

**РАЗНООБРАЗИЕ И ОБИЛИЕ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA:  
APIDAE, *BOMBUS*) В СТЕПЯХ ХАКАСИИ**

А.М. Бывальцев<sup>1</sup>, К.А. Белова<sup>1</sup>, А.Н. Купянская<sup>2</sup>, М.Ю. Прощалькин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Новосибирский государственный университет, Новосибирск  
E-mail: byvam@yandex.ru

<sup>2</sup>Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

Из республики Хакасия достоверно отмечено 38 видов шмелей. Впервые для Хакасии приводятся 5 видов: *Bombus cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888, *B. cryptarum* (Fabricius, 1775), *B. mocsaryi* Kriechbaumer, 1877, *B. semenoviellus* Skorikov, 1910 и *B. soroensis* (Fabricius, 1777), а *B. sylvarum* (Linnaeus, 1761) исключен из списка. Установлено, что для таксонов шмелей в горных степях Хакасии характерны высокие показатели обилия и разнообразия, тогда как в северной равнинной части Хакасско-Минусинской котловины численность шмелей существенно ниже и сходна с таковой в зональных степях Западно-Сибирской равнины.

В мировой фауне насчитывается около 250 видов шмелей, в Палеарктике – более 120 видов (Williams, 1998). Шмели – мезофильная умеренно-теплолюбивая (отчасти даже холодоустойчивая) группа насекомых, поэтому в умеренных климатических областях их роль как опылителей особенно велика.

Фауна и особенности распространения шмелей хорошо изучены в Европе (Rasmont, Iserbyt, 2010-2013) и Северной Америке (Koch et al., 2012; Williams et al., 2014), в то время как фаунистические списки шмелей для многих регионов Азии до сих пор отсутствуют (Красноярский край, Алтай), или же имеются в виде отрывочных указаний (Казахстан, Средняя Азия). Зачастую данные по шмелям Азии являются устаревшими и требуют пересмотра в связи со значительными изменениями в систематике шмелей, произошедшими за последние два десятилетия (Williams, 1998, 2015; Cameron et al., 2007; Williams et al., 2008).

К началу нынешнего века с территории Хакасии было отмечено только 5 видов шмелей из района оз. Шира (Skorikov, 1931; Панфилов, 1982). Позднее

из таежного пояса Хакасии (окрестности с. Балькса, Аскизского района) были указаны 16 видов шмелей (Еремеева и др., 2004; Лузянин, 2004, 2008). В обобщающей статье по фауне республики Хакасия приведено уже 32 вида шмелей (Kurianskaya et al., 2013). Настоящая работа посвящена уточнению фаунистического списка, а также изучению обилия шмелей Хакасии.

### Район исследования

Республика Хакасия (площадь 61900 км<sup>2</sup>) расположена в юго-западной части Восточной Сибири в левобережной части бассейна реки Енисей, на территориях Саяно-Алтайского нагорья и Хакасско-Минусинской котловины. Граничит с Кемеровской областью, Красноярским краем, республиками Тыва и Алтай.

По характеру растительного покрова и всему комплексу природных условий территория Хакасии принадлежит к Алтае-Саянской геоботанической области. Для Хакасии характерно сочетание высоких горных хребтов с межгорными депрессиями, ясно выраженная высотная поясность, в которой ведущими выступают степной, горно-таежный и высокогорный лугово-тундровый пояса растительности, преобладание по занимаемой площади темнохвойных таежных лесов и их производных фитоценозов, развитие в котловинах степных сообществ широкого диапазона: опустыненных, настоящих и луговых степей (Куминова и др., 1976). Нами обследованы участки равнинной степи (с. Целинное) и горной степи отрогов Абаканского хребта (с. Казановка). Согласно геоботаническому районированию обследованные участки расположены на территории Минусинской провинции: с. Целинное – в Июсо-Ширинском (Северо-Хакасском) степном округе, а с. Казановка – в Приабаканском (Центрально-Хакасском) степном округе.

### Материалы и методы

Материалы для настоящего исследования собраны в окрестностях с. Целинное Ширинского района (54°59' N 89°90' E, далее «Целинное») и с. Казановка Аскизского района (53°22' N 90°00' E, далее «Казановка»). Село Целинное находится вблизи государственного природного заповедника «Хакасский», а в окрестностях села Казановка расположен Хакасский республиканский национальный музей-заповедник «Казановка», на территории которого собственно и были проведены наши исследования.

Сборы пчел проводились в третьей декаде июня в течение двух лет. В 2013 г. обследованы оба участка, в 2014 г. – только «Казановка». Учеты численности проводились путем индивидуального отлова всех встреченных пчел с цветущих растений *Hedysarum gmelini* Ledeb. на трансектах 2x100 м в течение 20 минут (за исключением сборов в зарослях колючего кустарника *Caragana spinosa* (L.) в окрестностях с. Целинное, где время учетов было увеличено до 30 минут). Всего выполнено 75 учетов: 2013 г. – 34 учета (8 – «Целинное», 26 –

«Казановка»), учтено 572 экземпляров 19 видов шмелей; 2014 г. – 41 учет, учтено 542 экземпляров 23 видов шмелей.

