Филиппов, Николай Ильич. Разнообразие и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) европейского Северо-Востока России : диссертация ... кандидата биологических наук : 03.02.08 / Филиппов Николай Ильич; [Место защиты: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН].- Сыктывкар, 2014.- 194 с.: ил. РГБ ОД, 61 14-3/753

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РАН

04201 4 5 81 35

*&*

***17***

**ФИЛИППОВ НИКОЛАЙ ИЛЬИЧ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЯ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, AP1DAE, BOMBUS LATR.) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

03.02.08 - экология (биология)

ДИССЕРТАЦИЯ на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор М.М. Долгин

Сыктывкар

2014

стр.

ВВЕДЕНИЕ 3

1. [ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ 8](#bookmark3)
2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЕВРОПЕЙС­КОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ 19
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ 29
4. СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ И ЛАНДШАФ ГНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ШМЕЛЕЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО- ВОСТОКА РОССИИ 34
   1. Таксономическая структура 34
   2. Ландшафтно-биотопичсское распределение 39
5. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ШМЕЛЕЙ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ 51
6. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ШМЕЛЕЙ ГОРОДА СЫКТЫВКАРА И

ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ 91

1. ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ ВИДОВ ШМЕЛЕЙ РЕСПУБЛИКИ КОМИ ПО КРИТЕРИЯМ МЕЖДУНАРОДНОГО СОЮЗА ОХРАНЫ ПРИРОДЫ 100
2. [КОНСОРЦИОННЫЕ СВЯЗИ ШМЕЛЕЙ С РАСТЕНИЯМИ 107](#bookmark4)

[ВЫВОДЫ 119](#bookmark11)

ЛИТЕРАТУРА 121

ПРИЛОЖЕНИЯ 136

**Актуальность темы.** Проблема сохранения биологического разнообразия и выявление механизмов поддержания устойчивости природных комплексов в условиях антропогенного воздействия на современном этапе являются фундаментальными задачами в биологии.

Одним из наиболее важных аспектов этой деятельности является проведение эколого-фаунистических исследований по различным группам животных с целью достижения знаний о структурно-функциональной организации природных экосистем для разработки скоординированной стратегии охраны разнообразия живого на всех его иерархических уровнях.

Шмели (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) - широко распространенная и многочисленная группа насекомых, особенно в условиях Севера (Goulson, 2010). Благодаря своей холодоустойчивости за счёт поддержания более высокой температуры тела по сравнению с окружающей их средой и широкому спектру кормовых растений (Kunze, Gumbert, 2001; Williams. 2007), они хорошо адаптировались к суровым условиям обитания. В таежной зоне Евразии шмели составляют 55-70%, а в тундровых биогеоценозах - 85-95% от общего числа пчелиных (Панфилов, 1968) и играют существенную роль в функционировании экосистем как основные и наиболее эффективные опылители энтомофильных растений, в том числе редких и охраняемых видов (Dieringer, 1982).

В последнее время часто наблюдается синдром самопроизвольного распада колоний или синдром разрушения колоний (СCD - Colony Collapse Disorder) медоносных пчёл (Hayes, 2007). В связи с этим роль и значение шмелей еще больше возрастает, как альтернативных опылителей, способных заменить пчёл.

В то же время уязвимость многих видов шмелей, численность которых сокращается при усилении антропогенной нагрузки в условиях промышленного освоения Севера, может служить индикатором состояния природной среды (Celary, 2007; Alanen, 2009).

Шмели на европейском Северо-Востоке России изучены недостаточно. Имеются списки видов части территории и несколько работ, посвящённых

биологии шмелей (Производительные силы.... 1953; Купчикова, 1954, 1959, 1960; Седых. 1974; Болотов. Колосова. 2007; Колосова, Потапов, 2011). Причём, большинство имеющихся работ касается сельскохозяйственных угодий и антропогенно трансформированных биоценозов. Поэтому особый интерес вызывают исследования шмелей в ненарушенных и малонарушенных сообществах.

Исследования видового разнообразия, биологии и экологии шмелей будет способствовать более эффективному использованию данных насекомых в природоохранных, хозяйственных и иных целях, сохранению редких и исчезающих видов.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы являлось изучение видового разнообразия и экологии шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.)

ненарушенных и антропогенно трансформированных биоценозов европейского Северо-Востока России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию и выявить таксономическую структуру населения шмелей *(Bombus* Latr.) европейского Северо-Востока России.
2. Определить их ландшафтно-биотопическое распределение.
3. Изучить видовое разнообразие шмелей особо охраняемых природных и антропогенно трансформированных территорий.
4. Выявить консорционные связи шмелей с растениями.
5. Оценить численность видов шмелей Республики Коми по критериям Международного союза охраны природы.

