

**ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ШМЕЛЕЙ
(HYMENOPTERA: APIDAE, BOMBINI) ЛЕСОСТЕПНОЙ
И СТЕПНОЙ ЗОН ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ**

А.М. Бывальцев

Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск.
E-mail: ByvAM@yandex.ru

В лесостепной и степной зоне Западно-Сибирской равнины отмечено 37 видов шмелей. Подавляющее большинство их относится к широко распространенным как в бореальных, так и суббореальных частях Палеарктики видам. Число суббореальных видов незначительно превышает количество бореальных, но первые значительно более обильны. Сравнительный анализ фаун шмелей различных районов Палеарктики указывает на принадлежность изучаемого региона к западно-центральнопалеарктическому выделу.

В мире насчитывается около 250 видов шмелей, из которых в Палеарктике обитает около 120 видов (Michener, 2000; Williams, 1998, Williams, 2011). В Западной Сибири встречаются представители двух родов: *Bombus* Latreille, 1802 – социальные шмели, и *Psithyrus* Lepeletier, 1832 – шмели-кукушки (облигатные клептопаразиты в гнездах социальных видов). Шмели – мезофильные умеренно-теплолюбивые (отчасти даже холодоустойчивые) насекомые. На севере они обитают в материковых и островных тундрах Арктики (в частности, на о. Новая Земля, о. Врангеля, северном побережье Гренландии). В горах шмели распространены до самой линии ледников. Напротив, в тропиках шмелей мало (за исключением горных районов). В полупустынях и пустынях шмели отсутствуют даже в оазисах с длительно и обильно цветущей растительностью (Панфилов, 1957а).

Район исследований

Границы района исследований приняты согласно карте суббореальных ландшафтов Западной Сибири и Северного Казахстана (Исаченко, Шляпников, 1989) и соответствуют географической границе Западно-Сибирской равнины

(рис. 1). На западе граница проходит по левобережью р. Тобол с долинами рек Исеть, Миасс, Уй и Аят и идет вдоль границ Зауральского плато и предгорий Урала. На востоке граница пролегает по предгорьям Салаира. Северная граница совпадает с таковой для лесостепной зоны (приблизительно по 57° с.ш.). На юго-западе регион ограничен Тургайским плато, Предтургайской равниной и западными склонами Кокчетавской возвышенности, с юга – Кокчетавской возвышенностью и Казахским мелкосопочником. На юго-востоке граница проходит от г. Семипалатинск через среднее течение р. Чарыш к району слияния рек Бия и Катунь.

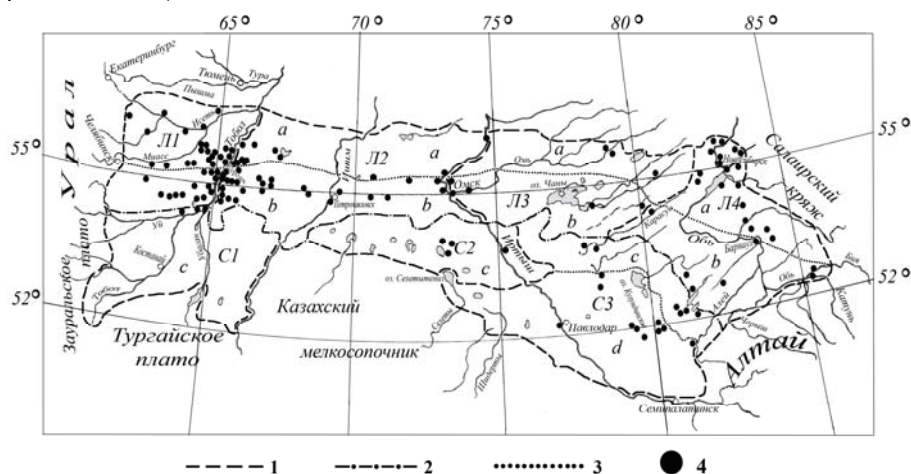


Рис. 1. Места сбора шмелей (●) в лесостепной и степной зонах Западно-Сибирской равнины. Границы: 1 – района исследований и провинций, 2 – природных зон, 3 – подзон. Природные зоны и подзоны: а – северная лесостепь, б – южная лесостепь; с – типичная степь, d – сухая степь; Л1 – Тобольская лесостепь; Л2 – Ишимская лесостепь; Л3 – Барабинская лесостепь; Л4 – Приобская лесостепь, С1 – Кустанайская степь; С2 – Прииртышская степь; С3 – Кулундинская степь.