Полученные данные усреднены и приведены к числу особей в час (особь/ч). Относительное обилие оценено в классах обилия по шкале Песенко (1982). Бальная оценка обилия для таксонов таежного пояса выполнена на основе литературных данных (Еремеева и др., 2004). Разнообразие шмелей выражено в показателях суммарного числа видов ( $S$ ), среднего числа видов на один учет ( $S_{cp}$ ) и отношения меры концентрации Симпсона к единице («индекс полидоминантности»,  $I$ ).

Кроме того, были изучены коллекционные материалы ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), частной коллекции Е.Н. Акулова (г. Красноярск) и БПИ ДВО РАН (г. Владивосток).

### **Замечания по таксономии и распространению шмелей фауны Хакасии**

В настоящей статье статус и объем большинства таксонов шмелей принят в соответствии с работами Вильямса (Williams, 1998, 2015). В виду несовершенства методов морфологической диагностики видов *lucorum*-комплекса все экземпляры при количественных оценках трактуются как *Bombus lucorum* s.l., т. е. включают номинативный таксон и *B. cryptarum* (Williams et al., 2012). Как самостоятельные виды рассматриваются *B. saltuarius* и *B. mocsaryi* (= *B. maculidorsis*), в ранге подвидов приводятся *B. confusus paradoxus* и *B. cullumanus serrisquama*. В результате изучения собранного материала, коллекций ЗИН и БПИ удалось уточнить сведения по таксономии и распространению, а также выявить ошибочно определенные экземпляры ряда видов, список которых приводится ниже.

#### ***Bombus amurensis* Radoszkowski, 1862**

*Subterraneobombus fragrans mongol*: Skorikov, 1931: 181, карта (Хакасия: оз. Шира, оз. Иткуль).

Материал. Хакасия: оз. Иткуль, 19.VII [18]97, 1 ♀ (w); 27.VII [18]97, 1 ♂; 30.VII [18]97, 3 ♀ (w), 6 ♂, Вагнер; оз. Шира, 1 ♀ (q); 26.V [19]13, 1 ♀ (q), Ермолаев; 27.VII [18]97, 1 ♂, Вагнер; 4.VII [18]98, 1 ♀ (q); 21.VII [18]98, 1 ♀ (q), Тютчев; р. Карыш, 28.VI [18]97, 1 ♀ (w), Вагнер. Весь материал хранится в ЗИН РАН.

Примечание. Из Хакасии известен только по материалам, собранным в конце XIX – начале XX века.

#### ***Bombus armeniacus* Radoszkowski, 1877**

*Fervidobombus dumoucheli* auct. [not Radoszkowski, 1884 = *fervidus* (Fabricius, 1798)]: Skorikov, 1931: 179, карта (Хакасия).

*Bombus filchnerae*: Kupianskaya et al., 2013: 4 (Хакасия: Белый Яр, р. Абакан; Жемчужный; Изыхские Копи), missidentification.

Примечание. Изучение хранящихся в БПИ экземпляров, приведенных для Хакасии и Тувы как *B. filchnerae* (Kupianskaya et al., 2013, 2014), показало, что на самом деле они относятся к *B. armeniacus*.

В Хакасии обитает шесть видов (*B. armeniacus*, *B. amurensis*, *B. fragrans*, *B. filchnerae*, *B. distinguendus* и *B. mocsaryi*), самки которых схожи по окраске, тогда как самцы хорошо различаются по строению гениталий. Отличия самок *B. armeniacus* от остальных видов перечислены ниже.

Самки *B. armeniacus* отличаются от *B. filchnerae*, *B. distinguendus*, *B. mocsaryi* по обычно более светлой окраске желтого опушения; по отсутствию в опушении головы, ног и метасомальных стернумов светлых волосков (редко у мелких рабочих *armeniacus* встречается примесь желтых волосков); по сплошной перевязи из черных волосков между крыльями они отличаются от *B. amurensis* и *B. mocsaryi*, у которых черные волоски формируют пятно в центре средне-спинки. У многих экземпляров *B. mocsaryi* из хакасских популяций пятно из черных волосков в центре среднеспинки увеличено до широкой перевязи между основаниями крыльев, поэтому более надежным признаком является относительно густая и равномерная пунктировка тегул у *B. mocsaryi*, в то время как у *B. armeniacus* тегулы почти без пунктировки, лишь в очень редких (нескольких) точках. Кроме того, самки *B. armeniacus* отличаются от *B. amurensis*, *B. fragrans* и *B. distinguendus* по отсутствию ясно выраженного киля на 6 стернуме метасомы; а от *B. filchnerae* по более вытянутому относительно их ширины щекам и клипеусу; по более редкой пунктировке висков и супра-орбитального поля, по расстоянию между центральным и боковыми глазками (у *B. armeniacus* это расстояние примерно равно половине диаметра центрального глазка, у *B. filchnerae* – целому диаметру) и по форме 6-го тергума метасомы (у *B. armeniacus* тергум прямой на конце, а у *B. filchnerae* – вздернут вверх).