**Связь работы с научными программами.** Работа соответствует направлениям 43 «Экология организмов и сообществ» и 44 «Биологическое разнообразие» Программы фундаментальных исследований РАН на 2008-2012 годы в области биологических наук. Исследования выполнены в рамках госбюджетных тем лаборатории Экологии наземных и почвенных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии Коми научного центра УрО РАН «Оценка состояния видового разнообразия наземных и почвенных беспозвоночных Северо-Востока Европы» (2004-2006 гг.), «Разнообразие и пространственно-экологическая организация животного населения европейского Северо-Востока» (2006-2008 гг.), «Структурно-функциональная организация животного мира европейского Северо-Востока России» (2009-2011 гг.), «Разнообразие и экология животных естественных и антропогенных ландшафтов европейского Северо-Востока России» (2012-2014 гг.), а также Государственного контракта, финансируемого из бюджета Республики Коми по теме «Инвентаризация биологического разнообразия особо охраняемых природных территорий Республики Коми» (2006-2011 гг.) и Международного проекта ПРООН/ГЭФ по теме «Инвентаризация биоразнообразия ООПТ РК и выявление перспективных для включения в состав ООПТ РК территорий» (2009-2011 гг).

**Научная новизна.** Проведена инвентаризация видового разнообразия шмелей европейского Северо-Востока России. Доказан высокий уровень видового богатства шмелей исследованного региона. Выявлено 36 видов из 11 подродов, из них *Bombus deuteronymus* указывается для региона впервые. Из списка ранее известных на европейском Северо-Востоке видов шмелей исключены *Bombus ruderatus* и *Bombus cullwnanus*, поскольку область их распространения располагается значительно южнее исследованного региона и нами не зарегистрированы. Для 27 видов шмелей уточнены границы распространения на Севере, данные включены в «Атлас перепончатокрылых Европы» (hUp://w\vw.zoolouie. umh.nc.be/hvincnoptera. 2013). Впервые

проанализировано ландшафтно-биотопическое распределение шмелей, выделено 6 экологических групп (эвритопная, луговая, лесная, лугово-болотная, лугово­лесная, лугово-петрофильная) по приуроченности к местообитаниям. Раскрыты консорционные связи шмелей с растениями в исследуемом регионе. Впервые изучено видовое разнообразие и экология шмелей особо охраняемых и антропогенно-трансформированных территорий Республики Коми. Показано, что особо охраняемые природные территории выполняют свою основную функцию - сохранение редких и исчезающих видов животных. Проведена оценка численности видов шмелей республики по критериям Международного союза охраны природы.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследования вносят существенный вклад в познание шмелей европейского

Северо-Востока России. Данные по видовому составу и распространению шмелей представлены в «Атласе перепончатокрылых Европы» (hltp://www.^ooloeie.i)mh.ac.be/hvmenopteni. 2013). Сведения о редких и исчезающих видах шмелей использованы в Красной книге Республики Коми (2009). По результатам оценки численности видов шмелей по критериям Международного союза охраны природы рекомендовано к четырем охраняемым в Республике Коми видам при подготовке следующего гадания Красной книги добавить еще два вида *Bombus (Лі) hyperboreus* и *Bombus (Си.) semenoviellus*, чтобы привести сё в соответствие с международными стандартами. В дальнейшем результаты исследования могут быть использованы в экологическом мониторинге и при подготовке кадастра животного мира европейского Северо-Востока России, в сельском хозяйстве для повышения урожайности культурных растений.

Полученные данные внедрены и используются в учебном процессе в Сыктывкарском государственном университете в лекционных курсах «Зоология беспозвоночных», «Экология и рациональное природопользование», «Биоразнообразие и устойчивость экосистем», «Местная фауна», в лабораторных практикумах, при проведении учебных и производственных практик студентов, выполнении курсовых и дипломных работ.

**Личный вклад автора.** Автором составлена программа исследований, выполнены многолетние полевые работы, проведены обработка полученных материалов, анализ и обобщение данных.

**Апробация работы.** Материалы диссертации доложены и обсуждены на конференциях молодых ученых Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013), Всероссийской научно-практической конференции «Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала» (Сыктывкар, 2005). Международной научно- практической конференции «Антропогенная динамика природной среды» (Пермь, 2006), Всероссийских научно-практических конференциях с международным участием «Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития» (Киров, 2007. 2008), XIII съезде Русского

энтомологического общества «Проблемы и перспективы общей энтомологии» (Краснодар, 2007). XIV съезде Русского энтомологического общества. (Санкт- Петербург, 2012), Международной научной конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений» (Санкт-Петербург, 2007), Всероссийской конференции с международным участием «Северные территории России: Проблемы и перспективы развития» (Архангельск, 2008), II Симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Санкт-Петербург, 2010), Международной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке» (Санкт-Петербург, 2011), II Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере» (Сыктывкар, 2013). Всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Сыктывкар, 2013).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 22 работы, из них - 3 статьи в рецензируемых журналах перечня ВАК РФ и 3 коллективные монографии.

**Структура и объём диссертации.** Диссертация *состоит из* введения, восьми глав, выводов, списка литературы, включающего 174 источника, в том числе 54 иностранных, и приложения. Общий объём рукописи, включая 16 таблиц и 39 рисунков, составляет 194 страницы, из которых основной текст составляет 135 страниц. В приложение вынесены: аннотированный список, карты распространения шмелей в регионе, а также список консорционных связей растений с представителями рода *Bombus* Latr.