Материалы и методика

Основой для данной работы послужили собственные сборы автора в 2000–2010 г. в окрестностях 40 пунктов в России (Курганская область, Новосибирская область, Алтайский край) и Казахстане (Североказахстанская область). Также изучены фондовые коллекции Зоомузея Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ), Зоологического института РАН (ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММГУ), кафедры общей биологии и экологии Новосибирского государственного университета (НГУ), кафедры зоологии и биоэкологии Курганского государственного университета (КГУ) и кафедры зоологии Алтайского государственного университета (АлтГУ) и частные коллекции В.Ю. Теплоухова и К.Б. Пономарева (г. Омск). Общий объем изученного материала составляет более 11 тыс. экз.

Статус и объем большинства приводимых таксонов приняты по каталогу Вильямса (Williams, 1998), однако *B. maculidorsis* (Skorikov, 1922), *B. saltuarius* (Skorikov, 1931) и *B. serrisquata* Morawitz, 1892 рассматриваются как самостоятельные виды.

Таксономический состав

Для лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины достоверно установлено обитание 30 видов из 11 подродов рода *Bombus* и 7 видов из 5 подродов рода *Psithyrus* (Бывальцев, 2008). Таким образом, видовое разнообразие трибы *Bombini* в районе исследований составляет около 15 % от мировой фауны и 31 % от фауны Палеарктики.

Видовое разнообразие рода *Bombus* лесостепной и степной зон Западной Сибири составляет 12 % от мировой фауны и 25 % от фауны Палеарктики. Наиболее богато представлен подрод *Thoracobombus* Dalla Torre, 1880 – 9 видов (около 50 % его разнообразия в Палеарктике). На втором месте находится подрод *Bombus* s. str. – 4 вида (67 %). По 3 вида зарегистрировано из подродов *Megabombus* Dalla Torre, 1880 (25 %), *Pyrobombus* Dalla Torre, 1880 (20 %) и *Subterraneobombus* Vogt, 1911 (43 %). Двумя видами представлены подроды *Cullumanobombus* Vogt, 1911 (40 %), *Laesobombus* Kruger, 1920 (67 %). Из остальных четырех подродов для района исследований известно по одному виду: *Melanobombus* Dalla Torre, 1880 (12,5 %), *Rhodobombus* Dalla Torre, 1880 (33 %) и 2 монотипических подрода – *Confusibombus* Ball, 1914 и *Kallobombus* Dalla Torre, 1880.

Видовое разнообразие рода *Psithyrus* в районе исследований составляет около 23 % от мировой фауны и приблизительно 47 % от фауны Палеарктики. Почти половина видов принадлежит подроду *Fernaldaepsithyrus* Frison, 1927 (3 вида, около 75 % разнообразия в Палеарктике), остальные представлены каждый одним видом: *Allopsithyrus* Popov, 1931 (50 %); *Ashtonipsithyrus* Frison, 1927 (33 %), *Metapsithyrus* Popov, 1931 (33 %) и *Psithyrus* s. str. (50 %).

Такое таксономическое соотношение и число зарегистрированных видов (как общее, так и каждого подрода в отдельности) согласуется с литературными данными по общему распространению этой группы в Палеарктике (Подболоцкая, 1988; Скориков, 1923; Попов, 1931).

Хорологическая характеристика

В статье использована номенклатура ареалов, предложенная К.Б. Городковым (1983, 1984, 1992), которая уже применялась для анализа ареологического состава фауны шмелей (Пеккаринен, 1988; Pekkarinen, Teräs, 1993), что в значительной мере облегчает нашу задачу.

Долготные типы ареалов:

Трансголарктические – виды, распространенные в Палеарктике и Неарктике.