### ***Bombus filchnerae* Vogt, 1908**

*Agrobombus adventor* Skorikov, 1914: 119–120 (Хакасия: оз. Шира; оз. Иткуль).  
Синонимизирован Tkalců, 1974: 39.

*Agrobombus adventor* var. *ermolajevi* Skorikov, 1914: 120 (Хакасия: оз. Иткуль).  
Синонимизирован Tkalců, 1974: 39.

Материал. Хакасия: оз. Шира, 7.VI [19]13, 1 ♀ (q), Ермолаев; 14.VI [19]13, 3 ♀ (q), Тугаринов; 16.VII [18]97, 1 ♀ (w); VII [18]97, 1 ♀ (q), 1 ♀ (w); 1.VIII [18]97, 2 ♀ (q), 7 ♀ (w), Вагнер; оз. Иткуль, 30.VII [18]97, 2 ♂, Вагнер. Весь материал хранится в ЗИН РАН.

Примечание. Указание этого вида из Хакасии (Kupianskaya et al., 2013) и Тувы (Kupianskaya et al., 2014) основано на неверном определении (см. выше). В настоящее время *B. filchnerae* приводится для Хакасии только по материалам конца XIX – начала XX века.

***Bombus fragrans* (Pallas, 1771)**

*Subterraneobombus fragrans*: Skorikov, 1931: 181, карта (Хакасия: оз. Шира; оз. Иткуль).

Материал. Хакасия: оз. Шира, 27.VII [18]97, 1 ♂, Вагнер; оз. Иткуль, 27.VII [18]97, 1 ♂, Вагнер. Изученные самцы хранятся в ЗИН РАН.

Примечание. В настоящее время известен из Хакасии только по материалам, собранным в конце XIX века.

***Bombus lucorum*-complex**

Определение *B. cryptarum* и *B. lucorum* проводилось нами только на основании морфологических признаков (Rasmont, 1984; Bertsch et al., 2004). Из 15 экземпляров видовую принадлежность удалось установить только для 6 самок-основательниц. Все предыдущие указания *B. lucorum* рассматриваются нами как относящиеся к этому комплексу видов, а не к собственно *B. lucorum* s. str.

***Bombus cryptarum* (Fabricius, 1775)**

Материал. Хакасия: Целинное, 26.VI 2013, 1 ♀ (q), А. Бывальцев; Казановка, 24-27.VI 2014, 3 ♀ (q), К. Белова.

***Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761)**

Материал. Хакасия: с. Казановка, 24, 28.VI 2014, 2 ♀ (q), К. Белова.

***Bombus mocsaryi* Kriechbaumer, 1877**

*Bombus laesus mocsaryi* var. *maculidorsis* Skorikov, 1922: 23 (Хакасия).

*Bombus maculidorsis maculidorsis* Panfilov, 1956: 1328 (Хакасия).

*Bombus filchnerae*: Kupianskaya et al., 2013: 4 (Хакасия: Белый Яр, р. Абакан), miss-identification.

Примечание. Согласно каталогу Вильямса (Williams, 1998) *Bombus laesus* Morawitz, 1875 является полиморфным видом и включает как номинативный таксон с диском из оранжевых волосков в центре среднеспинки, так и темно-спинные формы – *B. mocsaryi*. Данные анализа секрета мандибулярных желез самцов подтверждают видовую самостоятельность этих двух таксонов (Brasero et al., 2012).

Скориков (1922) рассматривал темноспинные формы как *B. laesus mocsaryi* Kriechbaumer, 1877. В рамках этого таксона им были выделены пять вариететов, в том числе и var. *maculidorsis*, у которого черное пятно в центре среднеспинки принимает очертания ромба. Панфилов (1956) выделял среди темноспинных форм два самостоятельных вида. По его мнению, к *B. mocsaryi* относятся только шмели из популяций среднего течения Дуная и Балкан, которые из-за недостатка материалов он ошибочно считал изолированными от широко распространенного в Палеарктике *B. maculidorsis*.

***Bombus sylvarum* (Linnaeus, 1761)**

*Bombus sylvarum*: Kupianskaya et al., 2013: 5 (Хакасия: Белый Яр, р. Абакан; 20 км СВ Черного Озера, р. Белый Июс), missidentification.