выводы

1. На европейском Северо-Востоке России зарегистрировано 36 видов шмелей, относящихся к 11 подродам. Преобладают подрода *Psithyrus* (9), *Thoracobombus* (7), *Pyrobombus* (6). Подрода *Bombus* sensu stricto, *Alpinobombus* и *Megabombus* включают от 2 до 4 видов, *Laesobombus, Kallobombus*, *Subterraneobombus*, *Cullumanobombus* и *Melanobombus* представлены одним видом каждый. Впервые для европейского Северо-Востока России указывается *Bombus (Thoracobombus) deuteronymus* Schulz. 1906. Из списка ранее известных на европейском Северо-Востоке видов шмелей исключены *Bombus ruderatus* и *Bombus cullumanus*, присутствие которых в регионе не подтверждено нашими исследованиями.
2. В направлении с юга на север видовое богатство шмелей уменьшается от 31 в средней тайге до 6 видов в типичной тундре. По биотопической приуроченности шмелей выделено 6 экологических групп: эвритопная, луговая, лугово-лесная, лугово-болотная, лугово-петрофильная и лесная. В структуре топических комплексов преобладает эвритопная группа, доля которой при продвижении к северу увеличивается с 32% в средней тайге до 100% в типичной тундре.
3. Показано, что особо охраняемые природные территории выполняют свою основную функцию - сохранение редких и исчезающих видов животных. На особо охраняемых природных территориях отмечается высокий уровень видового разнообразия шмелей. Наибольшим видовым богатством и численностью характеризуются луга и лиственные леса. Графики рангового распределения соответствуют логарифмическим и логнормальным типам распределения, что свидетельствует о слабой нарушенное™ этих территорий. На всех исследованных особо охраняемых природных территориях таёжной зоны обитают 3 вида шмелей: *Bombus (Th.) muscorum, Bombus (Th.) schrencki* и *Bombus (Bo. s. str.) sporadicus,* занесённые в Красную книгу Республики Коми.
4. На антропогенно трансформированных территориях, несмотря на достаточно высокое видовое разнообразие шмелей, ранговое распределение видов соответствует геометрической модели, что свидетельствует о нарушенное™ этих экосистем.
5. По результатам оценки численности видов шмелей по критериям Международного союза охраны природы к четырем охраняемым в Республике Коми видам при подготовке следующего издания Красной книги рекомендовано включить еще два вида *Bombus (Al.) hyperboreus* и *Bombus (Си.) semenoviellus,* чтобы привести сё в соответствие с международными стандартами.
6. Установлены консорционные связи шмелей с 69 видами растений из 21 семейства. На европейском Северо-Востоке России шмели предпочитают растения, относящиеся к семействам Fabaceae. Rosaceae, Onagraceae, Geraniaceae, Scrophulariaceae, Polygonaceae, Grossulaceae и Lamiaceae, что в целом характерно для всего Севера Европы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адаховский Д. А. Изучение фауны, экологии и разнообразия

шмелиных Удмуртии. Ижевск, 2007. 107 с.

1. Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и

происхождением видовых популяций // Зоол. журнал. 1957. Т. 36, №2. С. 1609- 1629.

1. Атлас Архангельской области / Под ред. В.Д. Фёдорова. М., 1976. 47
2. Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И.

Таскасва, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 396 с.

1. Атлас Республики Коми / Под ред. Э.А. Савельевой. М.: ДИК, 2001.

552 с.

1. Башилов В.И. Разломы фундамента Севера Восточно-Европейской платформы, их тектоническое значение и методы выявления // Геология и геохимия Севера европейской части СССР. М., 1983. С. 105-119.
2. Бертон Р. Чувства животных. М., 1972. 236 с.
3. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных

территорий Республики Коми. Вып. 2. Охраняемые природные комплексы Вычегодско-Мезенской равнины / Б.И. Груздев, С.В. Дёгтева, М.В. Дулин, Г.В. Железнова, В.А. Канев, А.Н. Королёв, Д.А. Косолапов, С.К. Кочанов, А.А. Кустышева, О.Н. Лискевич, В.А. Мартыненко. А.Н. Петров, И.И. Полетаева, Т.Н. Пыстина, Н.А. Семёнова, Л.В. Тетерюк, Т. П. Шубина. Сыктывкар, 2005. 172 с. (Коми научный центр УрО РАН).

1. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных

территорий Республики Коми. Вып. 4. Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть I) / Л.В. Тетерюк, Г.В. Железнова, В.А. Канев, Т. П. Шубина, Б.Ю. Тетерюк, Т.Н. Пыстина, В.А. Мартыненко, Д.А. Косолапов, С.К. Кочанов, А.Н. Петров, Н.А. Семенова, И.И. Полетаева, М.В. Дулин, А.Н. Зиновьева, С.В. Пестов, Н.И. Филиппов. Сыктывкар, 2006. 272 с. (Коми научный центр УрО РАН).

1. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных

территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть II). Комплексный ландшафтный заказник «Белая Кедва» / С.В. Денева, J1.B. Тетерюк, Т.Н. Пыстина, Г.В. Железнова, Б.Ю. Тетерюк. А.ІІ. Королёв, Н.П. Селиванова, А.А. Колесникова, С.В. Пестов, А.Н. Зиновьева, Н.И. Филиппов. Сыктывкар, 2007. 208 с. (Коми научный центр УрО РАН).

1. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (Часть III). Комплексный ландшафтный заказник «Пижемский» / С.В. Денева, М.В. Дулин, Г.В. Железнова, А.Б. Захаров, А.Н. Зиновьева, В.А. Канев, А.Н. Королев, С.К. Кочанов, О.И. Кулакова, С.В. Пестов, Н.П. Селиванова, А.Г. Татаринов, JI.B. Тетерюк, Б.Ю. Тетерюк, Н.И. Филиппов, В.Н. Шубина, Т.П. Шубина. Сыктывкар, 2011. 176 с. (Коми научный центр УрО РАН).
2. Болотов И.Н. Синэкология, Биоразнообразие и охрана булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) северной тайги на западе Русской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2002. 20 с.
3. Болотов И.Н., Колосова Ю.С. Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) в условиях северотаёжных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // Экология.
4. №2. С. 1-11.
5. Болотов И.Н., Колосова Ю.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) европейского Севера России: Южный Тиман. Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки». 2007. № 1 (11). С. 28-39.
6. Болотов И.Н., Подболоцкая М.В. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus)* Европейского севера России: Соловецкие острова // Вестник Поморского университета. 2003. Вып. 1. № 3. С. 74-87.
7. Бывальцев А.М. Фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины // Евразиатский энтомол. журнал. 2008. № 7 (2). С. 141-147.
8. Варсанофьева В.А. Геоморфология // Производительные силы Коми АССР. М., 1953. Т. 1. С. 257-322.
9. Варсанофьева В.А. О геоморфологическом районировании территории Коми АССР // Изв. Коми филиала ВГО. 1960а. Вып. 6. С. 5-19.
10. Варсанофьева В.А. Геоморфологическое развитие северо-восточной части Русской платформы и Северного Урала. М.: Наука, 19606. 27 с.
11. Воронин А.Г. Зоогеографический анализ фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) лесной зоны Среднего Урала // Энтомол. обозрение. 2000. Т. LXXIX. Вып. 2. С. 328-340.
12. Гвоздецкий Н.А., Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. М., 1969. 461 с.
13. Городков К. Б. Классификация ареалов и ее теоретические предпосылки на примере арктических двукрылых (Diptera): Автореф. дисс... д-ра. биол. наук. СПб., 1992а. 48 с.
14. Городков К. Б. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб.: Наука, 19926. С. 45-56.
15. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
16. Гуслицер Б.И., Дурягина Д.А., Кочев В.А. Возраст рельефообразующих морен в бассейне нижней Печоры и граница распространения последнего покровного ледника *II* Расчленение и корреляция фанерозойских отложений Европейского Севера СССР. Сыктывкар,1985. С. 97-107.
17. Давыдова Н.Г., Песенко Ю.А. Фауна пчёл (Hymenoptera, Apoidea) Якутии I // Энтомол. обозр. 2002. Т. ГХХХІ. Вып. 3. С. 582-599.
18. Дедеев В.А., Шустова Л.Е. Геоблоки европейской части СССР // Науч. докл. / Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1976. Вып. 25. 52 с.
19. Дедов А.А. Растительность Малоземельской и Тиманской тундр. Сыктывкар, 2006. 160 с.
20. Долгин М.М., Филиппов Н.И. К фауне жалоносных

перепончатокрылых (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) европейского Северо-Востока России // Антропогенная динамика природной среды. Материалы докл. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь: ПГУ, 2006. Т. 1 С. 245-249.

1. Долгин М.М., Филиппов Н.И. Шмели (Apidae, *Bombus)* подзоны средней тайги Республики Коми // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития. Материалы докл. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2007. С. 240-242.
2. Долгий М.М., Филиппов Н.И. Шмели (Hymenoptera, Apidae, Bombus) крайнесеверной тайги европейского Север-Востока России // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Тез. докл. СПб., 2010а. С. 51.
3. Долгин М.М., Филиппов Н.И. Видовое разнообразие и биотопическое распределение шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Южного Тимана // Вестник Поморского университета. Серия «Естественные науки». 20106. № 4. С. 43-48.
4. Долгин М.М., Филиппов Н.И. Ландшафтно-биотопическое распределение шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) северо-востока Европейской части России // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 2012. Т. 117. Вып. 5. С. 27-30.
5. Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомол. обозрение. 1974. Т. LIII. Вып. 3. С.497-522.
6. Еремеева Н.И. Результаты изучения населения шмелей в Кузнецко- Салаирской горной области // Энтомологические исследования в Кузнсцко- Салаирской горной области. Груды Кемеровского отделения РЭО. Кемерово, 2003. Вып. 1. С. 19-23.
7. Ефремова ЗА. Материалы по истории изучения фауны и экологии шмелей // Экология насекомых и их охрана: Межвузовский сборник научных трудов. Ульяновск, 1990. С. 44-56.
8. Ефремова З.А. Шмели Поволжья. Ульяновск, 1991. 92 с.
9. Жерихин В.В. Зоогеографические связи палеогеновых насекомых. Докл. на 22-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского. JL: Наука, 1970.
10. Ильчуков С.В. Ландшафты Республики Коми. Екатеринбург, 2010.

