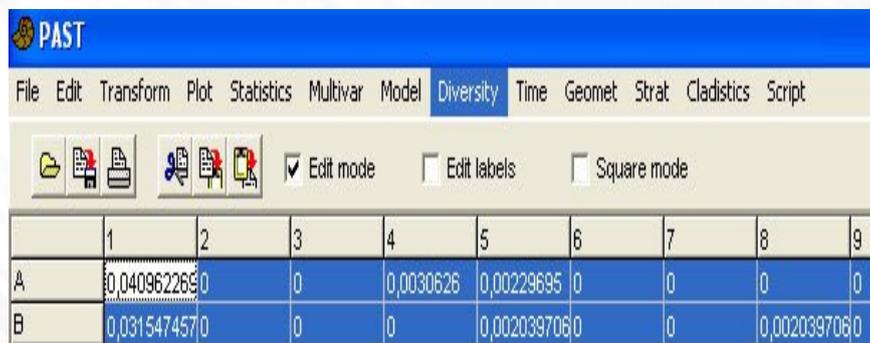
*Базовые статистики для двух выборок*

## Анализ полученных данных

### Оценка сходства фаунистических списков и выборок с данными об обилии

Для оценки сходства усредненные и выраженные как число особей в час данные, следует выразить в долях от общего обилия. Это нужно для того, чтобы нивелировать различия в конкретных показателях численности между разными участками и сосредоточиться на структурных особенностях имеющихся выборок. Мы как бы избавляем себя от необходимости отвечать на дополнительный вопрос — "почему здесь шмелей много, а там мало?", и направляем свои усилия на выявление закономерностей относительного обилия видов в изучаемых таксоценах.

Для оценки общности анализируемых выборок в PAST следует выделить необходимую область (рисунок) перейти на вкладку *Statistics* и из выпадающего меню выбрать *Similarity and distance indices* (рис. а). По умолчанию PAST посчитает евклидово расстояние, но вы можете выбрать любой другой из 23 индексов, на [рис. б](#) выбран индекс Брея-Кертиса.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9
A	0,0409622690	0	0	0,0030626	0,00229695	0	0	0	0
B	0,0315474570	0	0	0	0,0020397060	0	0	0,0020397060	0

*На рисунке показан пример выделения области для анализа двух выборок*

**!!!** В PAST при анализе общности места сборов (биотопы, географические привязки) — должны быть привязаны к строкам, а в колонках отображаются показатели обилия видов. Если вы ведете морфологические исследования, то тогда строки — это виды, а в колонках должны отображаться признаки.

Следует ввести общий список всех видов из всех выборок, т. е. это нормально, что в части ячеек будут нулевые значения.

## Оценка сходства фаунистических списков и выборок с данными об обилии

**PAST**

File Edit Transform Plot **Statistics** Multivar Model Diversity Time Geomet Strat Cladistics Script

Univariate  
**Similarity and distance indices**  
 Correlation table  
 Var-covar  
 F and T tests (two samples)  
 F and T from parameters  
 T test (one sample)  
 Paired tests (t, sign, Wilcoxon)  
 Normality tests  
 Chi<sup>2</sup>  
 Coefficient of variation (two samples)  
 Mann-Whitney (two samples)  
 Kolmogorov-Smirnov (two samples)  
 Rank/ordinal correlation  
 Contingency table  
 One-way ANOVA  
 Two-way ANOVA  
 Two-way ANOVA without replication  
 Kruskal-Wallis  
 Friedman  
 One-way ANCOVA  
 Genetic sequence stats  
 Survival analysis  
 Risk/odds  
 Combine errors

1 2  
 A 0,040962269 0  
 B 0,031547457 0

6 7 8  
 95 0 0 0  
 706 0 0 0,002039

Square mode

**a**

Вкладка *Statistics*

**Similarity and distance indices**

	A	B
A	1	0,73909
B	0,73909	1

Index

- Gower
- Euclidean
- Mahalanobis
- Geographical
- Correlation
- Rho
- Dice
- Jaccard
- Kulczynski
- Ochiai
- Simpson
- Bray-Curtis**
- Cosine
- Morisita
- Raup-Crick
- Horn
- Hamming
- Chord
- Manhattan
- Jukes-Cantor
- Kimura
- Tajima-Nei
- Mixed

**b**

Диалоговое окно выбора меры  
расстояния

## Классификация фаунистических списков и выборок с данными об обилии

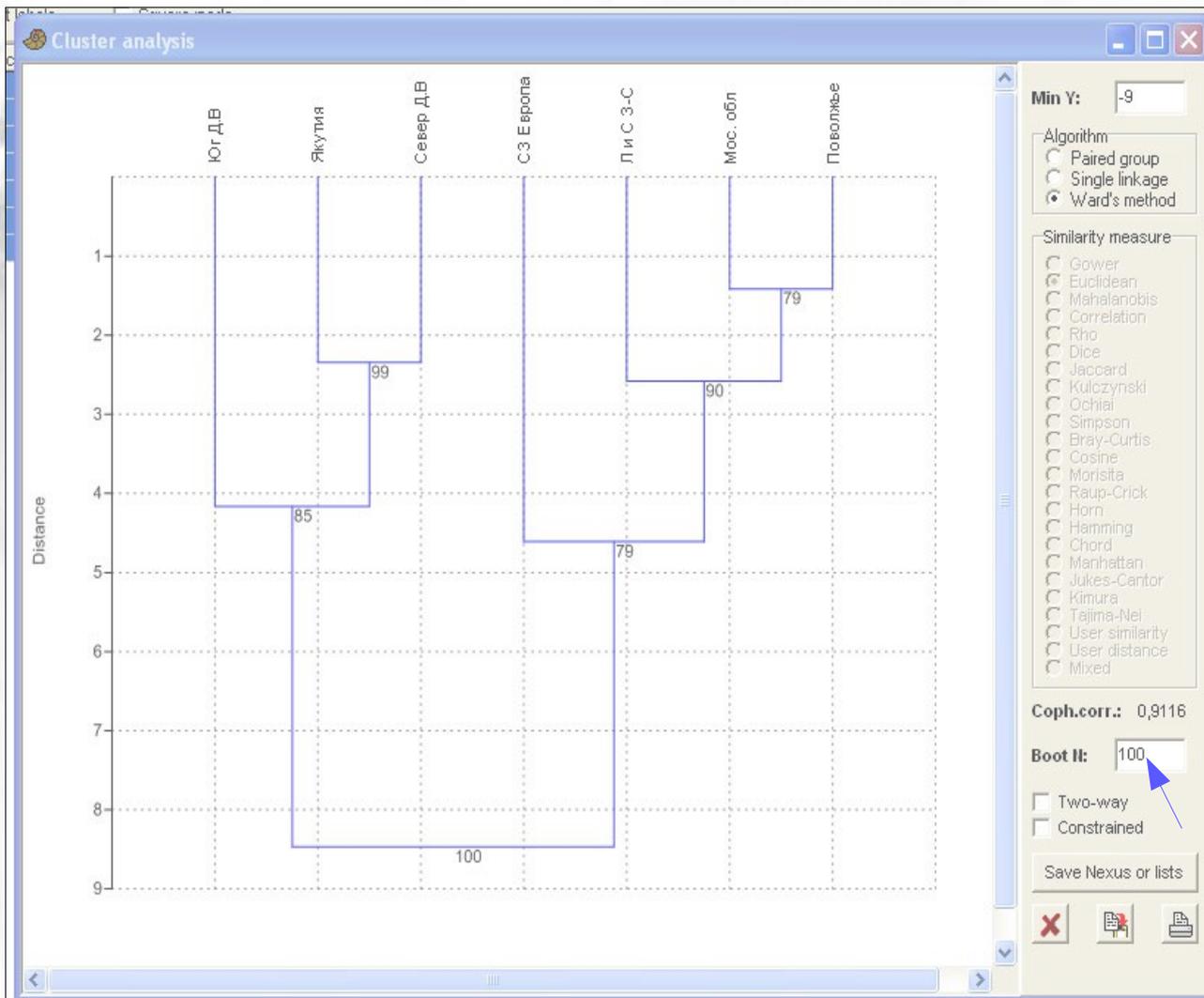
Непосредственно оценки общности редко используются при анализе данных, обычно они рассчитываются для построения классификации исследуемых объектов (например, особей, популяций или сообществ).

Одним из популярных методов классификации является кластерный анализ. В PAST реализованы несколько его разновидностей (вкладка *Multivar*). В отдельные закладки вынесены метод k-средних (*k-means clustering*) и метод ближайших соседей (*Neighbor joining*). Наиболее популярные в биоценологии методы кластеризации, дающие на выходе так называемые дендрограммы, объединены в закладке *Cluster analysis*. Это метод одиночного присоединения или ближайшего соседа (*singl linkage*), по не взвешенному среднему арифметическому сходству парных групп (*Unweighted pair-group average*) и метод Варда (*Ward's method*). Основным недостатком метода k-средних является необходимость априорного указания числа кластеров (хотя в некоторых случаях это наоборот оказывается весьма полезным), *Neighbor joining* — разработан в оригинале для филогенетического анализа. Поэтому рекомендуем использовать оставшиеся три метода.

Для методов *Singl linkage* и *UPGMA* доступна возможность построения деревьев на основе 20 различных индексов сходства, *Ward's method* работает только с евклидовым расстоянием. Какой из методов лучше? Следует попробовать все методы. Если данные репрезентативны, то зачастую все методы дают сходную картину, в таком случае остается лишь выбрать наиболее наглядный вариант.

[Посмотрите на пример дерева полученного при анализе видовых списков шмелей нескольких регионов Палеарктики](#)

## Классификация фаунистических списков и выборок с данными об обилии



Сходство фаун шмелей различных районов Палеарктики. ДВ — Дальний Восток, СЗ Европа — Северо-Западная Европа, Л и С З-С — лесостепь и степь Западно-Сибирской равнины, Мос. обл — Московская область.

Графические возможности PAST невелики. Данную проблему можно решить редактированием выходного изображения в каком-либо фоторедакторе (например, свободно распространяемом [GIMP](#), здесь представлено как раз обработанное изображение, пришлось увеличить разрешение до 2000 пикс./дюйм)

Зато есть возможность провести бутстреп-оценку надежности (устойчивости) формируемых кластеров. Для этого в поле **Boot N** (стрелка) введите число бутстреп повторностей и нажмите Enter. В точках ветвления кластеров появятся цифры, показывающие процент повторностей с сохранением полученной кластеризации.

# Анализ полученных данных

## Оценка разнообразия

The screenshot shows the PAST software interface. The main window displays a data table with 18 rows and 2 columns. The first column is labeled 'A' and contains numerical values. The second column is labeled 'B' and contains numerical values. A 'Diversity' window is open, showing a list of 13 diversity indices and their calculated values for the data set.

Index	Value
Taxa_S	17
Individuals	41,25
Dominance_D	0,2439
Simpson_1-D	0,7561
Shannon_H	1,739
Evenness_e*H/S	0,3346
Brillouin	1,439
Menhinick	2,647
Margalef	4,301
Equitability_J	0,6136
Fisher_alpha	10,82
Berger-Parker	0,3705
Chao-1	17

Для расчета индексов разнообразия в PAST нужно перейти во вкладку Diversity и из выпадающего списка выбрать закладку *Diversity indices*. Необходимо вводить данные, выраженные в числе особей, т. е. если у вас всего 4 особи вида **A**, 5 особей вида **B**, 0 особей (в каком то из списков) вида **C**, эти значения и нужно ввести, PAST сам произведет все необходимые манипуляции для рассчитываемых им индексов и выдаст результат. Можно вводить и значения численности, выраженные как особь/час, тогда PAST в поле *Individuals* посчитает не число особей, а общую численность всех видов в выборке в единицу учета (на рисунке слева исходные данные заданы как особь/час). **В данном случае в строках вводятся значения обилия видов, в колонках — пункты сбора.**

PAST считает 13 различных индексов. Из них наиболее популярными являются: число таксонов — S; индекс доминирования — D; индекс Симпсона, индекс Шенона (H) и выравненность по этому индексу (*Equitability*), индексы Маргалефа и Бергера-Паркера.

## Какой индекс разнообразия лучше использовать?

В настоящий момент предложено огромное число различных индексов разнообразия, все они имеют свои преимущества и недостатки. Я рекомендую использовать “индуктивный плюралистический подход”, предложенный Песенко и Семкиным [1989]. Его сущность заключается в следующем — вычисляются 5 мер разнообразия из семейства “средних степенных”, показывающих какое число видов содержится в гипотетическом множестве с равнообильными видами ( $S$  — количество видов в списке,  $p_i$  — доля вида в списке):

1.  $D_1(p) = S$  — не зависит от выравненности видов по обилию (считается в PAST);

2.  $D_2(p) = p_{\max}^{-1}$  — отношение доли наиболее обильного вида к единице, не зависит от количества видов. По существу это единица деленная на значение индекса Бергера-Паркера (считается в PAST). Увеличение величины индекса Бергера – Паркера, как и индекса Симпсона, означает уменьшение разнообразия и увеличение степени доминирования одного вида. Поэтому лучше использовать обратную величину;

3.  $D_3(p) = \exp(-\sum p_i \log_2 p_i)$  — влияние количества видов и их выравненности по обилию одинаково, т. е. значение данного коэффициента тем выше, чем выше сбалансированность между этими параметрами. По сути это индекс Шеннона умноженный на экспоненту. В PAST при вычислении индекса Шеннона используется натуральный логарифм;

4.  $D_4(p) = (\sum p_i^2)^{-1}$  — относительное обилие видов “переоценивается”, т. е. этот коэффициент малочувствителен к добавлению редких видов. Это величина обратная индексу доминирования, рассчитываемому PAST (*Dominance\_D*).  $D_4$  удобнее, т. к. измеряется от 1 (одновидовое сообщество) до бесконечности — чем ближе полученная величина к числу видов в списке, тем сообщество разнообразнее. Часто этот индекс называют “индексом полидоминантности”;

5.  $D_5(p) = (\sum p_i^{0.5})^2$  (индекс Животовского) — относительное обилие видов “недооценивается” (в два раза), т. е. чувствителен к добавлению редких видов (значение уменьшается). Чем больше видов с низкими показателями обилия, тем меньше значение индекса.

Применение данного подхода в значительной мере снимает основные концептуальные, методологические и методические проблемы оценки разнообразия, а так же проблемы интерпретации результатов [Песенко, Семкин, 1989].

## Статистическая достоверность различий между выборками

Скажем у вас есть данные учетов численности с какого-то участка за разные промежутки времени, или из разных пунктов и выполненные с разницей в несколько минут — несколько дней (максимум неделя\*). Вы видите, что показатели численности видов разнятся и хотите проверить статистическую достоверность этой разницы.