Примечание. Указание этого вида для Хакасии (Kupianskaya et al., 2013) основано на неверном определении (на самом деле экземпляры относятся к *B. pascuorum*). Таким образом, *B. sylvarum* исключен из списка шмелей Хакасии, а восточная граница его распространения проходит по долине Иртыша (Бывальцев, 2010).

**Разнообразие и обилие шмелей**

В результате анализа литературных сведений, проведенных исследований и вышеизложенных замечаний из Хакасии достоверно отмечено 38 видов шмелей (табл. 1), из которых впервые для республики указываются 5 видов: *Bombus cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888, *B. cryptarum* (Fabricius, 1775), *B. mocsaryi* Kriechbaumer, 1877, *B. semenoviellus* Skorikov, 1910 и *B. soroensis* (Fabricius, 1777). Один вид, *B. sylvarum* (Linnaeus, 1761), исключен из списка шмелей Хакасии.

Таблица 1  
Список видов шмелей Хакасии с оценкой обилия по шкале Песенко (1982)

Виды	Источник данных					
	1	2	3	4	5	6
<i>Bombus amurensis</i> Radoszkowski, 1862	+	-	-	-	-	(+)
<i>B. armeniacus</i> Radoszkowski, 1877	+	-	?	-	-	С, К, IV
<i>B. barbutellus</i> (Kirby, 1802)	-	-	-	-	+	К, I
<i>B. bohemicus</i> Seidl, 1838	-	-	-	III	-	К, I
<i>B. campestris</i> (Panzer, 1801)	-	-	-	I	-	К, II
<i>B. confusus paradoxus</i> Dalla Torre, 1882	-	-	-	+	+	К, I
<i>B. consobrinus</i> Dahlbom, 1832	-	-	-	III	-	-
<i>B. cullumanus serrisquama</i> Morawitz, 1888*	-	-	-	-	-	К, I
<i>B. deuteronymus</i> Schulz, 1906	-	-	-	-	+	К, II
<i>B. distinguendus</i> Morawitz, 1869	-	+	-	-	+	-
<i>B. filchnerae</i> Vogt, 1908	+	-	-	-	[+]	(+)
<i>B. flavidus</i> Eversmann, 1852	-	-	-	I	-	-
<i>B. fragrans</i> (Pallas, 1771)	+	-	-	-	-	(+)
<i>B. hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	+	К, II
<i>B. humilis</i> Illiger, 1806	-	-	+	-	+	К, IV
<i>B. hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	III	+	К, I

## Окончание таблицы 1

Виды	Источник данных					
	1	2	3	4	5	6
<i>B. lucorum</i> -комплекс	-	-	-	IV (!)	+	II (!)
<i>B. cryptarum</i> (Fabricius, 1775)*	-	-	-	?	?	С, К
<i>B. lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	?	?	К
<i>B. mocsaryi</i> Kriechbaumer, 1877*	-	-	-	-	-	С, К, V
<i>B. modestus</i> Eversmann, 1852	-	-	+	I	-	-
<i>B. muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	+	С, К, II
<i>B. norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918)	-	-	-	I	-	-
<i>B. pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	-	-	-	V	[+]	К, IV
<i>B. patagiatus</i> Nylander, 1848	-	-	-	-	+	К, II
<i>B. pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	III	-	-
<i>B. pseudobaicalensis</i> Vogt, 1911	-	-	-	-	+	К, II
<i>B. ruderarius</i> (Müller, 1776)	-	-	-	-	+	С, К, V
<i>B. rupestris</i> (Fabricius, 1793)	-	-	-	I	-	К, III
<i>B. saltuarius</i> Skorikov, 1922	-	-	-	I	-	С, К, II
<i>B. schrencki</i> Morawitz, 1881	-	-	+	V	-	К, I
<i>B. semenoviellus</i> Skorikov, 1910*	-	-	-	-	-	К, I
<i>B. sibiricus</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	+	С, К, III
<i>B. sichelii</i> Radoszkowski, 1860	-	-	-	II	+	С, К, III
<i>B. soroeensis</i> (Fabricius, 1777)*	-	-	-	-	+	К, II
<i>B. sporadicus</i> Nylander, 1848	-	-	-	II	-	К, II
<i>B. subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	+	С, К, II
<i>B. sylvorum</i> (Linnaeus, 1761)**	-	-	-	-	[+]	-
<i>B. sylvestris</i> (Lepelletier, 1832)	-	-	-	I	-	-
<i>B. veteranus</i> (Fabricius, 1793)	-	-	-	-	+	К, I
Число видов (указанное в статье/нарастающим итогом)	4/4	1/5	5/9	16/21	19/34	31/38
Количество изученных экземпляров				796	318	1114

*Примечание.* Данные приведены по: 1 – Скориков, 1914; Skorikov, 1931; 2 – Панфилов и др., 1961; Панфилов, 1982; 3 – Анюшин и др., 2004; 4 – Лузянин, 2004, 2008; Еремеева и др., 2004; 5 – Kurianskaya et al., 2013; 6 – наши данные (К – Казановка, С – Целинное). [+] – указание основано на неверном определении; ? – указание носит сомнительный характер; (+) – вид отсутствуют в собственных сборах, но по ним изучены коллекционные материалы; (!) – при оценке обилия виды *lucorum*-комплекса приняты как сборный таксон. Римскими цифрами I–V обозначены классы обилия. \* – вид впервые указан для фауны Хакасии; \*\* – вид исключен из фауны Хакасии.