200 с.

1. Калашников Н.В. Экосистемы раннего карбона Европейского Севера России. Екатеринбург, 2005. 163 с.
2. Карта разломов СССР и сопредельных стран (Объяснительная записка). Л.: ГУГК, 1982. 56 с.
3. Кипятков В.Е. Происхождение общественных насекомых. Биология. М., 1985. 64 с.
4. Кипятков В.Е. Мир общественных насекомых. JL: ЛГУ, 1991. 406 с.
5. Колесова Н.С. Видовое разнообразие и структура населения шмелей

(Hymenoptera, Apidae: *Bombus, Psithyrus)'.* Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 20 с.

1. Колосова Ю.С. Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae:

Bombini) северотаёжных лесов Русской равнины. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 20 с.

1. Колосова Ю.С., Болотов И.Н. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) Европейского Севера России: Пинежский государственный заповедник и низовья р. Пинеги // Вестник Поморского университета. Естеств. и точные науки. 2004. № 2 (6). С. 60-73.
2. Колосова Ю.С. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae,

Bombini) Европейского Севера России: Коношский район Архангельской области //ВестникПоморского университета. Естеств. науки. 2010. № 3. С. 57-68.

1. Колосова Ю.С., Потапов Г.С. Шмели (Hymenoptera, Apidae) лесотундры и тундры на северо-востоке Европы // Зоологический журнал. 2011. Т.
2. № 8. С. 959-965.
3. Красная книга Республики Коми / под ред. А.И. Таскаева. Сыктывкар, 2009. 792 с.
4. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Т-во научных изданий КМК, 2002. 237 с.
5. Купчикова Л.М. Опыление красного клевера шмелями в Коми АССР // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1954. № 2. С. 83-90.
6. Купчикова Л.М. Гнездование шмелей в Коми АССР // Энтомол. обозр. 1959. Т. 38. Вып. 3. С. 540-545.
7. Купчикова Л.М. Шмели Коми АССР и их питание // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1960. № 9. С. 82-91.
8. Левченко Т.В. Зоогеографическая характеристика фауны пчёл (Hymenoptera, Apoidea) Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т.
9. Вып. 1.С. 14-20.
10. Леса Республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова и А.И. Таскаева. М.: ДИК, 1999. 331 с.
11. Лыков В.А. Фауна шмелей Прикамья // Вестник Пермского университета. 1997. Вып. 3. С. 117-122.
12. Малышев Н.А. Разломы Европейского Северо-Востока СССР в связи с нефтегазоносностыо. Л., 1986. 112 с.
13. Малышев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.: Сов. наука, 1959. 297 с.
14. Малышев С.И. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.; Л.: Наука, 1966. 326 с.
15. Мариковская Т.П. Новые данные по биологии некоторых видов колониальных пчелиных (Hymenoptera, Megachilidae) юго-востока Казахстана // Энтомол. обозр. 1968. Т. 47. Вып. 4. С. 796-805.
16. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
17. Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена Северо- Востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 154-161.
18. Окладников С.А., Долгин М.М. Видовое разнообразие и структура населения жалоносных перепончатокрылых Полярного и Приполярного Урала // Тезисы докладов XII съезда русского энтомологического общества. СПб., 2002. С. 264-265.
19. Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Ч. 1. Л., 1978. С. 508-519.
20. Панфилов Д.В. Шмели Московской области // Учёные записки

Московского городского педагогического института им. В.П. Потёмкина. 1957. Вып. 65. С. 191-219.

1. Пеккаринен А. Евросибирский элемент в фауне шмелей

Фенноскандии (Hymenoptera, Apidea, *Bombus et Psythirus) II* Связи энтомофаун

северной Европы и Сибири. Л., 1988. С. 118-147.