Во-первых, вы должны проверить ваши выборки на нормальность распределения заключенных в них данных (обычно результат отрицательный). В PAST реализован функционал *Normality tests* проверки на нормальность, включающий сразу несколько тестов (Shapiro-Wilk, Jarque-Bera,  $\chi^2$ , Anderson-Darling). Находится он во вкладке *Statistics*.

	A	B
1	0,1871	7,71875
2	0,0121	0,5
3	0,0174	0,71875
4	0,0023	0,09375
5	0,0061	0,25
6	0,0265	1,09375
7	0,0030	0,125
8	0,0030	0,125
9	0,2553	10,53125
10	0,0121	0,5
11	0,0091	0,375
12	0,0121	0,5
13	0,0689	2,84375
14	0,0091	0,375
15	0,0023	0,09375
16	0,3705	15,28125
17	0,0030	0,125
18		

Paired tests	
A	
N:	17
Mean:	0,058818
Median:	0,0121
Mean:	2,4265
Median:	0,5
t test:	
t:	-2,255
p(same mean):	0,03848
Sign test:	
r:	17
p(same median):	1,526E-05
Wilcoxon test	
W:	153
Normal approx. z:	3,626
Monte Carlo (n=99999):	
Exact:	
p(same median):	0,00028735
p(same median):	2E-05
p(same median):	2,2888E-05

Окно парного теста оценки статистической значимости различий в анализируемых значениях

Если все же тесты дали положительный результат, то следует воспользоваться параметрическими функционалами *F and T tests (two samples)* из вкладки *Statistics*. Если результат отрицательный, то в этой же вкладке находятся непараметрические тесты оценки статистической значимости *Mann-Whitney (two samples)* и *Kolmagorov-Smirnov (two samples)*. Кроме указанных выше тестов также доступны —  $\chi^2$ , *Sign* (биномиальный тест), *Wilcoxon* и *Kruskal-Wallis*. Отдельная закладка (рисунок) *Paired tests (t, Sign, Wilcoxon)* содержит (как это можно видеть) сразу один тест параметрической и два теста непараметрической статистики.

\* если временная разница между такими учетах больше, то их прямое сопоставление далеко не всегда правомерно.

## Анализ полученных данных

### Пятибальная логарифмическая шкала Песенко

Часто для оценки обилия живых организмов используют различные шкалы, которые представляют собой последовательный ряд баллов и/или аналогичных словесных выражений с соответствующими им интервалами значений.

Среди отечественных апитологов, наибольшей популярностью пользуется шкала разработанная Ю.А. Песенко [1972]. Поэтому ее использование для ваших данных позволит сопоставить полученные результаты с данными других исследователей. Рассчитывается она весьма просто (см. таблицу).

Балл	Граница классового интервала		Словесная характеристика относительного обилия
	нижняя	верхняя	
1	1	$N^{0,2}$	Единично
2	$N^{0,2} + 1$	$N^{0,4}$	Мало
3	$N^{0,4} + 1$	$N^{0,6}$	Средне
4	$N^{0,6} + 1$	$N^{0,8}$	Много
5	$N^{0,8} + 1$	$N^1=N$	Очень много

**N** — общее число учтенных экземпляров исследуемой группы

# НАСЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ (НА ПРИМЕРЕ Г. НОВОСИБИРСК И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ)

Несомненно, многие современные ландшафты являются антропогенными, т. е. в той или иной мере преобразованные человеком. Более того, некоторые зарубежные исследователи, вообще рассматривают любой ландшафт как антропогенную систему. В последнее время интерес к изучению закономерностей функционирования данных экосистем резко усилился, и в основном из-за природоохранных проблем. Это привело к формированию нового научного направления — ландшафтной экологии, одной из задач которой является изучение закономерностей пространственно-временной динамики населяющих их организмов [Сергеев, 1997].

Шмели являются хорошо заметными насекомыми, играющими значительную роль в биоценозах в качестве важных опылителей многих дикорастущих и культурных растений. Интенсивное изучение шмелей европейской части Евразии со второй половины прошлого столетия показало, что на фоне роста антропогенной трансформации окружающей среды идет неуклонное снижение их разнообразия и численности [Березин и др., 1996, Goulson, 2003; Williams, 1986]. Поэтому задача сохранения видового богатства этой группы становится все более актуальной. Необходимость исследований, направленных на оценку состояния локальных популяций этих экономически важных насекомых, ввиду продолжающегося интенсивного освоения земель очевидна.

Новосибирск — один из наиболее интенсивно развивающихся городов не только в Сибири, но и в России в целом. Нами была поставлена задача изучить особенностей населения шмелей на участках, сохранивших относительно естественный облик, и с разными вариантами антропогенного изменения, тем самым заложить основы для мониторинга этой группы насекомых в данном регионе.

## ОБСЛЕДОВАННЫЕ УЧАСТКИ

Среди антропогенных ландшафтов особо выделяются урбанизированные экосистемы, для которых характерно сочетание участков с разным характером антропогенного изменения [Сергеев, 1997]. Нами обследовано 7 таких участков. Очевидно, что основной ландшафтообразующей единицей урбоценозов являются здания. Поэтому обследованные участки сгруппированы по степени представленности этих элементов. Кроме того, застройка является достаточно определенным показателем интенсивности антропогенной нагрузки. Участки объединены в следующие группы:

Лесопарки — территория Центрального сибирского ботанического сада и Дендропарк Новосибирского опытного лесхоза (Ботаническое лесничество)) — здания либо отсутствуют, либо немногочисленны, разрознены и занимают минимальную площадь;

Пригородная зона (окрестности с. Бурмистрово и ст. Ложок, Искитимский р-н.) — здания немногочисленные, преимущественно малоэтажные и деревянные, характерна их концентрация на определенной площади среди абсолютно не застроенной территории;

Кварталы застройки (клумбы в центре Новосибирска и Академгородок) — здания многочисленны и разнообразны, характерна высотность и использование таких материалов, как кирпич, бетон, камень и т. п.

В качестве контрольного участка выбран заливной луг в долине р. Иня, примыкающий к высокотравному сосновому бору (окрестности ст. Отгонка, Тогучинский район). Участок расположен приблизительно в 60 км восточнее г. Новосибирск, вдали от больших населенных пунктов. Ввиду труднодоступности для автомобильного транспорта (заболоченность и обилие ручьев, лесные дороги преграждены многочисленными упавшими деревьями) посещается в основном только охотниками и рыбаками, приезжающими на электропоездах. Расстояние от станции до этого участка составляет около 6 км. Кроме того, данный участок, как и окрестности г. Новосибирск, расположен на территории северной подзоны Приобской лесостепи, вблизи с границами подтаежных лесов юга лесной зоны и Салаирского кряжа. Таким образом влияние абиотических и, очевидно, многих биотических факторов довольно сходно.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Для Новосибирска и его окрестностей выявлено 26 социальных и 7 клептопаразитических видов шмелей (подробно см. [Бывальцев, 2009]). По классам обилия (по шкале Песенко [1972]) они распределяются следующим образом:

V (очень многочисленные) — *B. pascuorum*\*, *B. lucorum complex*;

IV (многочисленные) — *B. bohemicus*, *B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. schrencki*;

III (виды со средним обилием) — *B. campestris*, *B. confusus*, *B. consobrinus*, *B. distinguendus*, *B. sichelii*, *B. subterraneus*, *B. veteranus*;

II и I (малочисленные и редкие) — *B. barbutellus*, *B. cullumanus serrisquama*, *B. deuteronimus*, *B. humilis*, *B. jonellus*, *B. mocsaryi*, *B. modestus*, *B. muscorum*, *B. norvegicus*, *B. patagiatus*, *B. pseudobaicalensis*, *B. quadricolor*, *B. ruderarius*, *B. rupestris*, *B. saltuarius*, *B. semenoviellus*, *B. soroensis*, *B. sporadicus*, *B. sylvestris*, *B. terrestris*;

Особенности видового состава шмелей региона и соотношения видов по обилию во многом определяются его расположением на севере Приобской лесостепи в области развития боровых лесов. С одной стороны, присутствуют виды, исторически связанные по происхождению со степной и лесостепной зонами, — *B. terrestris*, *B. cullumanus serrisquama*, *B. confusus*, *B. subterraneus* и другие [Панфилов, 1957]. С другой, значительная облесенность, близость осиново-березовых западно-сибирских подтаежных лесов и Салаирского кряжа [Западная Сибирь, 1963] обуславливает обитание типично таежных видов — *B. consobrinus*, *B. modestus*, *B. patagiatus*, *B. sporadicus*, *B. schrencki* и др. Некоторые виды той и другой групп довольно обильны (*B. confusus*, *B. consobrinus*, *B. subterraneus*) и даже обычны (*B. schrencki*). Кроме того, определенное влияние на видовой состав оказывает удаленность от основных зоогеографических рубежей. Так как регион расположен ближе к Енисейской границе, то закономерно обитание восточно-центральнопалеарктического *B. pseudobaicalensis* и отсутствие евро-сибирского *B. sylvarum*.

\* названия видов даны по обновленной версии каталога Вильямса [Williams, 1998]

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ ШМЕЛЕЙ

Сезонная динамика численности и разнообразия шмелей изучалась в течение сезона их активности на территории двух лесопарков (ЦСБС и Дендропарк) в 2006–2007 гг. Для иллюстрации выбран показатель разнообразия  $D_4$  (**см. какой индекс разнообразия лучше использовать**), так как он сильнее остальных зависит от распределения особей по наиболее обильным видам, которые и вносят основной вклад в суммарную численность. Кроме того, он в наибольшей степени отвечает требованиям, предъявляемым к индексам разнообразия [Песенко, 1982].

Распределение рассчитанных значений показателей разнообразия и численности (в том числе и "выбросов" этих показателей) не противоречит предположению о нормальности (K-S:  $p > 0,20$ ), их изменение достоверно (one-way ANOVA,  $p < 0,05$ ). При этом значения показателя разнообразия для сообщества шмелей аппроксимируются прямой линией (2006 г.:  $R^2 = 0,74$ ,  $p = 0,003$ ; 2007 г.:  $R^2 = 0,45$ ,  $p = 0,03$ ). То же самое характерно и для показателей численности в 2006 г. ( $R^2 = 0,67$ ,  $p = 0,007$ ). Численность шмелей в 2007 г. в этом случае сначала закономерно увеличивается (пик третья декада июля), а затем постепенно уменьшается.

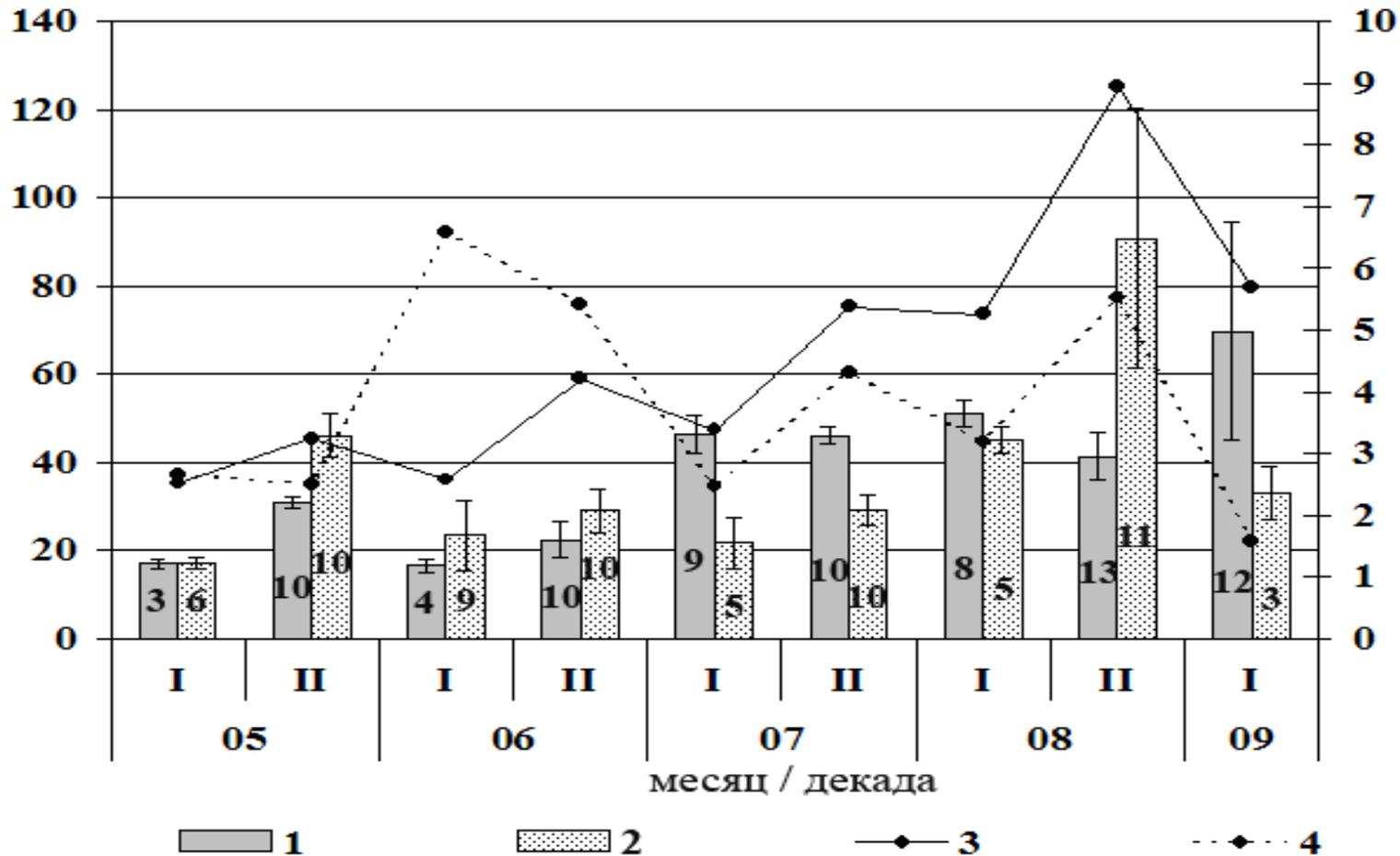
Различия в сезонной динамике численности и разнообразия (соответственно и в форме кривых) в сезоны 2006 и 2007 г. объясняются несколькими причинами. Во-первых, ранняя весна 2007 г. (сдвиг по фенодатам относительно 2006 г. — приблизительно 2 недели) обусловила более ранний выход перезимовавших самок, соответственно сдвинулся весь цикл развития их колоний. Если в 2006 г. пик численности и разнообразия пришелся на вторую половину августа и первую декаду сентября (**см. рис.**), то в 2007 г. он наблюдался в конце июля и первой половине августа (**см. рис.**). Во-вторых, время начала учетов разное (в 2007 г. учеты начаты только с июня), а окончания одинаковое (первая декада сентября). В-третьих, анализ проведен на основе сравнения разных по длительности временных промежутков. В 2006 г. нам не удалось соблюсти ежедекадность учетов. При этом, достаточно очевидно, что если бы учеты в 2006 г. были бы продолжены, то картина распределения значений показателей численности и разнообразия была бы подобной 2007 г.