Транспалеарктические – виды, распространенные от побережья Атлантики до Пацифики, в том числе на Курильских островах и в Японии.

Субтранспалеарктические – виды, широко распространенные в Азии (доходящие на восток до Пацифики) и ограниченно в Европе.

Евро-сибирские – виды, распространенные в Европе и Сибири. Включены виды, обитающие в Северной Африке, на Кавказе, Малой Азии, на Ближнем Востоке и Средней Азии. Для большинства видов восточная граница ареала проходит по Западной Сибири, лишь некоторые проникают на восток до Забайкалья или, как *B. semenoviellus* до р. Лена.

Центрально-восточнопалеарктические – виды, распространенные от Пацифики на запад до Приобья.

Широтные типы ареалов:

Аркто-температные – виды, широко распространенные от зоны тундр до сухих степей.

Температные – виды, широко распространенные в умеренном поясе, т. е. от степей до тайги, некоторые встречаются и в лесотундре.

Бореальные – виды, распространенные преимущественно в таежной зоне. В виду стациальной приуроченности к лесам многие из них в различной степени являются борео-монтанными и могут заходить в лесотундру, а некоторые обитают и в неморальной зоне. По интразональным ландшафтам (например пойменным) они проникают в лесостепную зону. Поэтому южная граница их распространения крайне разнообразна. Тем не менее, достаточно явная приуроченность к лесной зоне на территории Западно-Сибирской равнины (т. е. в регионе, где основной закономерностью в дифференциации ландшафтов является широтная зональность (Западная Сибирь..., 1963) и традиционное понимание этих видов как таежных (Панфилов, 1956, 1957б; Панфилов и др., 1961; Пеккаринен, 1988; Pekkarinen, Teräs, 1993), позволяет объединить их в одну группу и рассматривать в качестве типичных элементов бореальной фауны.

Суббореальные – виды, распространенные в неморальной, степной и лесостепной зонах и незначительно заходящие в тайгу.

Борео-монтанные – виды, которые обитают в горах и на равнинной части бореального пояса Европы, а южнее встречаются только в горных ландшафтах и лишь изредка на прилегающих равнинных территориях.

По долготной составляющей в фауне лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины преобладают виды с евро-сибирским типом ареалов (13 видов, или 35,1 % от выявленной фауны): *B. armeniacus*, *B. confusus*, *B. fragrans*, *B. laesus*, *B. ruderarius*, *B. semenoviellus*, *B. serrisquama*, *B. soroensis*, *B. subterraneus*, *B. sylvarum*, *B. terrestris*, *B. veteranus* и *Ps. quadricolor*. Лишь немногим им уступает группа транспалеарктов (12 видов, 32,4 %): *B. hortorum*, *B. humilis*, *B. hypnorum*, *B. muscorum*, *B. pascuorum*, *B. distinguendus*, *P. barbutellus*, *P. bohemicus*, *P. campestris*, *P. norvegicus*, *P. rupestris* и *P. sylvestris*. Субтранспалеарктическое распространение имеют 9 видов (24,3 %): *B. consobrinus*, *B. deuteronymus*, *B. maculidorsis*, *B. modestus*, *B. patagiatus*, *B. saltuarius*, *B. schrencki*, *B. sichelii*, и *B. sporadicus*. Виды с трансголарктическим (*B. jonellus* и *B. lucorum*)

и центрально-восточнопалеарктическим (*B. pseudobaicalensis*) типом ареала немногочисленны и составляют 5,4 % и 2,7 % соответственно.