Данные об обилии и разнообразии шмелей в Хакасии приведены в сравнении с таксоценонами шмелей степей Омского Прииртышья (табл. 2).

Так как основной объем материала собран нами в «Казановке» (95,8%), то распределение по классам обилия отражает в большей степени ситуацию с таксоценонами горных луговых степей, чем степей северной части Хакасско-Минусинской котловины («Целинное»). Со значительной долей уверенности можно полагать, что при проведении дополнительных учетов на участках «Целинное» число учтенных видов шмелей будет больше, поэтому показатель  $S$  (число видов), вероятно, здесь не является репрезентативным. Тем не менее, такие показатели как  $S_{cp}$ ,  $I$  и *особь/час* получены в результате применения одинаковой методики сбора и пригодны для сравнительного анализа. Все 9 видов шмелей собранных на участках «Целинное» являются обычными по численности, а самые обильные из них и формируют доминантный комплекс местного таксоценона. По крайней мере, это очевидно для *B. armeniacus*, доля которого в учетах на участках «Целинное» составляет 42%.

Таблица 2  
Показатели обилия и разнообразия шмелей в степях Хакасии и Прииртышья

Регион	Хакасия			Прииртышская степь (Бывальцев и др., 2013)	
	Дата (число/месяц/год)	26.VI.2013	27.VI – 1.VII.2013	23.VI – 1.VII.2014	24.VI – 1.VII.2011
место	Целинное	Казановка	Казановка	Омская область, Черлакский район	
Число видов шмелей	9	18	23	20	16
		27		21	
$S_{cp}$ (средняя $\pm$ ст. ошибка)	2,75 $\pm$ 0,56	5,73 $\pm$ 0,43	4,35 $\pm$ 0,36	2,62 $\pm$ 0,23	3,11 $\pm$ 0,25
Численность (средняя $\pm$ ст. ошибка)	11,8 $\pm$ 2,8	40,4 $\pm$ 4,4	38,3 $\pm$ 2,6	9,18 $\pm$ 0,97	9,33 $\pm$ 0,50
доля от общего числа учтенных особей пчел, %	87	83	59	52,3	37,6
$I$	4,46	10,42	8,85	min – 8,08; max – 10,84	

*Примечание.*  $S_{cp}$  – число видов на учет.  $I$  – индекс полидоминантности (отношение меры концентрации Симпсона к единице).

В целом, доля шмелей (от общего числа пчел в учетах) заметно более высока в Хакасии, нежели чем в степях юга Омской области (табл. 2). При этом наблюдается сходство показателей численности (особь/час) для равнинных территорий («Целинное» и Степное Прииртышье), которые в 4 раза ниже, чем



в горных луговых степях отрогов Абаканского хребта («Казановка»). Вероятно, общий уровень видового богатства (числа видов) в северной части Минусинской котловины и в степях Прииртышья также является сходным и существенно ниже, чем в горных районах, на что указывают значения  $S_{cp}$  (табл. 2). Это вполне закономерно. Шмели эволюционно приспособлены к обитанию в высоких широтах и горах, поэтому в зональных степях, к которым можно отнести и северные районы Минусинской котловины, их обилие и разнообразие существенно ниже. Кроме того, степи в районе оз. Шира, как и большая часть равнинных степей Евразии, в значительной мере были распаханы и подвергались обработке пестицидами в относительно недавнем прошлом. Это также может являться причиной снижения здесь численности шмелей. Тем не менее, при низком видовом разнообразии шмелей в Степном Прииртышье, местные сообщества этих насекомых характеризуются высокими показателями индекса полидоминантности ( $I$ ) и фактически идентичны таковым для окрестностей «Казановки» (табл. 2). Возможно, относительная сложность этих таксоценозов может быть связана с меньшей нагрузкой на данную территорию пахотного земледелия (Бывальцев и др., 2013).

Основу населения шмелей в степях Хакасии формируют 8 видов (V класс обилия): *Bombus ruderarius*, *B. mocsaryi*; IV – *B. armeniacus*, *B. humilis*, *B. pascuorum*; III – *B. rupestris*, *B. sibiricus*, *B. sichelii*. Виды, отнесенные к V и IV классам, также обильны в степной зоне Западно-Сибирской равнины (в частности в Кулунде и в Прииртышье) (Бывальцев, 2013; Бывальцев и др., 2013). Исключение составляет только приуроченный к лесам *B. pascuorum*. В равнинной степи Западной Сибири этот вид немногочислен и достигает заметного обилия только в районах с березовыми колками. В горных степях Хакасии численность этого вида велика, по-видимому из-за соседства степных и таежных ценозов.