1. Песенко Ю.А. К методике количественного учёта насекомых- опылителей// Экология. 1972. Вып. 1. С. 89-95.
2. Песенко Ю.А. Концепция видового разнообразия и индексы его измеряющие // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. Вып. 3. С. 379-393.
3. Песенко Ю.А. Принципы и метолы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
4. Подболоцкая М.В. Анализ распространения палеарктических шмелей (Hymenoptera, Apidea, *Bombus Latr.)* // Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. Л., 1988. С. 142-147.
5. Подболоцкая М.В. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombus) Соловецких островов. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар.
6. 20 с.
7. Подболоцкая М.В., Филиппов Б.Ю. Видовой состав шмелей Архангельской области // VIII Ломоносовские международные чтения. Архангельск, 1996. С. 104-105.
8. Производительные силы Коми АССР / Под ред. Н.А. Остроумова М., Л., 1953. Т. III. Ч. 2. 376 с.
9. Прощалыкин М.10. Фауна пчёл (Hymenoptera, Apoidea) юга Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. СПб., 2005. Вып. XVI. С. 5-38.
10. Прощалыкин М.Ю., Купянская А.Н. Пчёлы семейства Apidae (Hymenoptera, Apoidea) Забайкалья // Евразиатский энтомол. журнал. 2009. Т. 8. Вып. 1. С. 59-68.
11. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчёл (Hymenoptera, Apoidea). СПб., 1994а. 350 с.
12. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Первопчела и её гнездо: новая гипотеза о происхождении пчёл // Энтомол. обозр. 19946. Т. 73. Вып. 4. С. 913-933.
13. Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Труды Палеонтол. института АН СССР. 1980. Т. 174. 191 с.
14. Расницын А.П. Избранные труды по эволюционной биологии. М., 2005. 347 с.
15. Росс Г., Росс Ч., Росс Д. Энтомология. М., 1985. 567 с.
16. Седых К.Ф. Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар, 1974. 188 с.
17. Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск, 1986. 238 с.
18. Сергеев М.Г. Зональная смсна местообитаний и концепция трёхмерной организации ареала вида // Евразиатский энтомол. журнал. 2010. № 9 (2). С. 150-168.
19. Скориков А.С. Шмели Палеарктики // Изв. Сев. Обл. станции защиты растений от вредителей. 1922. Т. VII. С. 5-160.
20. Скориков А.С. Перепончатокрылые (Hymenoptera) // Животный мир СССР. М.-Л., 1936. Т. 1. С. 404-415.
21. Спиридонов А.И. Геоморфология европейской части СССР. М., 1978.

335 с.

1. Сысолетина Л.Г. Род *Bombus -* Шмели. Род *Psithyrus -* Шмели- кукушки // Животный мир Кировской области. Киров, 1974. Вып. 2. С. 272-278.
2. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие булавоусых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука, 2001. 244 с.
3. Татаринов А.Г., Долгин М.М. Видовое разнообразие и методы его оценки. Сыктывкар, 2010. 44 с.
4. Тектоника севера Русской плиты / Под ред. В.А. Дедеева, С.М. Домрачева, Л.Н. Розанова. // Тр. ВНИИГРИ. Л.: Недра, 1969. Вып. 275. 167 с.
5. Тетерюк Л.В., Пестов С.В., Филиппов Н.И. Видовой состав

опылителей некоторых охраняемых растений Республики Коми // Биологическое

разнообразие. Интродукция растений: Материалы IV Междунар. науч. конф. СПб.,

1. С. 172-173.
2. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 328 с.
3. Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир. 1982.

379 с.