В целом, выявленные закономерности сезонной динамики населения шмелей ЦСБС отражают практически идеальную картину. Колонии этих насекомых — одногодковые, и их размер сначала постепенно увеличивается, достигая максимума ближе к концу теплого сезона во время выхода плодовитых особей. Затем они распадаются. Соответственно это должно отражаться на наблюдаемой численности шмелей на цветущей растительности. Кроме того, небольшие величины стандартных ошибок показателей численности, особенно во время наибольших ее отметок (**это особенно хорошо видно на графике для 2007 г.**), говорят о довольно равномерном размещении шмелей на территории парка. Очевидно, все это указывает на благоприятность условий для развития колоний шмелей на протяжении всего полевого сезона (прежде всего кормовой базы).

Иная ситуация наблюдается в **Дендропарке**. Показательно, что в оба года наблюдается резкое снижение численности и разнообразия шмелей в первой половине июля. Основным кормовым ресурсом в это время здесь является *Trifolium pratense*. В результате выкашивания, вытаптывания и других причин (см. выше) площади занятые клевером значительно сокращаются (особенно в 2007 г.). Поэтому обитающие здесь шмели вынуждены разлетаться в поисках новых источников пищи взамен утраченных. Кроме того, при кошении часто происходит разрушение гнезд шмелей, что также негативно сказывается на их численности и разнообразии. В 2006 г. учеты в это время состоят практически только из обычных в регионе *B. pascuorum* и *B. hypnorum*, численность которых составила  $9,8 \pm 1,9$  и  $9,8 \pm 4,3$  особь/ч соответственно, а численность остальных трех видов всего по  $0,8 \pm 0,8$  особь/ч. В этот же период в 2007 г. шмели представлены практически лишь *B. pascuorum* ( $13 \pm 2,8$  особь/ч), численность остальных двух видов не превысила 1 особь/ч ( $1,0 \pm 1,0$  и  $0,5 \pm 0,5$  особь/ч). Кроме того, во время наибольших отметок численности разброс количества шмелей в учетах (стандартная ошибка) здесь значительно выше, чем в ЦСБС (см. графики для **2006 г.** и **2007 г.**), что объясняется высокой их агрегированностью на небольшом количестве учетных площадок с привлекательными для шмелей кормовыми растениями. В то время как в ЦСБС значительный разброс числа шмелей по учетам наблюдается только в конце сезона (см. график для **2006 г.**), когда снижение обилия кормовых ресурсов вызвано естественными причинами.

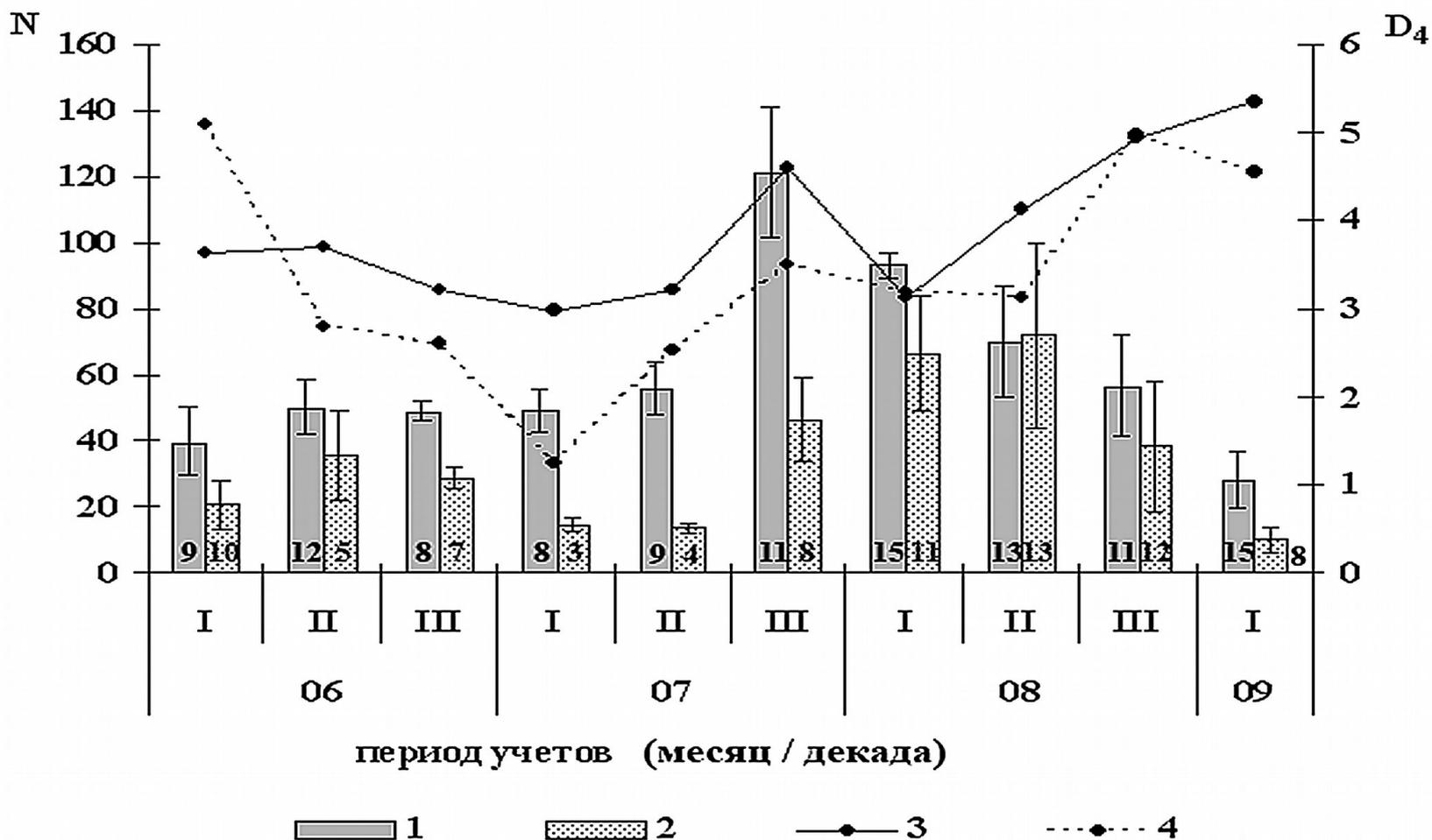
N

D<sub>4</sub>



Сезонная динамика численности и разнообразия шмелей в двух лесопарках Новосибирска в 2006 г. (по полумесяцам) [Бывальцев, 2009].

Обозначения: 1, 2 — численность шмелей (N, особь / ч), 3, 4 — разнообразие населения шмелей (D<sub>4</sub>), 1, 3 — в ЦСБС, 2, 4 — в Дендропарке. Цифры на столбцах — количество попавших в учеты видов шмелей



Сезонная динамика численности и разнообразия шмелей в двух лесопарках Новосибирска в 2007 г. (по декадам) [Бывальцев, 2009].

Обозначения: 1, 2 — численность шмелей (N, особь / ч), 3, 4 — разнообразие населения шмелей (D<sub>4</sub>), 1, 3 — в ЦСБС, 2, 4 — в Дендропарке. Цифры на столбцах — количество попавших в учеты видов шмелей

## Обсуждение

Высокая степень общности и фактическое отсутствие достоверных различий в суммарной численности шмелей и отдельных видов на территории двух лесопарков и контрольного участка (K-S:  $p > 0,10$ ), вероятно, указывает на схожесть условий для обитания в отношении благоприятности (подробнее см. [Бывальцев, 2009]). Так как шмели и многие цветковые растения тесно связаны друг с другом, то соответственно данные территории близки по своей флоронасыщенности, а следовательно и по продуктивности. Сообщества шмелей пригородной зоны также очень схожи по их численности и разнообразию с лесопарками. Очевидно, весьма многочисленными и разнообразными являются сообщества многих окраинных территорий, особенно в местах контакта с естественными природными участками (Академгородок). Высокое разнообразие шмелей на клумбах и газонах центра Новосибирска во время массового выхода плодовитых особей указывает на благоприятное завершение жизненного цикла многих колоний обитающих в черте города видов шмелей.

Многие из найденных в окрестностях г. Новосибирск видов шмелей занесены в Красные книги различного ранга. Почти на всех участках обнаружен занесенный в Красную книгу РФ [2001] *B. confusus paradoxus*. Из 12 видов шмелей, занесенных в Красную книгу Новосибирской области [2008], обнаружены 8. Это позволяет надеяться на сохранение их популяций.

Особо благоприятные условия для обитания шмелей сложились на территории ЦСБС. Данное обстоятельство позволяет и в дальнейшем использовать этот участок в качестве модельного полигона для изучения таких сторон экологии этих насекомых, как фенология, конкуренция за места гнездования и пищевые ресурсы, взаимоотношения социальных и клептопаразитических видов шмелей. Кроме того, выявление подобного рода территорий позволяет решить проблему выбора контрольных участков, что способствует более точной оценке степени изменения условий в экосистемах с разной степенью антропогенной нагрузки.

## Обсуждение

Вывод об относительной благоприятности условий для обитания шмелей в окрестностях г. Новосибирск подтверждается и сравнительным анализом видового разнообразия этих насекомых в других городах. В черте г. Новосибирск отмечено 26 видов социальных шмелей (89,6 % от фауны области), на территории г. Москва — 17 видов (около 54,8 %) [Березин и др., 1996], в г. Кемерово — 12 [Еремеева, 2002] (приблизительно 54,5% [там же; Еремеева и др., 2004; Еремеева, Лузянин, 2005]). В городах Среднего и Нижнего Поволжья отмечено от 5 до 14 видов шмелей [Ефремова, 1986] (16,7–46,7 % от фауны Поволжья [Ефремова, 1991]), в г. Тюмень — 11 (68,7 % от видового состава малонарушенных участков, включающего и эти 11 видов) [Мельцер, Соромотин, 1998]. К сожалению данных по фауне шмелей-кукушек в этих городах пока не достаточно. Есть и другие примеры крупных городов, где видовое разнообразие шмелей также велико. В фауне пчел г. Пермь шмели представлены 28 социальными и 8 паразитическими формами (100 % от фауны области) [Лыков, 1993].

Следует отметить, что несмотря на относительно высокое видовое богатство шмелей в районе исследований, здесь достаточно обильны и относительно равномерно распространены только *B. pascuorum*, *B. lucorum* и *B. hypnorum*. В сравнительно благополучном положении находятся популяции *B. schrencki*, *B. hortorum* и, очевидно, *B. distinguendus* и *B. subterraneus* (см. выше). Вероятно, локально обильными являются *B. confusus*, *B. consobrinus*, *B. pseudobaicalensis* и *B. veteranus*. Из перечисленных видов, первых два — многочисленны, а *B. hortorum* и *B. hypnorum* — обычны для многих регионов. В частности, это характерно для Москвы и Кемерово, для которых имеются достаточно свежие и хорошо представленные данные. Настоящие таежные виды *B. consobrinus* и *B. schrencki*, луговые *B. distinguendus*, *B. subterraneus* и *B. veteranus*, очевидно, достаточно обычны в окрестностях обоих сибирских городов и сравнительно малочисленны в столичном регионе. Но численность *B. schrencki* за последние 50 лет на территории Московской области заметно увеличилась (хотя численность большинства видов сократилась). Не исключено, что если бы имелась возможность проведения временной параллели для Новосибирска, то мы бы зарегистрировали снижение численности многих видов и разнообразия шмелей в целом, как это отмечено для Московской области.

## Обсуждение

Для ряда видов шмелей в районе исследований имеются вполне подходящие условия для обитания, тем не менее, они немногочисленны. Особенно это касается таких характерных для Сибири видов, как *B. jonellus*, *B. modestus* и *B. semenoviellus*. Одной из мер охраны и поддержания популяций насекомых является создание сетей резерватов. В этом отношении уже накоплен значительный теоретический и практический опыт [Гребенников, 1982а, 1982б; Бейко и др., 1988; Богатырев, 2000]. В Новосибирской области в 1977 г. на опытной территории НИИ кормов СО ВАСХНИЛ (сейчас РАСХН) по инициативе Гребенникова был создан микрозаповедник для полезных насекомых. В течение ряда лет там проводились эффективные работы по привлечению и усилению популяций шмелей и других пчел [Гребенников, 1982а]. К сожалению, он не сохранился. Необходимость же таких резерватов очевидна. Вполне подходящими для этих целей являются территории ЦСБС СО РАН и Ботанического лесничества.

## Заключение

Вероятно, многие урбанизированные ландшафты лесостепного и степного юга Западно-Сибирской равнины пока еще остаются благоприятными для обитания шмелей. Возможно, антропогенное изменение данных экосистем пока не разрушило адаптивные связи составляющих их компонентов. Соответственно сохраняются важнейшие системные свойства — самоорганизация, саморегуляция и самовоспроизведение. Кроме того, с достаточной степенью уверенности можно предполагать, что совокупность вариантов населения шмелей ЦСБС, Дендропарка, окрестностей с. Бурмистрово и ст. Отгонка в значительной степени характерна для луговых формаций сосновых боров севера Приобской лесостепи. Иными словами, население шмелей физиономически схожих природных и благополучных антропогенных биоценозов практически не отличается. Таким образом, в очередной раз подтверждено, что шмели являются хорошими индикаторами ландшафтных условий. Данные о численности и разнообразии шмелей в г. Новосибирск и его окрестностях могут рассматриваться в качестве примера возможности существования экологически устойчивых антропогенных экосистем.

Предлагаемый ключ построен по классическому дихотомическому принципу. За исключением того, что кроме дуплетов теза-антитеза, встречаются и триплеты утверждений. Каждый раз, переходя от одного набора утверждений к другому, имеется возможность либо вернуться на шаг назад, либо начать определение сначала.