К III классу обилия отнесены *B. sibiricus*, *B. rupestris* и *B. sichelii*. Последние два вида приурочены преимущественно к лугам и связаны взаимоотношениями паразит-хозяин: клептопаразитический *B. rupestris* оккупирует гнезда социального *B. sichelii*.

Остальные виды шмелей в учетах оказались редкими и малочисленными. Для многих из них это вполне закономерно, т. к. экологически они связаны либо с тайгой, либо с тундрой. Присутствие их в степях Хакасии объясняется соседством разнородных ландшафтов из-за хорошо выраженной вертикальной поясности. Кроме того, редкость отдельных видов можно объяснить сложившимися межвидовыми отношениями в конкретных условиях обследованных станций. Не исключено, что в других местах, или здесь же, но в другие годы, виды, отнесенные нами к редкими и малочисленным, будут характеризоваться более высокими показателями обилия. Например, в горно-таежной части Аскизского района Хакасии (окрестности с. Балыкса) в 2004 г. *B. schrencki* являлся одним из доминантов и составлял 34,8% от сборов общим объемом 796 экземпляров (Еремеева и др., 2004).

Неожиданно низкие показатели численности отмечены в Хакасии для видов группы *lucorum*-complex. Обычно эти шмели являются одними из самых многочисленных (Williams et al., 2012). Во многих районах Западной Сибири виды этой группы вместе с *B. pascuorum* являются самыми массовыми (не ниже IV класса обилия), в частности в лесной зоне в Томской области (Конусова и др., 2005) и в окрестностях г. Сургут (Демидова, Тюмасева, 2011), в лесостепи в окрестностях г. Новосибирск (Byvaltsev, 2009) и в горных районах Кемеровской области (Еремеева, Лузянин, 2008). В степях сопутствующим для *B. lucorum* s. l. обычно выступает *B. armeniacus* (Бывальцев, 2013; Бывальцев и др., 2013). Относительно низкое обилие шмелей *lucorum*-complex в таежном поясе Хакасии (табл. 1) отмечалось и ранее (Еремеева и др., 2004). Клептопаразит этих шмелей (*B. bohemicus*) в наших учетах оказался также весьма редок, хотя в большинстве публикаций по Палеарктике он отмечается как повсеместно обычный и многочисленный вид. Это может служить подтверждением того, что низкая численность шмелей *B. lucorum*-complex характерна для Хакасии.

### Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых ученых № МК-6176.2015.4 (руководитель А.М. Бывальцев); работа М.Ю. Прошалькина поддержана грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки ведущих научных школ Российской Федерации № НШ-150.2014.4 и грантов РФФИ №№ 14-04-00649 и 15-29-02466 офи\_м.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бывальцев А.М. 2010.** Ареал *Bombus sylvarum* (Linnaeus, 1761) в Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*, 9(3): 506–507. [Byvaltsev A.M. 2010. The range of *Bombus sylvarum* (Linnaeus, 1761) in Western Siberia. *Eurasian Entomological Journal*, 9(3): 506–507.]
- Бывальцев А.М. 2013.** Сообщества шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) в Кулундинской равнине Западной Сибири. *Евразийский энтомологический журнал*. 12(6): 575–586. [Byvaltsev A.M. 2013. The communities of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, Bombini) of the Kulunda Plain of West Siberia, Russia. *Eurasian Entomological Journal*, 12(6): 575–586.]
- Демидова А.Т., Тюмасева З.И. 2011.** Фаунистический и зоогеографический анализ шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) Среднеобской низменности. *Вестник Саратовского государственного университета им. Н.И. Вавилова*, 10: 14–17. [Demidova A.T., Tyumaseva Z.I. 2011. Faunistic and zoogeographical analysis of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) of Sredneobsky lowland. *The Bulletin of Saratov State agrarian University in honor of N.I. Vavilov*, 10: 14–17.]
- Бывальцев А.М., Белова К.А., Проскурякова А.А. 2013.** Население и экология шмелей Прииртышской степи в раннелетний период (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*). *Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина*, 11(1): 40–46. [Byvaltsev A.M., Belova K. A., Proskuryakova A.A. 2013. Populations and ecology of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus*) of the Irtysh steppe in early summer. *Vestnik NGU. Seriya: Biologiya, klinicheskaya meditsina*, 11(1): 40–46.]
- Еремеева Н.И., Лузянин С.Л. 2008.** Шмели (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* Latreille и *Psithyrus* Lereleiter) Кузнецко-Салаирской горной области: фауна, ландшафтно-биотопическое распределение и трофические связи. *Труды Русского энтомологического общества*, 78(2): 25–52. [Eremeeva N.I.,

Luzyanin S.L. 2008. Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* Latreille and *Psithyrus* Lepeleier) Kuznetsk-Salair Mountain area: fauna, landscape-biotope distribution, and trophical associations. *Proceedings of the Russian Entomological Society*, 78(2): 25–52.]