В широтном отношении преобладают виды с температурным распространением: *B. deuteronymus*, *B. distinguendus*, *B. hortorum*, *B. hypnorum*, *B. maculidorsis*, *B. muscorum*, *B. pascuorum*, *B. ruderarius*, *B. sichelii*, *B. soroeensis*, *B. veteranus*, *P. barbutellus*, *P. campestris*, *P. norvegicus*, *P. quadricolor*, *P. rupestris* и *P. sylvestris* (17 видов, или 45,9 % от выявленной фауны). Суббореальных видов десять (27,0 %): *B. armeniacus*, *B. confusus*, *B. fragrans*, *B. humilis*, *B. laesus*, *B. pseudobaicalensis*, *B. serrisquama*, *B. subterraneus*, *B. sylvorum* и *B. terrestris*. Семь видов (18,9 %) имеют бореальное распространение (*B. consobrinus*, *B. modestus*, *B. patagiatus*, *B. saltuarius*, *B. schrencki*, *B. semenoviellus* и *B. sporadicus*). Виды с аркто-температными широтными ареалами (*B. jonellus*, *B. lucorum* и *P. bohemicus*) составляют 8,1 %.

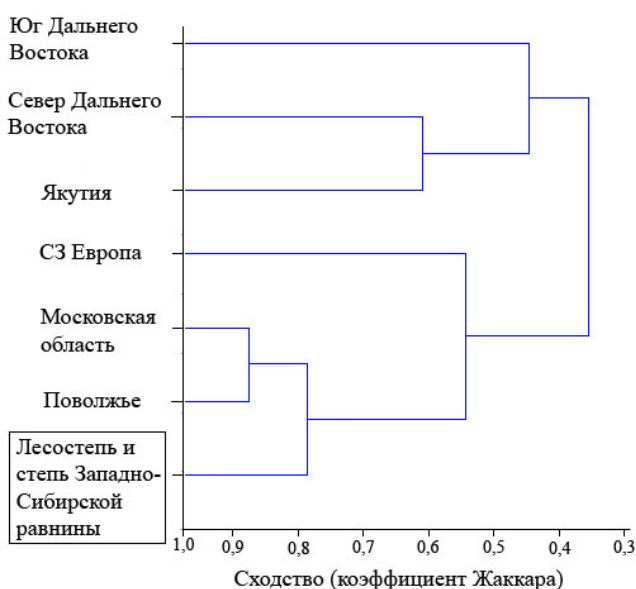


Рис. 2. Сходство фаун шмелей различных районов Палеарктики.

Высокая доля евро-сибирских видов шмелей в лесостепной и степной зонах Западно-Сибирской равнины указывает на принадлежность региона к западно-центральнопалеарктическому выделу, что подтверждается сравнительным анализом фаун этих насекомых различных районов Палеарктики. Выбор регионов для сравнения обусловлен хорошей изученностью местных фаун шмелей и наличием опубликованных списков (Панфилов, 1957б; Березин и др., 1996; Ефремова 1988, 1991; Сысолетина 1967, 1974; Давыдова, Песенко, 2002; Pekkarinen, Teräs, 1993; Proshalykin, 2004; Proshalykin, Kupianskaya, 2005).

Наиболее показательна дендрограмма, построенная методом UPGA (по невзвешенному среднему арифметическому сходству парных групп) на основе коэффициента Жаккара (рис. 2). Сравнимые фауны шмелей четко разделяются на 2 кластера: кластер I образован фаунами Дальнего Востока и Якутии, а II – Европы (как части света) и района наших исследований. Связь между этими двумя фаунистическими комплексами осуществляется преимущественно за счет трансголарктов, транспалеарктов и субтранспалеарктов. Некоторая общность фауны Северо-Западной Европы с фаунами шмелей Дальнего Востока и Якутии обусловлена присутствием представителей ряда арктических видов – *B. balteatus* Dahlbom, 1832, *B. hyperboreus* Schünherr, 1809, *B. polaris* Curtis, 1835, сугубо таежного *B. cingulatus* Wahlberg, 1854, борео-монтанного *P. flavidus* Eversmann, 1852 и аркто-бореомонтанного *B. lapponicus* (Fabricius, 1793). Общими видами для всех региональных фаун шмелей Европы (кластер II) являются евро-сибирские *B. confusus*, *B. ruderarius*, *B. soroensis*, *B. subterraneus*, *B. sylvarum*, *B. terrestris*, *B. veteranus* и *P. quadricolor*, которые отсутствуют в фаунах Якутии и Дальнего Востока (кластер I).