1. Филиппов Н.И. К списку редких и охраняемых насекомых заказника «Сойвинский» // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала (к 75-летию Печоро- Илычского заповедника). Материалы Всерос. науч. конф. Сыктывкар, 2005. С. 212-214.
2. Филиппов Н.И. Шмели (Hymenoptera, Apidae. Bombus) комплексного заказника «Белая Кедва» // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. молодых учёных. Сыктывкар, 2006. С. 262-
3. Филиппов Н.И. Шмели (Hymenoptera, Apidae, Bombus) комплексного заказника «Пижемский» // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. молодых учёных. Сыктывкар, 2007. С. 269- 271.
4. Филиппов Н.И. Шмели (Apidae, Bombus) окрестностей пос. Харьягинский Ненецкого автономного округа Архангельской области // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. молодых учёных. Сыктывкар, 2008. С. 311-312.
5. Филиппов Н.И. Зоогеография шмелей (Apidae, Bombus) Республики Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы Всерос. науч.- практ. конф. молодых учёных. Сыктывкар, 2009. С. 220-221.
6. Филиппов Н.И. К фауне шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus) крайнесеверной тайги Республики Коми // Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. молодых учёных. Сыктывкар,
7. С. 126-128.
8. Филиппов ІІ.И. Видовое разнообразие (Apidae, Bombus Latr.) ботанического заказника «Сойвинский» // II Всероссийская научная конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар, 2013. С. 212-214.
9. Филиппов Н.И., Долгин М.М. Шмели (Hymenoptera, Apidae, Bombus) Республики Коми // Проблемы и перспективы обшей энтомологии. Тез докл. 13 съезда Русского энтомологического общества. Краснодар, 2007. С. 92-93.
10. Филиппов Н.И., Долгин М.М. Видовое разнообразие и биотопическое распределение шмелей (Apidae: Bombus) таежной зоны Республики Коми // Северные территории России: Проблемы и перспективы развития: Материалы Всерос. конф. с междунар. участием. Архангельск: Институт экологических проблем Севера, 2008а. С. 1422-1425.
11. Филиппов Н.И., Долгий М.М. Шмели (Apidae, Bombus) ползоны северной тайги Республики Коми // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 20086. С. 132-133.
12. Филиппов Н.И., Долгин М.М. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus) Южного Тимана // II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Тез. докл. СПб.. 2010. С. 138.
13. Филиппов Н.И., Долгин М.М. Зоогеографическая характеристика фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) европейского Северо-Востока России // Известия Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2011. №3. С. 55-58.
14. Филиппов Н.И., Долгин М.М. К фауне шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombus Latr.) особо охраняемых природных территорий Республики Коми // XIV съезд Русского энтомологического общества. Тез. докл. СПб., 2012. С. 441.
15. Флора северо-востока Европейской части СССР. Т. 1-4. 1977
16. Фриш К. Из жизни пчёл. М., 1963. 75 с.
17. Халифман И.А. Пчёлы. М., 1953. 85 с.
18. Хумала А.Э. К фауне стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Apocrita) заповедника «Кивач» // Флора и фауна охраняемых природных территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. Вып. 1. С. 50-72.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 517 с.
20. Чернов Ю.И. Понятие «животное население» и принципы и геозоологических исследований // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32. № 4. С. 425-438.
21. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М., 1980. 236 с.
22. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Усп. совр. биол. 1991. Т. 111. №4. С. 499-509.
23. Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биологических системах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. №10. С. 1221- 1238.
24. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи совр. биол. 1993. Т. 113, вып. 5. С. 515-531.
25. Шовен Р. Поведение животных. М., 1972. 210 с.
26. Эколого-биологическис основы повышения продуктивности таёжных лесов европейского Севера. JL, 1981. 232 с.
27. Юдин В.В., Дедесв В.А. Проблема уральской границы Печорской плиты // Тектоника северо-востока Европейской платформы. Сыктывкар, 1988. Вып. 68. С. 25-31.
28. Юдин Ю.П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Том III. Растительный мир. М., 1954. С. 16-42.
29. Alanen E.L. Bumblebee density in agroecosystems during the starting stage of the colonies and its implications for pollination service. Licentiate thesis in agroecology. Helsinki: University of Helsinki, 2009. 82 p.
30. Alford D.V. A study of the hibernation of bumblebees (Hymenoptera, Bombidae) in Southern England // J. Anim. Ecol. 1969. Vol. 38. P. 149-170.
31. Alford D.V. Bumblebees. London.: Davis-Poynter, 1975. 325 p.
32. Ander K. Designation of lecotips in Bombus and Psithyrus described by Swedish autors // Opusc. Ent. 1967. Vol. 32. P. 184-187.
33. Bateman A.J. The taxonomic discrimination of bees. Heredity, 1951. № 5. P. 271-280.
34. Berezin M.V. Geographical diversity, species correlation, population structure and cenotic interactions of Arctic bumble bees (Apidae, Bombus) // Biodiversity and ecological variation in invertebrates and microorganisms. 1995. № 3. P. 205-215.
35. Bruggemann P.F. Insects and environments of the high Arctic // Proc. 10th Intern. Congress Entomol. Ottawa, 1958. Vol. 1. P. 695-702.
36. Cameron S.A., Hines H.M., Williams P.H. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*) // Biological Journal of the Linnean Society. № 91. 2007. P. 161-188.
37. Celary W. Sto lat dla pszczol // Panorama Entomologia. № 1(9). P. 12-15.
38. Cresson E. T. List of the North American species of *Bombus* and *Apathus* //Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia. 1863.Vol. 2. P. 83-116.
39. Cresson E. T. Descriptions of several new species of North American Apidae. Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia. 1864. Vol. 3. P. 38-

43.

1. Crozier R.H., Pamilo P. Evolution of Social Insect Colonies. Oxford University Press,Oxford. 1996.
2. Cumber R. A. Some aspects of the biology and ecology of bumblebees bearing upon the yields of red-clower seed in New Zealand // N. Z. J. sci. technol. 1953. Ser.B.№34. P. 217-240.
3. Dalla Torre C. G. Catalogus en Elymenopterum. Vol. X Apidae. Lipsia,

1896. 643 pp.