**Еремеева Н.И., Сидоров Д.А., Лузянин С.Л. 2004.** К изучению шмелей и шмелей-кукушек Кузнецкого Алатау. *Вестник Томского государственного университета*, 11: 22–24. [Eremeeva N.I., Sidorov S.L., Luzyanin S.L. Contribution to the study of social and cuckoo bumblebees of Kuznetsk Alatau. *Vestnik Tomskogo Gosudaarstvennogo Universiteta*, 11: 22–24.]

**Конусова О.Л., Гришина Е.М., Вежнина Е.Р. 2005.** Ландшафтное распределение шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Томской области. *Муравьи и защита леса. Материалы XII Всероссийского симпозиума и сателлитного совещания “Экология и поведение перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование”*. Новосибирск. С. 44–48. [Konusova O.L., Grishina E.M., Vezhnina E.P. 2005. Landscape distribution of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, Bombini) in the Tomsk province. *Ants and forest protection. Materials of the 12th All-Russian Myrmecological Symposium*, Novosibirsk. P. 44–48.]

**Куминова А.В., Зверева Г.А., Маскаев Ю.М., Павлова Г.Г., Седельников В.П., Королева А.С., Нейфельд Э.И., Танзыбаев М.Г., Чижикова Н.М., Ламанова Т.Г. 1976.** *Растительный покров Хакасии*. Новосибирск: Наука. 418 с. [Kuminova A.V. et al. 1976. *Rastitelnyi pokrov Khakasii*. Novosibirsk: Nauka. 418 p.]

**Лузянин С.Л. 2004.** Фауна и биотопическое распределение шмелей в Кузнецком Алатау. *Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы Международной школы-конференции студентов и молодых ученых*. Абакан: ХГУ. С. 90–91. [Luzyanin S.L. 2004. The fauna and biotopic distribution of bumble bees in the Kuznetskiy Alatau. *Ekologiya Yuznoi Sibiri i sopredelnykh territorii: materialy Mezhdunarodnoi shkoly-konferentsii studentov i molodykh uchenykh*. Abakan: KHGU. P. 90–91.]

**Лузянин С.Л. 2004.** Материалы по фауне шмелей-кукушек (Hymenoptera, Apidae, *Psithyrus*) Кузнецко-Салаирской горной области. *Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества*, 6: 68–75. [Luzyanin S.L. 2004. A contribution to the fauna of Cuckoo Bees (Hymenoptera, Apidae, *Psithyrus*) of the Kuznetsk-Salair mountain territory. *Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva*, 6: 68–75.]

**Панфилов Д.В. 1956.** Материалы по систематике шмелей (Hymenoptera, Bombinae) с описанием новых форм. *Зоологический журнал*, 35(9): 1325–1334. [Panfilov D.V. 1956. Contributions to the taxonomy of bumble bees (Hymenoptera, Bombinae) with description of new forms. *Zoologicheskii Zhurnal*, 35(9): 1325–1334.]

**Панфилов Д.В. 1982.** Карта 149: *Bombus distinguendus* Morawitz, 1869. *Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 126–178*. Ленинград: Наука. С. 27. [Panfilov D.V. 1982. Map 149: *Bombus distinguendus* Morawitz, 1869. *Provisional Atlas of Insects in the European Part of the USSR. Maps 126–178*. Leningrad: Nauka. P. 27.]

**Песенко Ю.А. 1982.** *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. М.: Наука. 287 с. [Pesenko Yu.A. 1982. *Maxims and methods of quantitative analysis in faunistic researches*. Moscow: Nauka. 287 p.]

**Скориков А.С. 1914.** Новые формы шмелей (Hymenoptera, Bombidae). VI. *Русское энтомологическое обозрение*, 14(1): 119–129. [Skorikov A.S. 1914. New forms of bumble bees (Hymenoptera, Bombidae). VI. *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*, 14(1): 119–129.]

**Скориков А.С. 1922.** Шмели Петроградской губернии. *Фауна Петроградской губернии*, 2(11): 1–51. [Skorikov A.S. 1922. The Bumble Bees of the Petrograd Province. *Fauna Petrogradskoy gubernii*, 2(11): 1–51.]

**Bertsch A., Schweer H., Titze A. 2004.** Discrimination of the bumblebee species *Bombus lucorum*, *B. cryptarum* and *B. magnus* by morphological characters and male labial gland secretions. *Beiträge zur Entomologie*, 54: 365–386.