Таблица 1
Распределение видов шмелей с разными типами ареалов по классам обилия

Класс обилия	Типы ареалов						Всего видов:
	Долготные			Широтные			
	TGo, TP, ST	ES	ECP	Ate, Te	Bo	SBo	
I и II	9	5	1	6	5	4	15
III	7	6	-	9	1	3	13
IV	5	2	-	3	1	3	7
V	2	-	-	2	-	-	2
Всего видов:	23	13	1	20	7	10	37

Примечание. Классы обилия: I – редкие, II – малочисленные, III – со средним обилием, IV – обычные, V – многочисленные. Типы ареалов: TG – трансголарктический, TP – транспалеарктический, ST – субтранспалеарктический, ES – евро-сибирский, ECP – восточно-центральнопалеарктический; ATe – аркто-температный, Te – температурный, Bo – бореальный, SBo – суббореальный.

В фаунах шмелей сравниваемых регионов есть виды, которые присутствуют только на территории какого-то одного из них, но при этом не являются эндемиками. Больше всего таких видов на юге Дальнего Востока: *B. anachoreta* Skorikov, 1914, *B. ardens* Smith, 1879, *B. beaticola* (Tkalcu, 1968), *B. diversus* Smith, 1869, *B. exil* (Skorikov, 1922), *B. hypocrita* Perez, 1905, *B. ignitus* Smith, 1869, *B. oceanicus* Friese, 1909, *B. praemarinus* Panfilov, 1951, *B. tricornis* Radoszkowski, 1888, *B. unicus* Morawitz, 1883, *B. ussurensis* Radoszkowski, 1869 и *P. chinensis* (Morawitz, 1890). Из сравниваемых фаун только на севере Дальнего Востока отмечены *B. defector* Skorikov, 1910 и *B. tichenkoi* (Skorikov, 1925). Общим для севера и юга Дальнего Востока и не встречающимся в других регионах является *B. czerskii* Skorikov, 1910. Оригинальными для фауны шмелей Северо-Западной Европы являются *B. alpinus* (Linnaeus, 1758) и *B. monticola*

Smith, 1844; для Поволжья – *B. argillaceus* (Scopoli, 1763). В фаунах Московской области и лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины специфичные виды шмелей отсутствуют.

Таким образом, лесостепная и степная зоны Западно-Сибирской равнины заселены преимущественно широко распространенными видами шмелей. Обращает на себя внимание как относительно высокое обилие шмелей в регионе, так и достаточно сбалансированное сочетание здесь бореальных и суббореальных элементов (табл. 1). Смешанный характер фауны в первую очередь объясняется географическим положением Западно-Сибирской равнины и ее ландшафтной неоднородностью. Около половины всей площади занимает лесостепь – своеобразный экотон между степью и тайгой. Высокая облесенность этой зоны обуславливает возможность обитания в некоторых ее районах таежных видов. Значительные площади степей и наличие в лесостепи обширных луговых пространств с пятнами степной растительности способствуют увеличению здесь южных элементов. В результате масштабной вырубке лесов облесенность лесостепи снизилась до 10–25 % (Мордкович, 2006). Разумеется, это не могло не сказаться на видовом составе шмелей в лесостепной зоне. Определенное влияние на видовой состав оказывает расположение региона, поэтому здесь присутствуют виды, распространенные как преимущественно в Западной (*B. sylvarum*), так и в Восточной Палеарктике (*B. pseudobaicalensis*).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки молодых российских ученых МК-7395.2010.4.

ЛИТЕРАТУРА

Бывальцев А.М. Фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомологический журнал. 2008. Т. 7, вып. 2. С. 141–147.

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

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

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Атлас. Карты 179–221. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.

Городков К.Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб., 1992а. С. 45–55.

Давыдова Н.Г., Песенко Ю.А. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) Якутии. 1 // Энтомологическое обозрение. 2002. Т. 81, вып. 3. С. 582–599.