Ключ снабжен большим количеством иллюстраций, большинство из них являются оригинальными. Часть фотографии сделана при совместной работе с Ю.Н Даниловым для Красной книги НСО [2008], а также несколько фотографии любезно им предоставлены из личного архива. Схемы и рисунки позаимствованы из "Определителя насекомых Европейской части СССР" [1978] и "Определителя насекомых Дальнего Востока" [1995]. Включены все известные для НСО виды шмелей. Ниже приведен список работ, в которых имеются определительные таблицы видов шмелей других регионов. Пользоваться ими следует обязательно, кроме того, не исключено обнаружение вами новых еще не известных для региона видов шмелей, которые вы не сможете диагностировать по данному ключу.

- 1) Купьянская А.Н. Сем. Apidae — Апиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. СПб.: Наука. 1995. С. 551–580
- 2) Панфилов Д.В. Шмели (*Bombidae*) Московской области // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1957. Т. 65. вып. 6. С. 191–219.
- 3) Панфилов Д.В. *Bombus* Latr. *Psithyrus* Lep. // Определитель насекомых европейской части СССР, Hymenoptera. Т. 3. Ч. 1. Л.: Наука (В серии: Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 119). 1978. С. 508–519.
- 4) Løken A. Studies of Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Norwegian Journal of Entomology. Vol. 20. No. 1. 1973. pp. 218.
- 5) Løken. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletiere (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. 1984. Suppl. 23. 45 pp.
- 6) [электронный определитель самок видов шмелей фауны мира по окраске опушения](#)
- 7) [электронный определитель видов фауны Италии](#)

**начать определение**

Брюшко из 6 видимых снаружи сегментов. Задний стернум на вершине заострен. Жало имеется. Антенны из 12 члеников.



На фото королева *B. consobrinus*. Видно, что брюшко состоит из 6 сегментов, имеется жало (1 тергум отмечен стрелкой).

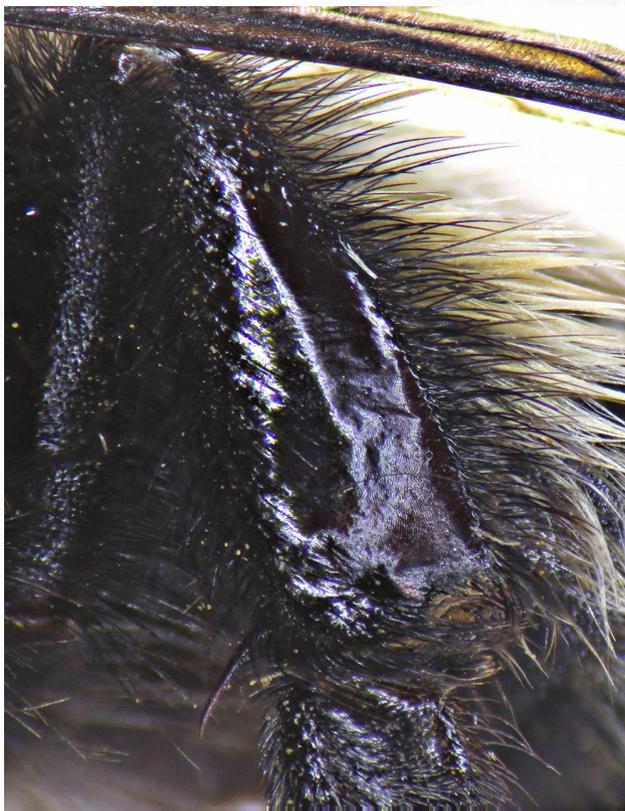
Хорошо видно жилкование переднего крыла. Характерной особенностью шмелей является то, что 1-я субмаргинальная ячейка разделена бледной косой жилкой (синяя стрелка), по этому признаку их легко отличить от остальных пчел).

ДА

НЕТ

**Королевы и рабочие социальных видов**

Голени задних ног на внешней стороне плоские, без волосков и глянцевитые, их передний и задний края обрамлены длинными волосками.



Задняя голень *B. armeniacus*

ДА

Голени задних ног на внешней стороне выпуклые и в густых коротких волосках



Задняя голень *B. bohemicus*

ДА

Брюшко из 7 видимых снаружи сегментов, задний стернум на вершине закруглен. Жало отсутствует, вместо него имеется клешневидный копулятивный аппарат (легко вычленяется при помощи остря булавки из заднего конца брюшка свежесобранных или же бывших сухими, но размоченных экземпляров). Антенны из 13 члеников.



Видны 7 брюшных сегментов, 7-й тергум закруглен. Самец *B. campestris*.



Самец *B. armeniacus* с вывернутыми наружу гениталиями.

ДА

нет

Волоски на внешней стороне задних голеней очень редкие, часто вообще отсутствуют. Вершинные части копулятивного аппарата сильно хитинизированные (темно-коричневые).



*B. muscorum*



*B. distinguendus*

ДА

Задние голени на внешней стороне в густых волосках. Вершинные части копулятивного аппарата слабо хитинизированные (светлее).



*B. campestris*



*B. bohemicus*

ДА

**Королевы и рабочие социальных видов**

Верхние края боковых глазков находятся значительно ниже уровня верхних краев сложных глаз. Расстояние между боковым глазком и сложным глазом почти в два раза больше диаметра бокового глазка



ДА

Верхние края боковых глазков расположены на уровне верхних краев сложных глаз. Если даже чуть ниже, то расстояние между боковым глазком и сложным глазом почти в три раза больше диаметра бокового глазка

*B. soroensis*

ДА

***B. confusus paradoxus* Dalla Torre, 1882**

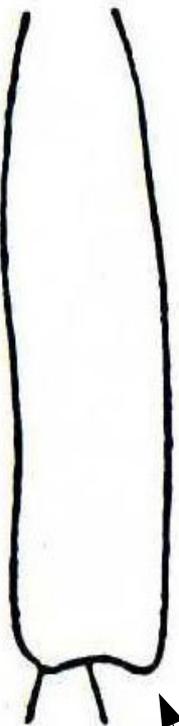
Передняя часть спинки, обычно щиток, 1 и 2 тергумы брюшка в желтых, желтовато-белых или белых волосках. 4 и 5 тергумы брюшка в белых волосках. Голова и 3 тергум брюшка в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь.



**[Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)**

**Королевы и рабочие социальных видов**

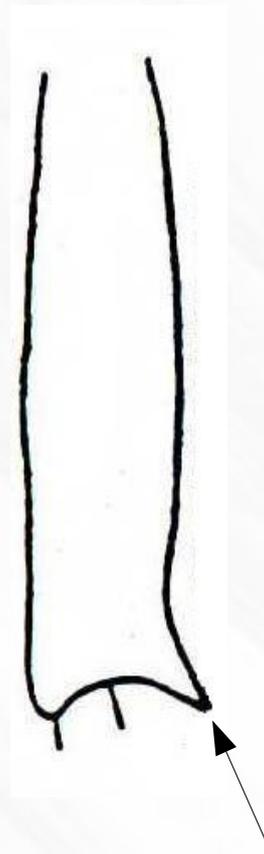
Нижний задний угол первого членика средних лапок по форме близок к прямому



*B. cullumanus*

ДА

Нижний задний угол первого членика средних лапок вытянут в шип или имеет форму острого угла



*B. ruderarius*

ДА

### Королевы и рабочие социальных видов

При рассматривании конца брюшка сверху, последний стернум немного выступает из-под конца последнего тергума. Шестой тергум с округлой голой блестящей площадкой, окруженной густыми волосками.

Передняя часть спинки, бока туловища, щиток, 1 тергум брюшка, передняя половина 2 тергума и лоб в желтых, желтовато-белых или серых волосках. Задняя половина 2 тергума брюшка, 3 тергум и большая часть головы в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют широкую перевязь. 4 и 5 тергуны брюшка в светло-оранжевых волосках. Низ тела в белесых волосках. Задние голени по заднему краю обрамлены оранжевыми волосками.



6-й тергум. Из под него выступает 6 стернум, хорошо видна округлая блестящая площадка по центру.



*Bombus sichelii* Radoszkowski, 1859

От сходных по окраске видов легко отличим по наличию голой округлой блестящей площадки на 6 тергуме, а от *B. ruderarius* — по значительно более коротким щекам и закругленному заднему углу базитарзуса средних ног.

Не похоже на то что у вас в руках?

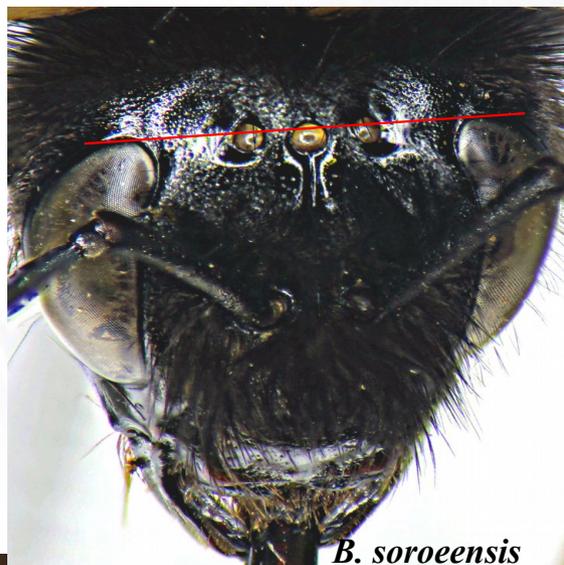
[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

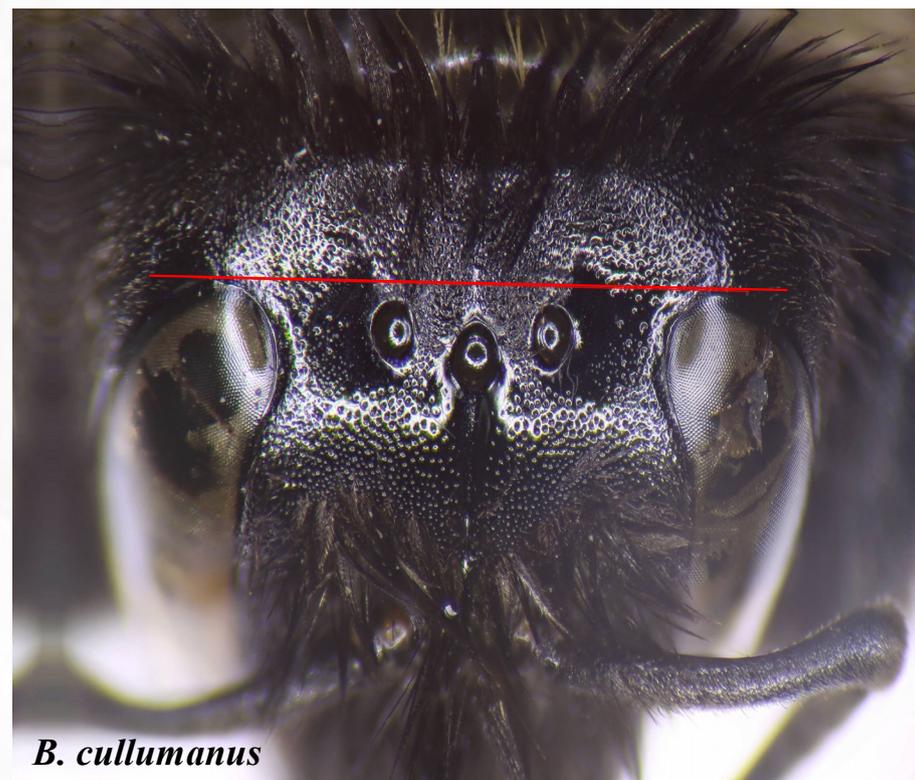
[Шаг назад](#)

Королевы и рабочие социальных видов

Верхние края простых глазков лежат за или на линии, соединяющей верхние края сложных глаз



Верхние края простых глазков лежат перед линией, соединяющей верхние края сложных глаз (у *B. confusus* глазки расположены значительно ниже! [сравните](#))



ДА

ДА

[Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

[Шаг назад](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Расположение простых глазков у  
*B. confusus*.



[Мне кажется, что у меня в руках \*B. confusus\*](#)

[Вернуться назад](#)

Расположение простых глазков у  
*B. cullumanus serrisquama* и  
*B. semenoviellus*



Обратите внимание, что у *B. confusus* глазки расположены значительно ниже уровня линии, соединяющей верхние края сложных глаз, чем у представителей *Cullumanobombus*. Кроме того, расстояние от простых глазков до сложных у последних значительно больше (около трех диаметров бокового глазка, у *confusus* — около двух).

[Это кто-то из \*Cullumanobombus\*](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Передняя часть спинки, бока туловища, щиток, 1 и 2 тергумы брюшка в желтых волосках. 3 тергум брюшка, ноги и голова в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь. На лбу и по заднему краю задних голени волоски иногда светлые. 4 и 5 тергумы брюшка в оранжево-красных волосках.

### *Bombus cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888



От сходных по окраске видов легко отличим: от *B. sichelii* — по отсутствию голой округлой блестящей площадки на 6 тергуме; от *B. ruderarius* — по значительно более коротким щекам и закругленному заднему углу базитарзуса средних ног.

Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Передняя часть спинки, верхняя часть боков туловища, щиток, лоб, задние голени по заднему краю и 1 тергум брюшка в светло-желтых, реже в белесых волосках; между крыльями имеется хорошо ограниченная перевязь из черных волосков; 4–5 тергумы (а также бока 6 у самок и рабочих, и полностью 6–7 тергумы самцов) и задние края (иногда еле различимо) 2–3 тергумов в грязно-белых волосках часто с желтоватым оттенком.

*Bombus semenoviellus* Skorikov, 1910



[Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

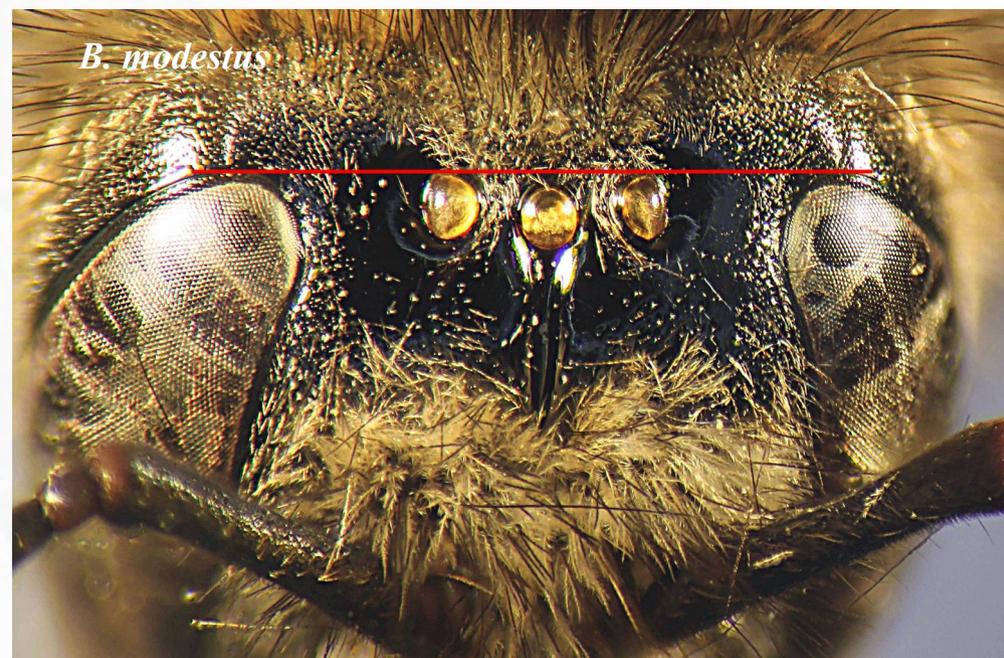
**Королевы и рабочие социальных видов**

Верхние края всех простых глазков лежат за линией, соединяющей верхние края сложных глаз



ДА

Верхние края боковых глазков лежат за или на линии, соединяющей верхние края сложных глаз. Средний глазок расположен ниже этой линии.