**Brasero N., Lecocq T., De Meulemeester T., Urbanová K., Rami M., Valterová I., Rasplus J.-Y., Rasmont, P. 2012.** The male sexual marking pheromones of the *Bombus laesus* group: toward an integrative approach. *Eurbee 5th European Conference of Apidology*. Halle an der Saale, Germany. P. 1.

**Byvaltsev A.M. 2009.** The bumble bee's communities (Hymenoptera: Apidae, Bombini) in Novosibirsk and its Environs. *Contemporary Problems of Ecology*, 2(3): 216–223.

- Cameron S.A., Hines H.M., Williams P.H. 2007.** A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 161-188.
- Koch J., Strange J., Williams P. 2012.** *Bumble bees of the western United States*. USFS and the Pollinator Partnership. 144 p.
- Kupianskaya A.N., Proshchalykin M.Yu., Lelej A.S. 2013.** Contribution to the fauna of bumble bees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* Latreille, 1802) of the Republic of Khakassia, Eastern Siberia. *Far Eastern Entomologist*, 261: 1–12.
- Kupianskaya A.N., Proshchalykin M.Yu., Lelej A.S. 2014.** Contribution to the fauna of bumble bees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* Latreille, 1802) of the Republic of Tyva, Eastern Siberia. *Eurasian Entomological Journal*, 13(3): 290–294.
- Rasmont P. 1984.** Les Bourdons du genre *Bombus* Latreille sensu stricto en Europe Occidentale et Centrale (Hymenoptera, Apidae). *Spixiana*, 7(2):135–160.
- Rasmont P., Iserbyt I. 2010-2013.** *Atlas of the European Bees: genus Bombus. 3d Edition. STEP Project, Atlas Hymenoptera*, Mons, Gembloux. <http://www.zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/page.asp?ID=169> (accessed 7 March 2015).
- Skorikov A.S. 1931.** Die Hummelfauna Turkestans und ihre Beziehungen zur zentralasiatischen Fauna (Hymenoptera, Bombidae). *Pamir-Expedition 1928. Abhandlungen der Expedition. Lieferung VIII. Zoologie*: 175–247.
- Tkalců B. 1974.** Ergebnisse der 1. und 2. mongolisch-tschechoslowakischen entomologisch-botanischen Expedition in der Mongolei. Nr. 29: Hymenoptera, Apoidea, Bombinae. *Sbornik faunistických prací Entomologického oddelení Národního musea v Praze*, 15: 25-57.
- Williams P.H. 1998.** An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum (Entomology)*, 67(1): 79–152.
- Williams P.H. 2015.** *Bombus* – bumblebees of the World. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/index.html> (accessed 24 April 2015)
- Williams P.H., An J-D, Huang J-X. 2011.** The bumblebees of the subgenus *Subterraneobombus*: integrating evidence from morphology and DNA barcodes (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 813–862.
- Williams P.H., Brown M.J.F., Carolan J.C., An J., Goulson D., Aytakin M., Best L.R., Byvaltsev A.M., Cederberg B., Dawson R., Huang J., Ito M., Monfared A., Raina R.H., Schmid-Hempel P., Sheffield C.S., Šima P., Xie Z. 2012.** Unveiling cryptic species of the bumblebee subgenus *Bombus* s. str. worldwide with COI barcodes (Hymenoptera: Apidae). *Systematics and Biodiversity*, 10(1): 21–56.
- Williams P.H., Cameron S.A., Hines H.M., Cederberg B., Rasmont P. 2008.** A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). *Apidologie*, 39: 46–74.
- Williams P.H., Osborn J.L. 2009.** Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, 40: 367–387.
- Williams P.H., Thorp R.W., Richardson L.L., Colla S.R. 2014.** *Bumble bees of North America. An identification guide*. Princeton University Press. 208 p.

THE DIVERSITY AND ABUNDANCE OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA:  
APIDAE, *BOMBUS*) IN THE STEPPES OF KHAKASSIA

A.M. Byvaltsev<sup>1\*</sup>, K.A. Belova<sup>1</sup>, A.N. Kupianskaya<sup>2</sup>, M.Yu. Proshchalykin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup>Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian  
Academy of Science, Vladivostok, Russia

\*Corresponding author, E-mail: byvam@yandex.ru

Thirty-eight species of bumblebees are known in Khakassia Republic. Five species, namely *Bombus cullumanus serrisquama* Morawitz, 1888, *B. cryptarum* (Fabricius, 1775), *B. mocsaryi* Kriechbaumer, 1877, *B. semenoviellus* Skorikov, 1910, and *B. soroensis* (Fabricius, 1777), are recorded from Khakassia for the first time. One species, *B. sylvarum* (Linnaeus, 1761), is excluded from the list of bumblebees of republic. The bumblebees are more abundant and diverse in the mountain steppes than on lowland steppe regions of Khakassia. The abundance and diversity of bumblebees in the lowland steppes in Khakass Republic and in the zonal steppes of the West-Siberian plain are similar.