- Ефремова З.А.* Фауна и экология шмелей-кукушек (Hymenoptera, Apidae) Поволжья // Энтомологическое обозрение. 1988а. Т. 67, вып. 3. С. 523–529.
- Ефремова З.А.* Шмели Поволжья. Ульяновск: Изд-во УГПИ, 1991. 92 с.
- Западная Сибирь.* М.: Изд-во АН СССР. 1963. 488 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А.* Ландшафты (Природа Мира). М.: Мысль, 1989. 540 с.
- Мордкович В.Г.* Особенности структурной организации и биогеографический статус энтомокомплекса западно-сибирского лесостепья // Евразийский энтомологический журнал. 2006. Т. 5, № 3. С. 181–189.
- Панфилов Д.В.* К экологической характеристике шмелей в условиях Московской области // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1956. Т. 61. С. 467–483.
- Панфилов Д.В.* О географическом распространении шмелей (*Bombus*) в Китае // Acta Geographica Sinica (Beijing). 1957a. Vol. 23, N 3. С. 221–239.
- Панфилов Д.В.* Шмели (Bombidae) Московской области // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1957б. Т. 65, вып. 6. С. 191–219.
- Панфилов Д.В., Россолимо О.Л., Сыроечковский Е.Е.* К фауне и зоогеографии шмелей (Bombinae) Тувы // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1961. № 6. С. 106–113.
- Пеккаринен А.* Евросибирский элемент в фауне шмелей Фенноскандии (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* и *Psithyrus*) // Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. Л.: Изд-во ЗИН РАН. 1988. С. 115–122.
- Подболоцкая М.В.* Анализ распространения палеарктических шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) // Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. Л.: Изд-во ЗИН РАН. 1988. С. 142–147.
- Скориков А.С.* Шмели Палеарктики. Часть I. Общая биология. (С включением зоогеографии) // Известия Северной областной станции защиты растений от вредителей. 1923. Т. 4, вып. 1. С. 1–160.
- Сысолетина Л.Г.* Фауна шмелей Чувашии // Ученые записки Чувашского гос. пед. института. Серия биологических наук. 1967. № 23. С. 111–121.
- Сысолетина Л.Г.* Род *Bombus* — Шмели. Род *Psithyrus* — Шмели-кукушки // Животный мир Кировской области. Т II. Киров. 1974. С. 272–278.
- Michener C.D.* The bees of the World. Baltimore and London: Hopkins Univ. Press, 2000. 913 p.
- Pekkarinen A., Törras I.* Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae) // Ann. Zool. Fennici. 1993. Vol. 30. P. 187–208.
- Pekkarinen A., Törras I., Viramo J., Paatela J.* Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus*) in eastern Fennoscandia // Notulae Entomologicae. 1981. No 61. P. 71–89.
- Попов В.В.* Zur Kenntnis der paläarktischen Schmarotzerhummeln (*Psithyrus* Lep.) // Eos, Revista Espanola de Entomologia. 1931. Bd 7, H. 2. P. 131–209.
- Proshchalykin M. Yu.* A check list of the bees (Hymenoptera, Apoidea) of the southern part of the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2004. No 143. P. 1–17.
- Proshchalykin M. Yu., Kupianskaya A.N.* The bees (Hymenoptera, Apoidea) of the northern part of the Russian Far East // Far Eastern Entomologist. 2005. No 153. P. 1–39.
- Williams P.H.* An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bull. Mus. nat. Hist. (Ent.). 1998. Vol. 67, No 1. P. 79–152.
- Williams P.H.* *Bombus*. bumblebees of the World. URL: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/index.html> (20.03.2011).

ZOOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF THE BUMBLE BEES FAUNA
(HYMENOPTERA: APIDAE, BOMBINI) OF THE FOREST-STEPPE
AND STEPPE LIFE ZONES OF THE WEST SIBERIAN PLAIN

A.M. Byvaltsev

Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia.

Thirty seven species of bumble bees are known from the forest-steppe and steppe zones of the West Siberian Plain. Most of them are widespread in the boreal and subboreal parts of Palaearctic region. Number of subboreal species not distinctly prevails over boreal one, but the species of the first group are much more abundant. Analysis of the bumble bee fauna in different parts of Palaearctic region shows that West Siberian Plain belongs to the West-Central Palaearctic subregion.