ДА

**Королевы и рабочие социальных видов**

Передняя часть спинки и 2 тергум брюшка в желтых волосках. Часто желтая перевязь на втором тергуме в центральной части несколько прервана. Голова, бока и низ туловища, средняя часть спинки, щиток, ноги, обычно 1 и всегда 3 тергум и передняя часть 4 тергума брюшка в черных волосках. Задняя часть 4 тергума и весь 5 тергум брюшка в белых волосках (часто с розоватым оттенком). Задние края стернумов брюшка в розоватых волосках.

***Bombus soroensis* (Fabricius, 1776)**

королева



рабочая

ДА это *B. soroensis*

НЕТ

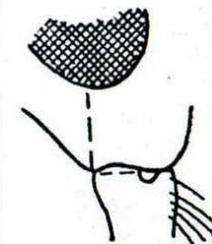
# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Королевы и рабочие социальных видов

Длина наличника почти равна его ширине. Длина щеки варьирует, но обычно либо равна либо несколько больше своей ширины у основания жвалы.



*B. modestus*



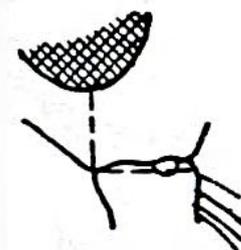
Длина наличника меньше его ширины. Длина щеки меньше своей ширины у основания жвалы.



*B. terrestris*



*B. patagiatus*



ДА

ДА

## Королевы и рабочие социальных видов

Спинка в темно-желтых волосках или в волосках цвета ржавчины, иногда с небольшой примесью черных волосков

Голова, ноги, низ тела, низ боков туловища, 1-3 тергумы брюшка (или только 2-3, или лишь 3 и бока 2 тергума) в черных волосках, 4 и 5 тергумы в белых волосках. Спинка, часто 1 тергум брюшка и средняя часть 2 тергума (или только 1 тергум) в волосках цвета ржавчины

*Bombus hypnorum* (Linnaeus, 1758)



Голова в длинных коричневых и коротких серых волосках. Спинка и 2 тергум брюшка в желто-рыжих волосках с незначительной примесью черных на спинке. Бока груди, 1 тергум и задний край 4 тергума брюшка (часто и 3, но менее выражено), низ тела и бедра в белесо-желтых волосках. Большая часть 3-4 тергумов занята черными волосками, а 5 и бока 6 тергума в желто-рыжих волосках.

*Bombus modestus* Eversmann, 1852



Не похоже на то что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

Передняя часть спинки, щиток и 1 тергум брюшка (иногда и передняя часть 2 тергума) в желтых волосках, на 1 тергуме брюшка может иметься значительная примесь черных волосков к желтым. Голова, ноги, низ тела в черных волосках, иногда со значительной примесью светло-желтых волосков. 2 (или только его задняя половина) и 3 тергумы в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь, 4 и 5 тергумы брюшка в белых волосках.

***Bombus jonellus* (Kirby, 1802)**

подобные экземпляры можно принять за *B. semenoviellus*, но у последних, бока груди в нижних 2/3 черные.



наиболее обычная форма

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик?

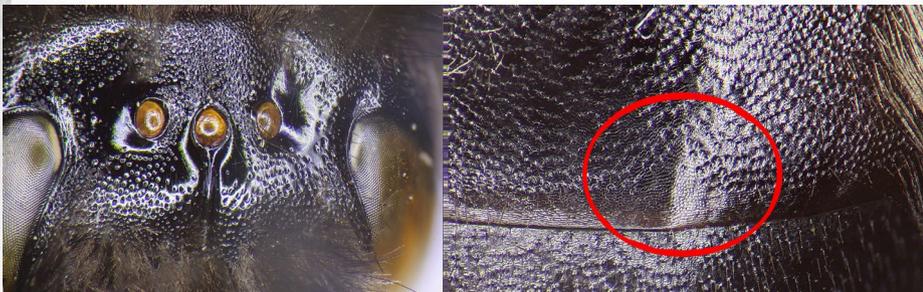
[Начните определение сначала](#)

[Шаг назад](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Средняя часть спинки и щиток в черных волосках. Волоски на передней части спинки и 2 тергуме желтые. 4 и 5 тергумы в белых волосках.

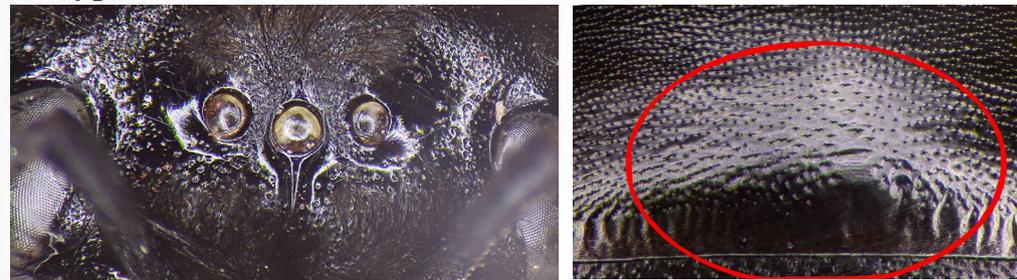
Расстояние от бокового глазка до среднего глазка почти равно диаметру среднего глазка. Центральная часть заднего края 2 тергума в частых точках, слабо блестящая. Желтые волоски обычно лимонного оттенка или беловатые.

*Bombus lucorum complex*

Это комплекс криптических видов, помимо *B. lucorum* в НСО обитает еще и *B. cryptarum* (Fabricius, 1775).  
подробнее см. [Williams et al., 2012; Левченко, 2012].



Расстояние между боковым и средним глазком равно половине диаметра среднего глазка. Центральная часть заднего края 2 тергума блестящая, почти без пунктировки. Желтые волоски обычно темнее, иногда с буроватым оттенком.

*Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758)

Не похоже на то что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

На спинке между крыльями имеется перевязь из черных волосков

Передняя часть спинки, бока и низ туловища, щиток, 1 тергум брюшка, задняя часть 4 и весь 5 тергум в белых волосках, обычно с желтоватым или сероватым оттенком. 2 тергум брюшка в ярко-желтых волосках (или почти как 1 тергум, лишь слегка желтоватый). Лоб в желтовато-белых волосках. Темя, 3 тергум брюшка, большая часть 4 и большая часть ног в черных волосках. Задние голени по заднему краю обрамлены золотистыми волосками.

*Bombus patagiatus* Nylander, 1848



Передняя часть спинки, верхняя половина боков туловища, щиток, 1 и 2 тергумы брюшка обычно в темно-желтых волосках. Иногда только верхняя треть боков туловища в темно-желтых волосках, в этом случае щиток в темно-коричневых волосках, а 1 тергум брюшка в черных волосках. Задний край 4 и весь 5 тергум брюшка в белых волосках. Остальное тело в черных волосках. Часто задние голени по заднему краю в коричневых волосках.

*Bombus sporadicus* Nylander, 1848



Не похоже на то что у вас в руках?

[Начните определение сначала](#)

[Шаг назад](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

Длина щеки равна наибольшей ширине сложного глаза или несколько меньше.

Длина щеки несколько больше наибольшей ширины сложного глаза.



1

2

*B. hortorum*



3

- 1. *B. armeniacus*
- 2. *B. pascuorum*
- 3. *B. maculidorsis*

ДА

ДА

## Королевы и рабочие социальных видов

Нижний задний угол первого членика средних лапок вытянут в небольшой шип или лишь имеет форму острого угла.

!Последний стернум брюшка с продольным килем, по крайней мере, в задней половине!



На фото базитарзус и 6-й стернум *B. subterraneus*

ДА

Шип на нижнем заднем углу первого членика средних лапок хорошо выражен. Последний стернум брюшка не имеет ясного продольного кия.



На фото лапка *B. ruderarius*, видны все 5 члеников

ДА

## Королевы и рабочие социальных видов

1-5 тергумы брюшка в желтых волосках?

Если нет идем дальше

Крылья прозрачные, слегка буроватые. Передняя часть спинки, щиток, лоб, темя и все брюшко сверху в желтых волосках, часто с буроватым или оливковым оттенком. Ноги в черных волосках.

!Низ тела и бока туловища в светло-желтых волосках! На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь.

*Bombus distinguendus* Morawitz, 1869

Крылья темно-коричневые с фиолетовым блеском. Голова (кроме темени!), ноги, низ боков туловища, все тело снизу и 6 тергум в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь. Темя (!), передняя часть спинки, верх боков туловища, щиток и 1-5 тергумы в желтых волосках.

*Bombus fragrans* (Pallas, 1771)

*Сравните с похожим по окраске B. armeniacus*

## Королевы и рабочие социальных видов

Передняя часть спинки, щиток, обычно и 1 тергум брюшка в желтых волосках. Голова, ноги, 2 и 3, иногда и 4 тергумы брюшка в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют широкую перевязь. Задние края 1-3 тергумов брюшка обрамлены желтовато-белыми волосками. 4 и 5 тергумы в белых волосках с желтоватым оттенком.

### *Bombus subterraneus* (Linnaeus, 1758)



Не похоже на то что у вас в руках?

[Начните определение сначала](#)

[Шаг назад](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

Голова, низ тела, ноги и 6 тергум брюшка в черных волосках. На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют узкую перевязь. Остальное тело чаще в желтых, реже в серовато-белых волосках без примеси черных. Длина щеки почти в полтора раза больше ширины щеки у основания жвалы. 1-й членик жгутика антенны слегка длиннее чем 2-й и 3-й вместе взятые.

***Bombus armeniacus* Radoszkowski, 1877**

От *B. fragrans* легко отличить по черным волоскам на темени (у *fragrans* они желтые), от *B. distinguendus* — по черному опушению ног и нижней части тела (у *distinguendus* низ тела в светлых волосках). От обоих видов хорошо отличается по отсутствию ясно выраженного киля на 6 стернуме брюшка. От *B. mocsaryi* хорошо отличается четко ограниченной, сплошной перевязью (у *mocsaryi* она неясно ограниченная, обычно ромбовидная или округлая с примесью желтых волосков у оснований крыльев).

Сравните с похожими по окраске

[B. fragrans u B. distinguendus](#)

[B. mocsaryi](#)

[Сочетание признаков иное?](#)

[Двигаемся дальше](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

Верхняя часть висков в точках, расстояние между которыми равно (часто больше) диаметру точек (верхнее фото). Надкрыловые крышечки в довольно густых точках, особенно в передней половине и по внешнему краю (нижнее фото).



ДА

Верхняя часть висков в более густых точках, со многими маленькими точками между большими (верхнее фото). Надкрыловые крышечки в очень редких точках, блестящие (нижнее фото).



ДА

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик?  
Начните определение сначала.

Шаг назад

Королевы и рабочие социальных видов

Спинка в желтых волосках, в центре с пятном из черных волосков, часто увеличенным и имеющим характер широкой ромбической перевязи между основаниями крыльев. тергумы брюшка, голова и ноги в желтых волосках, на голове часто с примесью отдельных более темных волосков.

*Bombus mocsaryi* Kriechbaumer, 1877

Сравните с похожими по окраске

*B. fragrans* и *B. distinguendus*

*B. armeniacus*

Сочетание признаков иное?

Двигаемся дальше

СНАЧАЛА

Шаг назад

## Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

### Королевы и рабочие социальных видов

Спинка в ржаво-красных волосках. Голова, ноги и тергумы брюшка в желтых волосках.

#### *Bombus laesus* Morawitz, 1875



От сходного по окраске *B. muscorum* хорошо отличается по слабой пунктировке висков и густой пунктировке надкрыловых крышечек. По этим же признакам хорошо отличается от сходно окрашенных форм *B. humilis*, кроме того, у последнего на спинке к рыжим волоскам обычно всегда примешаны черные.

[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Вся спинка в волосках цвета ржавчины. Лоб, обычно бока туловища, низ тела и 1 тергум брюшка в серых волосках. Часто 1 тергум в желтых волосках, реже в черных. Темя, ноги, 2 и 3 тергумы или только 3 в черных волосках. В последнем случае 2 тергум волосках цвета ржавчины. Иногда на спинке присутствует треугольное пятно из черных волосков, тогда бока туловища могут быть в черных волосках

### *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763)



Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

Королевы и рабочие социальных видов

Голова, туловище, ноги и 1-3 тергумы брюшка в черных волосках; часто передняя часть спинки, щиток, 1 и 2 тергумы брюшка в серых волосках. Перевязь между крыльями из черных волосков. На 2 тергуме брюшка обычно имеется значительная примесь волосков цвета ржавчины. Задние голени по заднему краю, 4-5 тергумы и задние края стернумов брюшка в оранжевых волосках (лишь иногда по заднему краю этих тергумов волоски светлее)



От сходных по окраске *B. cullumanus*, *B. serrisquata* и *B. ruderarius* легко отличить по вытянутому в шип заднему углу первого членика средних лапок (как на рис. слева). У этих же видов он тупой и закруглен (как на рис. справа).



Сочетание признаков иное?

Двигаемся дальше

**СНАЧАЛА**

**Шаг назад**

Королевы и рабочие социальных видов

По краям спинки, покрытой волосками цвета ржавчины, обычно заметна примесь черных волосков (иногда еле заметная). Низ и бока туловища и 1 тергум брюшка в желтых или сероватых волосках. 2 тергум брюшка в светло коричневых или интенсивно желтых волосках. 3-5 тергумы в желтых волосках. Иногда к желтому опушению на 1 или 3 тергумах в более или менее значительном количестве примешаны коричневые волоски. Встречаются особи у которых желтое опушение замещается серым. У особо темных экземпляров спинка покрыта черными волосками с примесью коричневых волосков (иногда без таковой примеси), на общем фоне из серых волосков. В опушении 1-5 тергумов брюшка черные волоски всегда отсутствуют.