1. Dieringer G. The pollination ecology of *Orchis spectabilis* L. (Orchidaceae) // Ohio Acad. Sci. 1982. Vol. 82 (5). P. 218-225.
2. Elfving R. Die Hummeln und Schmarotzerhummeln Finnlands // Fauna Fennica. 1960. № 10. P. 1-44.
3. Elfving R. Die Bienen Finlands // Fauna Fennica. 1968. № 21. P. 1-69.
4. Gerstaecker A. Beitrage zur nahcren Kenntniss einiger Bicnen-Gattungen // Stettiner entomologische Zeitung. 1869. Band 30. S. 315-367.
5. Gerstaecker A. Flymenopterologische Beitrag // Stettin entomol. zeitung. 1872. Band XXXIII. 250 p.
6. Goulson D. Bumblebees. Behavior, Ecology and Conservation. Oxford: Oxford University Press, 2010. 330 p.
7. Hayes J. Colony Collapse Disorder // American Bee Journal. 2007. №12.
8. Heinrich B. «Majoring» and «minoring» by foraging bumblebees, Bombus vegans: an experimental analysis // Ecology. 1979. №60. P. 245-255.
9. Holmgren A.E. Insecta a viris dortissimis Nordenskiold ilium Ducem sequentibus in Insulis Waigatsch et Novaja Semlia a 1875 collecta, Hymenoptera et Diptera // Entomologisk Tidskrift. 1883. № 4. P. 143-190.
10. Kirby W. Part 4. The insects. In J. Richardson: Fauna boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America: containing descriptions of the objects of natural history collected on the late Northern Land expeditions, under command of Captain Sir John Franklin. R.N. Norwich, 1837. 325 pp.
11. Kunze J., Gumbert A. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems // Behavioral Ecology. 2001. Vol. 12. № 4. P. 447-456.
12. Lecocq Т., Lhomme P., Michez D., Dellicour S., Valterova I., Rasmont P. Molecular and chemical characters to evaluate species status of two cuckoo bumblebees: Bombus barbutellus and Bombus maxillosus (Hymenoptera, Apidae. Bombini) // Systematic Entomology. 2011. № 36. P. 453-469.
13. Loken A. Scandinavian species of the genus Bombus Lepeleticr (Hymenoptera, Apidae) // Norse ent. Tidsskr. 1966. Vol. 23. P. 1-42.
14. Loken A. Studies on Scandinavian Bumblee Bees // Norks ent. Tidsskr. 1973. P. 1-218.
15. Loken A. Scandinavian species of the genus Psithyrus Lcpeletier (Hymenoptera, Apidae) // EntomoJ. Scandinavica. 1984. Vol. 23. P. 1-45.
16. Manning A. The effects of honey-guides // Behaviour. 1956. № 9. P. 114-
17. Michener C.D. Biogeography of the bees // Ann. Missouri bot. Gard. 1979. Vol. 66. P. 277-347
18. Milliron H.E. Revised classification of the bumblebees a synopsis (Hymenoptera, Apidae) // J. Kans. ent. Soc. 1971. Vol. 34. P. 49-61.
19. Pamilo, P., Pekkarinen, A. and Varvio, S.-L. Clustering of bumblebee subgenera based on interspecific genetic relationships (Hymenoptera: Apidae: Bombus and Psithyrus) // Annales Zoologici Fennici. 1987. Vol. 24: 19-27.
20. Pamilo, P. Evolution of colony characteristics in social insects. 2. Number of reproductive individuals // American Naturalist. 1991. Vol. 137: 83-107.
21. Pawlikovvski T. Klucze do oznaczania owadow polski. Czesc XXIV. Blonkowki - Hymenoptera. Zeszyt 68 h. Pszczolowate Apidae. Torun: Oficyna wydawnicza Turpress, 1996. 56 p.
22. Pekkarinen A., Teras I., Viramo J., Paatela J. Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus)* in eastern Fennoscandia // Notulae Entomologicae. 1981. № 61. P. 71-89.
23. Pekkarinen A., Teras I. Zoogeography of Bombus and Psithyrus in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae) // Ann. Zool. Fennici. 1993. № 30. P. 187-
24. Pittioni В. Die Hummeln und der Schmarotzerhummeln der Balkan- Halbinsel. II. Spezieller Teil // Mitteilungen aus den Koniglichen Naturwissenschaft. Inst, in Sofia. 1939. Band XII. S. 49-122.
25. Poppius B. Zur Kenntnis der Hummel-Fauna der Halbinsel Kanin // Mcddelanden af Societas. Pro Fauna et Flora Fennica. Trettiondefjarde Haftet 1907- 1908. Helsingfors, 1908. P. 85-89.
26. Prys-Jones O.E., Corbet S.A. Bumblebees. New York: Cambridge University Press, 1987. 86 p.
27. Ranta E. Species structure of North European bumblebee communities // OIKOS. 1982. № 38. P. 202-209.
28. Rasmont P., Coppce A., Michez D„ De Meulemeester T. An overview of the Bombus terrestris (L. 1758) subspecies (Hymenoptera: Apidae) // Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.). 2008. №44. Vol. 1. P. 243-250.
29. Richards O.W. Some notes on the humble-bees allied to *Bombus alpinus II* Tromso Museum Arshefter. 1927. № 6. P. 1-32.
30. Sakagami S.F. Specific difference in the bionomic characters of bumblebees. A comparative review // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 6, Zool.). 1976. Vol. 20. №3. P. 390-447.
31. Skorikov A.S. Die gronlandischen Hummeln im Aspekte der Zirkumpolarfauna // Saertryk af Entom. Medd. 1937. № 20. P. 37-64.
32. Sladen F.W.L. The bumble-bee, its life-history and how to domesticate it, with a description of all the British species of Bombus and Psithyrus. London: Macmillan and Co, 1912. 283 p.
33. Smith F. Descriptions of Hymenoptera from Japan//Entomologist. 1869. Vol. 4. P. 205-208.
34. Teras I. Food plants and flower visits of bumblebees (Bombus: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. Helsinki, 1985. 84 pp.
35. Tkalcu B. Contribution a Petude dcs bourdons du Japon p. Ill // Ibid. 1966. P. 17-21.
36. Williams P.H. A preliminary cladistic investigation of relationships among the bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // Systematic Entomology. 1985. № 10. P. 239-
37. Williams P.H. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bull, of the Nat. Hist. Mus. Ent. Ser. 1998. Vol. 67. № 1. P. 79-152.
38. Williams P.H. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis, and warning mimicry // Biological Journal of the Linnean Society. 2007. № 92. P.97-118.
39. Williams P.H., Cameron S.A., Hines H.M., Cederberg B.. Rasmont P. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus) II* Apidologie.
40. №39. P. 1-29.
41. Zetterstedt J.W. Insecta Lapponica Sectio sccunda Hymenoptera. Lipsiae, 1838. P. 317-475.