Сочетание признаков иное?

Двигаемся дальше

**СНАЧАЛА**

**Шаг назад**

**Королевы и рабочие социальных видов**

4 и 5 тергумы брюшка в желтых волосках. Волоски на спинке ровные. Спинка в ржаво-красных или темно-желтых волосках, 2 тергум брюшка в темно-желтых волосках, остальное тело в желтых волосках. Иногда низ тела и ноги в черно-коричневых волосках.  
**!На спинке нет примеси черных волосков!**

***Bombus muscorum* (Linnaeus, 1758)**

у сходно окрашенных форм *B. humilis* на спинке к рыжим волоскам обычно всегда примешаны черные! от *B. laesus* отличается густой пунктировкой висков (см. выше)

Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

3-5 тергумы брюшка с поперечными полосами из серых и черных волосков или с примесью черных волосков к серым или желтым.

Волоски на спинке, 1 и 2 тергумах брюшка цвета ржавчины. По бокам 2 тергума брюшка заметны пятна из черных волосков. Бока груди в серых волосках. Голова в темных волосках, часто с примесью светлых волосков на лбу.



ДА это *Bombus schrencki* Morawitz, 1881

Волоски на теле преимущественно серые.

Самки трех видов в фауне НСО очень близки по окраске и морфологии. Внимательно прочитайте описание для каждого из трех таксонов (кликните по названию вида чтобы перейти к описанию), чтобы правильно их идентифицировать.

[B. veteranus](#)



[B. pseudobaicalensis](#)



[B. deuteronomus](#)



Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

## Королевы и рабочие социальных видов

### *Bombus veteranus* (Fabricius, 1793)

Перевязь между крыльями более-менее хорошо ограничена (посмотрите для сравнения на фото двух похожих видов справа), на боках 2 тергума пятна из черных волосков отсутствуют, на основаниях 3-5 тергумов лишь небольшая примесь черных волосков, ясных перевязей они не образуют.



### *B. pseudobaicalensis*



### *B. deuteronimus*



Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

## Королевы и рабочие социальных видов

Перевязь между крыльями неясно ограничена, черные волоски на основаниях III-V тергумов образуют ясно выраженные перевязи

### *Bombus pseudobaicalensis* Vogt, 1911

Волоски на 2 тергуме брюшка обычно с оливковым оттенком или светло-желтые, без пучков черных волосков по бокам. Серое опушение без желтого оттенка.



### *Bombus deuteronymus* Schulz, 1906

Волоски на 2 тергуме брюшка темно-коричневые, коричневые или темно-желтые обычно с пучками черных волосков по бокам (иногда на их месте лишь отдельные черные волоски, редко их нет совсем). Серое опушение с желтым оттенком.



[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

**Королевы и рабочие социальных видов**

На спинке между основаниями крыльев имеется перевязь из черных волосков

Ширина участка из желтых волосков на передней части спинки равна или несколько меньше ширины перевязи из черных волосков между основаниями крыльев, но больше ширины участка из желтых волосков на щитке (все сравнения вдоль оси тела). Передний край 2 тергума брюшка, как и весь 1 тергум, в желтых волосках. Голова, ноги, большая часть 2 тергума брюшка и 3 тергум в черных волосках. 4 и 5 тергумы брюшка в белых волосках.

*Bombus hortorum* (Linnaeus, 1761)



Участки из желтых и черных волосков на спинке приблизительно равны по ширине. Передний край 2 тергума брюшка, как и весь 1 тергум, в желтых волосках. Ноги, большая часть 2 тергума брюшка и 3 тергум в черных волосках. 4 и 5 тергумы брюшка в белых волосках. Голова в смешанных светлых и темных волосках, бока груди и стернумы брюшка в светлых волосках.

*Bombus saltuarius* (Skorikov, 1931)



Сочетание признаков иное?

Двигаемся дальше

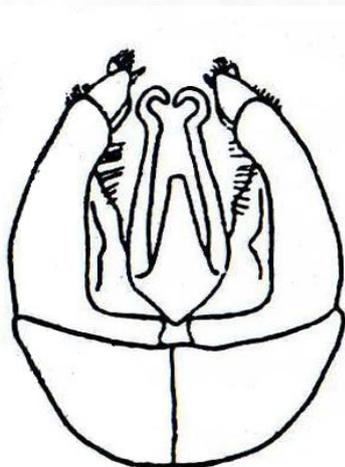
**Королевы и рабочие социальных видов**

Голова в черных волосках с примесью светлых, особенно на темени. Низ тела и бедра в светлых волосках, остальные части ног в черных. Спинка, бока груди и 1–2 тергумы брюшка в желто-рыжих волосках без примеси черных, часто рыжие волоски образуют отчетливое пятно в центре спинки и перевязь на 2 тергуме. 3 тергум брюшка в черных, 4–5 и иногда задний край 3 тергума в белых или в желтовато-белых волосках.

***Bombus consobrinus* Dahlbom, 1832**

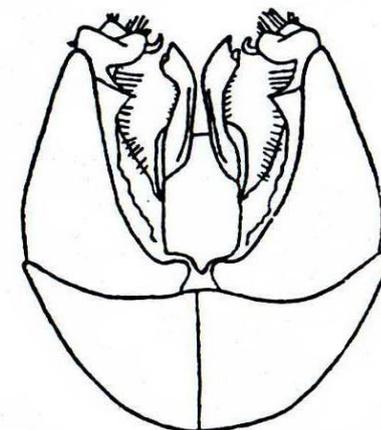
**Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.**

Гениталии как на фото и схемах



*B. modestus*

ДА



*B. terrestris*

ДА

Не похоже на то, что вы видите в микроскоп?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

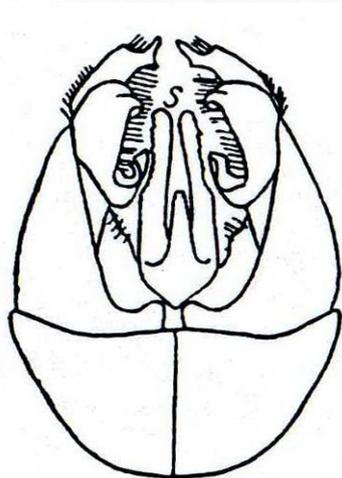
# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото и схемах



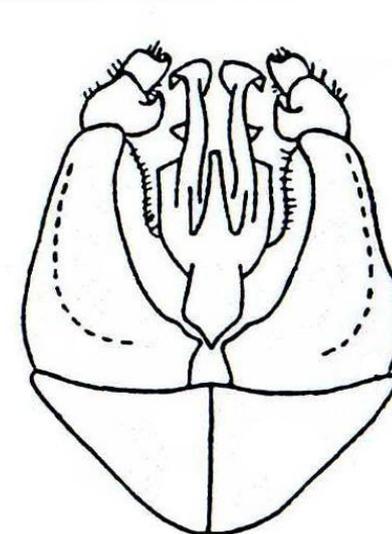
*B. consobrinus*



*B. hortorum*



*B. distinguendus*



*B. subterraneus*

ДА

ДА

Не похоже на то, что вы видите в микроскоп?

[Двигаемся дальше](#)

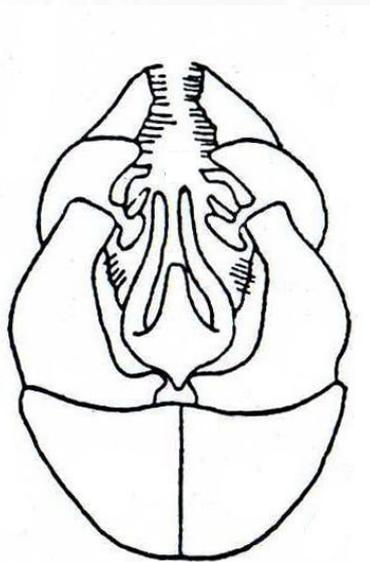
[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

Гениталии как на фото и схемах



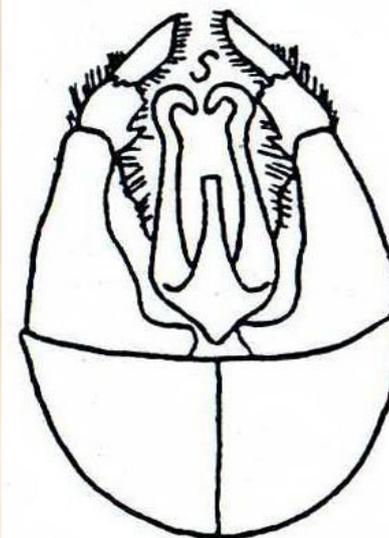
*B. mocsaryi*



*B. laesus*



*B. semenoviellus*



*B. serrisquama*

ДА

ДА

Не похоже на то, что вы видите в микроскоп?

[Двигаемся дальше](#)

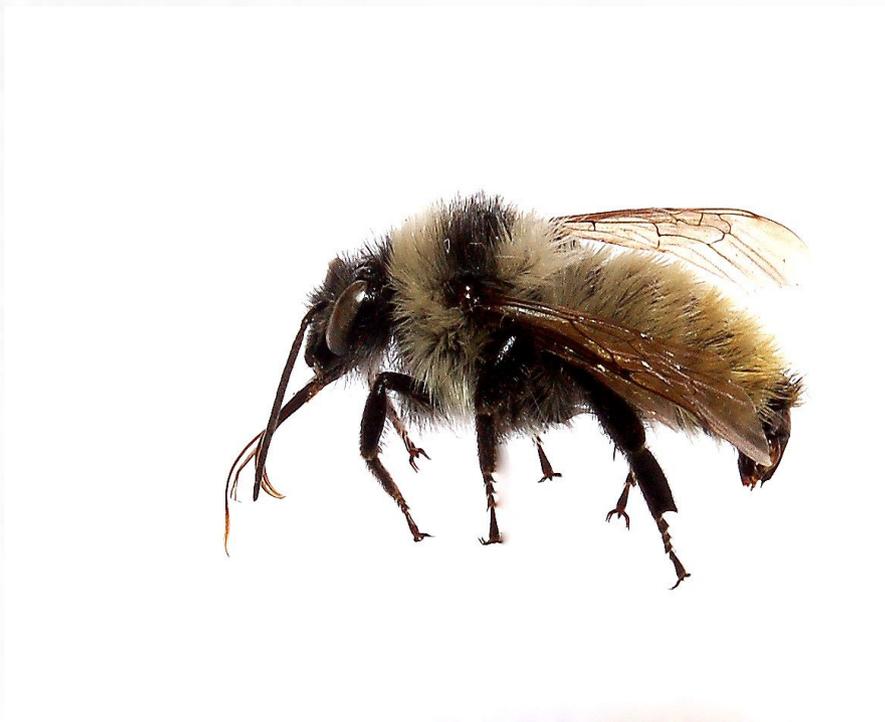
[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Тело в желтых или беловатых волосках, на спинке между основаниями крыльев с перевязью из черных волосков. Голова и ноги в черных волосках. Низ тела в светлых волосках.



ДА это *Bombus armeniacus* Radoszkowski, 1877

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Передняя часть спинки, щиток и 2 тергум брюшка в желтых или желтовато-белых волосках. Последние тергумы брюшка в белых волосках, на середине часто с примесью оранжевых (иногда все волоски слегка розоватые).



ДА это *Bombus confusus paradoxus* Dalla Torre, 1882

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Передняя часть спинки (иногда и щиток) в желтых волосках (в европейской части ареала встречаются особи, у которых почти вся черная, только на боках ее передней части имеются пучки желтых волосков). 4-6 тергумы брюшка в белых или слегка оранжеватых волосках, часто 4 тергум в оранжевых, а 5-6 в более светлых волосках.



ДА это *Bombus soroensis* (Fabricius, 1776)

Не похоже на то, что у вас в руках?

Двигаемся дальше

СНАЧАЛА

Шаг назад

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. лоб у основания усиков (не всегда), передняя часть спинки, бока туловища, щиток, 1 и передняя половина 2 тергума брюшка в желтовато-белых или в желтовато-серых волосках. Большая часть головы (часто полностью), широкая перевязь на спинке, задняя половина 2 и полностью 3 тергум брюшка, в черных волосках. 4–7 тергумы брюшка в оранжевых волосках. Задние голени по заднему краю обрамлены золотисто коричневыми (часто черными) волосками. Низ тела в белесых волосках.



**ДА это *Bombus sichelii* Radoszkowski, 1859**

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Вся спинка и 4-6 тергумы в волосках цвета ржавчины. Лоб, обычно бока туловища, низ тела и 1 тергум брюшка в серых волосках. Часто 1 тергум в желтых волосках, реже в черных. Темя, ноги, 2 и 3 тергумы или только 3 в черных волосках. В последнем случае 3 тергум волосках цвета ржавчины. Иногда на спинке присутствует треугольное пятно из черных волосков, тогда бока туловища могут быть в черных волосках.



ДА это *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763)

Не похоже на то, что у вас в руках?

Двигаемся дальше

СНАЧАЛА

Шаг назад

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. 4-6 тергумы брюшка в одноцветных оранжевых волосках (лишь иногда по заднему краю этих тергумов волоски светлее). Задние голени по заднему краю в рыжих волосках. Задние края брюшных стернумов в оранжевых или светло-оранжевых волосках.



ДА это *Bombus ruderarius* (Müller, 1776)

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Все тергумы брюшка в желтых или темно-желтых волосках, которые слегка темнее на 2 тергуме. Спинка в желтых или ржаво-красных волосках без примеси черных. Туловище снизу и с боков и голени в желтых волосках, реже в черных или темно-коричневых.



ДА это *Bombus muscorum* (Linnaeus, 1758)

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. 3-6 тергумы брюшка в черных волосках, задние края этих тергумов окаймлены серыми волосками. Спинка, 1 и 2 тергумы брюшка в волосках цвета ржавчины. На боках 2 тергума имеются пятнышки из черных волосков.



ДА это *Bombus schrencki* Morawitz, 1881

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Гениталии как на фото. Спинка в желтых, серых или коричневых волосках, как правило с примесью черных волосков (особенно по краям). тергумы брюшка в желтых, а 2 тергум обычно в буроватых волосках. На тергумах нет примеси черных волосков.



ДА это *Bombus humilis* Illiger, 1806

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Основная окраска волосков на теле серая, часто с желтоватым оттенком. Гениталии как на одном из фото ниже. Кликните по названию вида, чтобы перейти к его описанию.

*B. deuteronomus*

*B. veteranus*



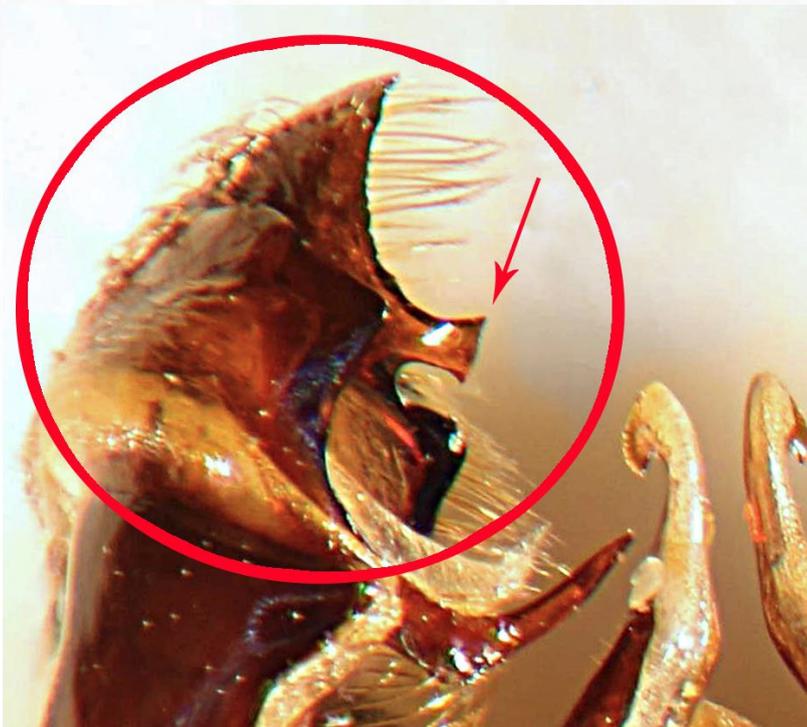
*B. pseudobaicalensis*



Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

*Bombus veteranus* (Fabricius, 1793)

Основная окраска волосков — светло-желтая либо серая, но с желтоватым оттенком. Перевязь из черных волосков на спинке сплошная (у основания крыльев к черным волоскам не примешаны серые), более-менее хорошо ограничена. 2 тергум брюшка в светло-желтых или оливковых волосках, без пятен из черных волосков по бокам. Черные волоски на основаниях 3-5 брюшных тергумов обычно не образуют ясных перевязей, а лишь примешаны к светлым, иногда черные волоски отсутствуют. Задние голени в черных и рыжих волосках.



Сомневаетесь? Посмотрите на описание 2 схожих видов:

[\*B. pseudobaicalensis\*](#)

[\*B. deuteronomus\*](#)

[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

*Bombus pseudobaicalensis* Vogt, 1911

Основная окраска волосков на теле серая либо темно-серая. У основания крыльев к черным волоскам примешаны серые, перевязь из черных волосков спереди и сзади неясно ограничена. 2 тергум брюшка почти в таких же волосках как и остальные тергумы, реже в светло-желтых, оливковых, еще реже в коричневых волосках, пятна из черных волосков на боках тергума отсутствуют. Черные волоски на основаниях 3-5 брюшных тергумов обычно не образуют ясных перевязей, лишь примешаны к светлым. Часто черные волоски имеются лишь на боковых частях этих тергумов. Задние голени в сероватых волосках.



Сомневаетесь? Посмотрите на описание 2 схожих видов:

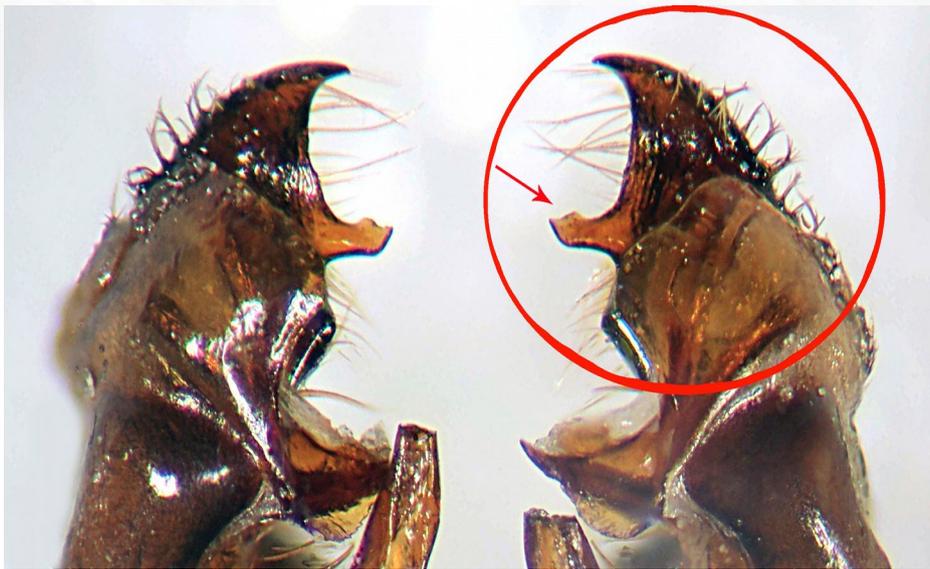
*B. veteranus*

*B. deuteronomus*

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

*Bombus deuteronymus* Schulz, 1906

Основная окраска волосков на теле серая, часто с желтоватым оттенком. У основания крыльев к черным волоскам примешаны серые, перевязь из черных волосков спереди и сзади неясно ограничена. 2 тергум брюшка обычно в бурых (темно-коричневых), реже в темно-желтых и желтых волосках, на его боковых частях имеются пятна из черных волосков (иногда только единичные волоски, совсем редко черные волоски отсутствуют). Черные волоски на основаниях 3-5 брюшных тергумов обычно образуют более-менее ясные перевязи, если лишь примешаны к светлым, тогда в равном соотношении. Задние голени в черных и серых волосках.



[http://zooex.baikal.ru/pictures/hymenoptera/Bombus\\_subbaicalensis.jpg](http://zooex.baikal.ru/pictures/hymenoptera/Bombus_subbaicalensis.jpg)

Сомневаетесь? Посмотрите на описание 2 схожих видов:

[\*B. veteranus\*](#)

[\*B. pseudobaicalensis\*](#)

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Спинка и 1 тергум брюшка (часто 1-3 тергумы) в волосках цвета ржавчины (иногда в темно-желтых волосках). 5-7 тергумы в белых волосках, остальное тело в черных волосках.



ДА это *Bombus hypnorum* (Linnaeus, 1758)

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

**Самцы социальных видов**

Основная окраска опушения – ярко-желтая (реже бледно-желтая). На голове присутствуют редкие черные щетинки. Центр спинки и 2 тергум брюшка более темные, 3–7 тергумы в черных волосках, задние края 3–5 тергумов в белесых волосках.



ДА это *Bombus modestus* Eversmann, 1852

На спинке между основаниями крыльев имеется перевязь из черных волосков. Передняя часть спинки, щитик, голова, ноги в желтых волосках. На голове и ногах к светлым волоскам примешаны черные. 3 тергум брюшка в черных волосках, остальные тергумы в грязно-белых волосках, желтых или желтоватых волосках.



фото Ю.Н. Данилова

ДА это *Bombus jonellus* (Kirby, 1802)

**Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.**

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Расстояние между средним и боковым глазками меньше половины диаметра среднего глазка. Передняя часть спинки и 2 тергум брюшка в желточно-охристых или охристо-желтых волосках. Голова, середина спинки, щиток, 1 и 3 тергумы брюшка, ноги в черных волосках, обычно без примеси светлых.



ДА это *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758)

Расстояние между средним и боковым глазками равно диаметру среднего глазка. Передняя часть спинки и 2 тергум брюшка в светло-желтых или беловатых волосках. Обычно на голове, 1 и 3 тергумах брюшка, средней части спинки, щитке и на ногах к черным волоскам в заметном количестве примешаны светлые волоски.



ДА это *Bombus lucorum complex*

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

**Самцы социальных видов**

Передняя часть спинки, щиток и 1 тергум брюшка в белых или светло-серых волосках, часто с желтоватым оттенком. 2 тергум брюшка в желтых волосках. 3 и большая часть 4 тергума брюшка в черных волосках, задняя часть 4, 5-6 тергумы в белых волосках. Задние голени по заднему краю в золотистых волосках. Голова преимущественно в светлых волосках.



ДА это *Bombus patagiatus* Nylander, 1848

Передняя часть спинки, щиток и 1 и 2 тергумы брюшка в светло- или темно-желтых волосках. Голова, 3 и большая часть 4 тергума брюшка в черных волосках, задняя часть 4, 5-6 тергумы в белых волосках. Задние голени по заднему краю в темных волосках.



ДА это *Bombus sporadicus* Nylander, 1848

Сомневаетесь?

[Вернитесь на шаг назад](#)

или

[Начните определение сначала.](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Передняя часть спинки, щиток, 1 тергум брюшка в желтых волосках, 4-6 тергумы в белых волосках. Перевязь на спинке между крыльями из черных волосков. Только верхняя треть боков груди в желтых волосках. Остальное тело в черных волосках.



ДА это *Bombus hortorum* (Linnaeus, 1761)

Передняя часть спинки, щиток, 1 и 2 тергумы брюшка в желтых волосках, 3 тергум в черных волосках, 4-6 тергумы в белых волосках. Перевязь на спинке между крыльями из черных волосков. Бока груди полностью в желтых волосках. Голова преимущественно в светлых волосках, лишь с примесью черных. На ногах к черным волоскам примешаны светлые.



ДА это *Bombus saltuarius* (Skorikov, 1931)

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Длина щек значительно превышает их ширину у основания жвал. Хоботок очень длинный. Голова в черных волосках с примесью светлых, особенно на темени. Низ тела и бедра в светлых волосках, остальные части ног в черных. Спинка, бока груди и 1–2 тергумы брюшка в желто-рыжих волосках без примеси черных, часто рыжие волоски образуют отчетливое пятно в центре спинки и перевязь на II тергуме. 3 тергум брюшка в черных, 4–5 и иногда задний край 3 тергума в белых или в желтовато-белых волосках. Часто 4-5 тергумы заняты черными волосками, а белые волоски обрамляют только их задние края. 6-7 тергумы брюшка в черных волосках

### *Bombus consobrinus* Dahlbom, 1832



[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

Все тергумы брюшка только в желтых или темно-желтых волосках без примеси черных

Низ тела в светлых волосках. 2 тергум брюшка обычно темнее, чем остальные.



ДА это *Bombus distinguendus* Morawitz, 1869

Низ тела в черных волосках. 2 тергум брюшка в таких же волосках как и остальные.



ДА это *Bombus fragrans* (Pallas, 1771)

Не похоже на то, что у вас в руках?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы социальных видов

На 2-3 тергумах брюшка всегда имеются черные волоски, хотя бы в небольшом количестве. Задний край 2 тергума в светлых волосках.

### *Bombus subterraneus* (Linnaeus, 1758)



[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)

Основная окраска опушения ярко желтая. На спинке ярко красные волоски образуют широкое пятно. Задний сегмент брюшка в черных волосках.



ДА это *Bombus laesus* Morawitz, 1875

Брюшко и спинка в желтых или желто-серых волосках, спинка посредине с округлым или ромбовидным пятном из черных волосков. Голова, низ тела и ноги в смешанных светлых и темных волосках в варьирующей пропорции.



ДА это *Bombus mocsaryi* Kriechbaumer, 1877

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

Самцы социальных видов

Передняя часть спинки, верхняя часть боков туловища, щиток, лоб, задние голени по заднему краю и 1 тергум брюшка в светло-желтых, реже в белесых волосках; между крыльями имеется хорошо ограниченная перевязь из черных волосков; 4–7 тергумы и задние края (иногда еле различимо) 2–3 тергумов в грязно-белых волосках часто с желтоватым оттенком.



ДА это *Bombus semenoviellus* Skorikov, 1910

Передняя часть спинки, бока туловища, щиток, 1 и 2 тергумы брюшка в желтых волосках. 3 тергум брюшка в черных волосках. Голова и ноги обычно в смешанных светлых и темных волосках (реже только в черных, или только в светлых). На спинке между основаниями крыльев черные волоски образуют перевязь. На лбу и по заднему краю задних голеней волоски иногда светлые. 4-7 тергумы брюшка в оранжево-красных волосках.



ДА это *B. cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888

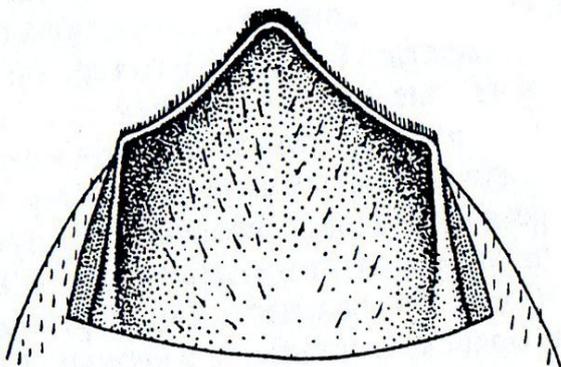
Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самки клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)

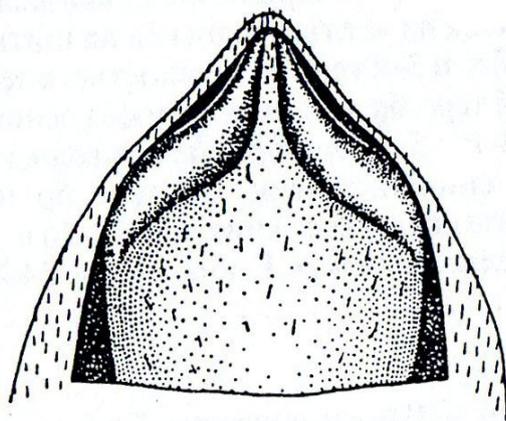
Строение 7-го стернума как на фото и схеме. Передняя часть спинки и щиток в светло-желтых или белесых волосках, часто с примесью черных (в европейских популяциях иногда черные волоски почти полностью вытесняют светлые). 5 тергум брюшка в оранжевых волосках. Остальное тело в черных волосках. Крылья коричневые.

### *Bombus rupestris* (Fabricius, 1793)



Сочетание признаков иное?

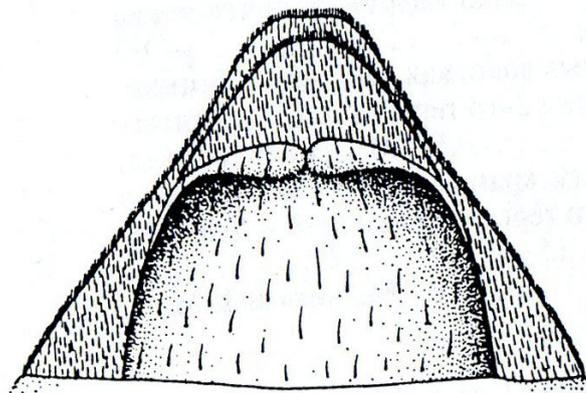
[Двигаемся дальше](#)

***Bombus campestris* (Panzer, 1801)**

Строение 7-го стернума брюшка как на фото и рисунке. 4 и 5 тергумы брюшка лишь по бокам в длинных светло-желтых волосках, середина этих тергумов в коротких черных волосках. Спинка в желтых волосках с неясно ограниченной перевязью из черных волосков между крыльями, чаще лишь с центральным пятном из черных волосков.

Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

*Bombus barbutellus* (Kirby, 1802)

Строение 7-го стернума брюшка как на фото и рисунке. Большая часть 4 и полностью 5 тергумы брюшка в светло-желтых или белых волосках. Спинка в желтых волосках с четкой перевязью из черных волосков между крыльями.

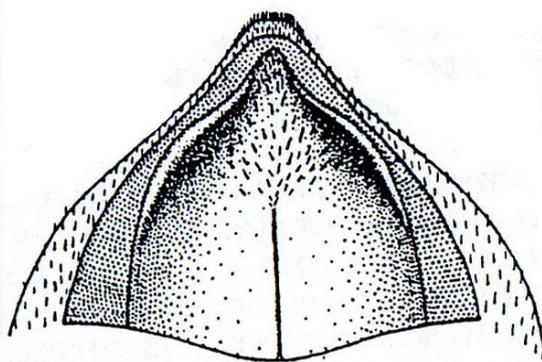


Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

***Bombus bohemicus* (Seidl, 1838)**

Строение 7-го стернума брюшка как на фото и рисунке. Спинка спереди с поперечной перевязью из желтых волосков, бока 3 и 5 тергумов в белых, реже в светло-желтых волосках. 4 тергум полностью в светлых волосках, остальное тело в черных волосках.



Сочетание признаков иное?

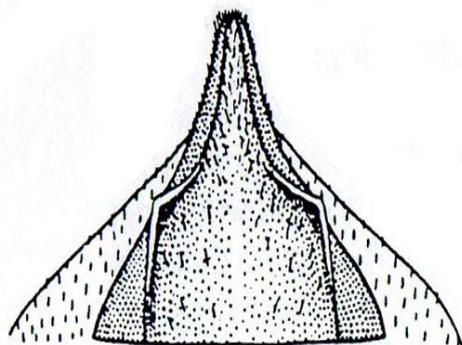
[Двигаемся дальше](#)

Самки клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)

Строение 7-го стернума брюшка как на фото и рисунке.



7 стернум *B. sylvestris*



Большая часть 3 тергума брюшка в оранжевых волосках, его бока, бока 5 и весь 4 тергум в желтых (оранжеватых) волосках. Часто на 5 тергуме волоски тоже оранжевые, а на 3 и 4 тергумах имеется заметная примесь черных волосков.



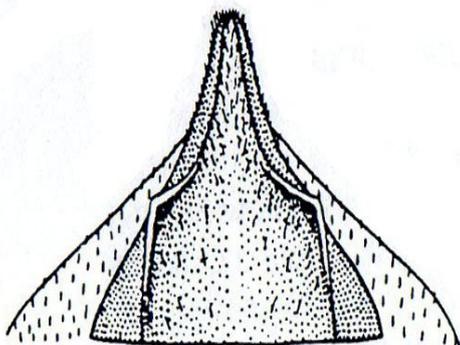
Задняя часть брюшка *B. quadricolor*

ДА

НЕТ

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

### *Bombus quadricolor* (Lepelletier, 1832)



Строение 7-го стернума



Задняя часть брюшка

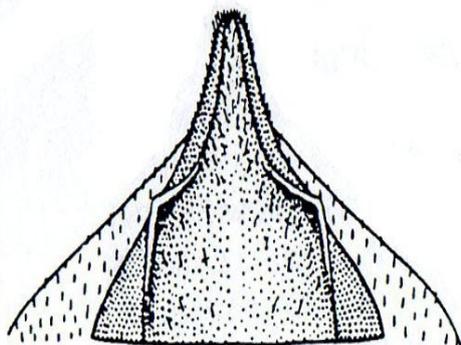


скапус

Строение 7-го стернума брюшка как на рисунке. Скапус в густых длинных волосках. Спинка спереди с поперечной перевязью из желтых волосков. Большая часть 3 тергума брюшка в оранжевых волосках, его бока, бока 5 и весь 4 тергум в желтых (оранжеватых) волосках. Часто на 5 тергуме волоски тоже оранжевые, а на 3 и 4 тергумах имеется заметная примесь черных волосков.

Сочетание признаков иное?

[Двигаемся дальше](#)

*Bombus sylvestris* (Lepeletier, 1832)

Строение 7-го стернума



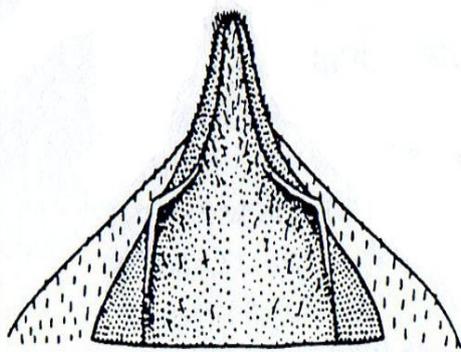
скапус

**!Скапус в редких волосках (или почти без волосков, часто волоски только в основании скапуса)!**

Строение 7-го стернума брюшка как на рисунке. Голова, ноги, большая часть груди, 1-3 и 5 тергумы брюшка в черных волосках. На передней части груди имеется хорошо выраженная перевязь из желтых волосков. 4 тергум брюшка и задние края боков 3 тергума в белых волосках. 6 тергум голый, блестящий.

**Сочетание признаков иное?**

**Двигаемся дальше**

*Bombus norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918)

Строение 7-го стернума



Задняя часть брюшка



скапус

**!Скапус по всей длине в густых коротких волосках!**

Строение 7-го стернума брюшка как на рисунке. Голова, ноги, большая часть груди, 1-3 тергумы брюшка в черных волосках. 5 тергум в коричневых волосках. Часто на боках 1 тергума имеется заметная примесь светлых волосков. На передней части груди имеется хорошо выраженная перевязь из желтых волосков. 4 тергум брюшка и задние края боков 3 тергума в белых волосках. 6 тергум голый, блестящий.

**Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.**

# Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

## Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)

### *Bombus quadricolor* (Lepelletier, 1832)

Гениталии как на фото справа. Последние сегменты брюшка (3-7) в оранжевых волосках: 4 тергум обычно в более светлых волосках, иногда 3 тергум преимущественно в черных волосках, а оранжевые волоски только по его заднему краю.



*B. norvegicus*

Гениталии как на фото, но сочетание признаков другое?

[Тогда жмите сюда](#)

Гениталии другого строения?

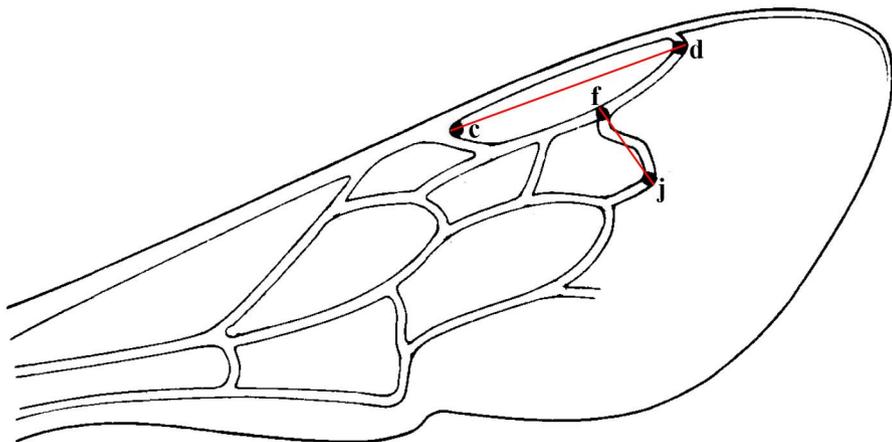
[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

## Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области

### Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)



Строение гениталий самцов группы "*sylvestris*" довольно изменчиво, поэтому данные признаки не могут служить надежным критерием для их видовой диагностики (кроме характерно окрашенных *B. quadricolor*) [Løken, Framstad, 1983]. Авторы упомянутой работы предлагают дополнительно измерять длину маргинальной ячейки (E, c-d) и ширины 2-й медиальной ячейки (F, f-j). Необходимо отделить одно переднее крыло, если оно скручено, то следует его размочить (можно подвергнуть кратковременному кипячению). Смоченное крыло поместить на предметное стекло и аккуратно расправить. Измерение E и F обязательно проводить при одинаковом увеличении. Данные величины следует подставить в каждую из формул ниже. Где будет получено наибольшее значение, там и будет искомое определение.

Кликните по названию вида, чтобы посмотреть фоторафии (*B. flavidus* для НСО не известен и не включен в данный определитель, хотя обитание возможно).

***B. sylvestris*:**  $-559.75326 + 145.72118 \times E + 2095.55930 \times F/E$

***B. norvegicus*:**  $-581.35304 + 167.99313 \times E + 1903.961220 \times F/E$

**\**B. flavidus*:**  $-504.88204 + 148.74006 \times E + 1873.10250 \times F/E$

**Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области**  
**Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)**

***Bombus sylvestris* (Lepeletier, 1832)**



6 тергум обычно в черных волосках, 4-5 стернумы в желтовато-белых или светло-оранжевых волосках.

***Bombus norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918)**



6 тергум обычно в коричневых волосках, 4-5 стернумы преимущественно в коричневых или черных волосках.

**[Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.](#)**

**Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области  
Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)**

Гениталии как на одной из фотографий ниже



**ДА**



**ДА**

Гениталии другого строения?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

**Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области**  
**Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)**

***Bombus campestris* (Panzer, 1801)**



Гениталии другого строения и/или окраска тела иная?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области  
Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)

*Bombus rupestris* (Fabricius, 1793)



Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

**Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области**  
**Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)**

***Bombus bohemicus* (Seidl, 1838)**



Гениталии другого строения и/или окраска тела иная?

[Двигаемся дальше](#)

[СНАЧАЛА](#)

[Шаг назад](#)

Ключ для определения видов шмелей (*Bombus*) Новосибирской области  
Самцы клептопаразитических видов (подрод *Psithyrus*)

*Bombus barbutellus* (Kirby, 1802)



фото Ю.Н. Данилова



фото Ю.Н. Данилова

Не похоже на то что у вас в руках? Зашли в тупик? Начните определение сначала.

1. Бывальцев А.М. Население шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Новосибирска и его окрестностей // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, вып3. С. 395–404.
2. Купьянская А.Н. Сем. Apidae — Апиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1. СПб.: Наука. 1995. С. 551–580
3. Панфилов Д.В. Шмели (Bombidae) Московской области // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1957а. Т. 65. вып. 6. С. 191–219.
4. Панфилов Д.В. *Bombus Latr. Psithyrus* Lep. // Определитель насекомых европейской части СССР, Hymenoptera. Т. 3. Ч. 1. Л.: Наука (В серии: Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 119). 1978. С. 508–519.
5. Песенко Ю.А. К методике количественных учетов насекомых-опылителей // Экология. 1972а. № 1. С. 89–95.
6. Песенко Ю.А. Номограмма для распределения видов животных по классам относительного обилия, построенная на основе пятибалльной логарифмической шкалы // Зоологический журнал. 1972б. Т. 51. вып. 12. С. 1875–1878.
7. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
8. Песенко Ю.А., Семкин Б.И. Измерение видового разнообразия сообществ и ширины экологических ниш видов: индуктивный плюралистический подход // Экосистемные исследования: историко-методологические аспекты. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. 1989. С. 133–159.
9. Песенко Ю. А. Пчелиные-галиктиды (Halictidae). Подсемейство Halictinae. Триба Nomioidini (в объеме фауны Палеарктики) // Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые. Том XVII, выпуск 1 (Новая серия, № 129). Ленинград: Изд-во Наука. 1983. 199 с.
10. Радченко В.Г., Песенко Ю.А.. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). Санкт-Петербург: ЗИН РАН. 1994. 350с.

# Литература

11. Brooks, R. W. Systematics and phylogeny of the anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae; Anthophorini) // Univ. Kansas Sci. Bull. 1988. No 53(9). P. 436-575.
12. Gerber H.S., Akre R.D. The external morphology of *Megachile rotundata* (Fabricius) // Melanderia. 1969. No 1. P. 1-36.
13. Ito M. Supraspecific classification of bumblebees based on the characters of male genitalia // Contributions from the Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University (B). 1985. No 20. 143 pp.
14. Løken A. Studies of Scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Norwegian Journal of Entomology. Vol. 20. No 1. 1973. 218 pp.
15. Løken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepeletiere (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. 1984. Suppl. 23. 45 pp.
16. Loken, A; Framstad, Eb. Contribution to the taxonomy of *Psithyrus Fernaldaespsithyrus* Hymenoptera: Apidae. Acta entomologica fennica. 1983. No. 2 (42). P. 46–50.
17. Michener C.D. Comparative external morphology, phylogeny, and classification of the bees // Bul. Amer. Mus. Nat. Hist. 1944. No. 82. P. 151-326.
18. Michener C.D. The bees of the World. Baltimore and London: Hopkins Univ. Press. 2000. 913 pp.
19. Richards O.W. The subgeneric divisions of the genus *Bombus* Latreille (Hymenoptera: Apidae) // Bulletin of the British museum (Natural history). Entomology. 1968. Vol. 22. No 5. 1968. P. 10–276.
20. Snodgrass R.E. Anatomy of the Honey Bee. Ithaca, New York: Cornell University Press. 1956. xiv + 334 p.
21. Williams P.H. A preliminary cladistic investigation of relationships among the bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Systematic Entomology. No 10. P 239- 255.
22. Williams P.H. The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bull. Mus. nat. Hist. (Ent.). 1991. Vol. 60. No 1. 1–204.
23. Williams P.H. *Bombus*. bumblebees of the World.  
URL: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/index.html>

Оригинальные ссылки Радченко и Песенко [1994] (раздел «Биология шмелиной семьи») опущены, также как и Бывальцева [2009] («Население шмелей антропогенных ландшафтов»).