

На правах рукописи

Потапов

Потапов Григорий Сергеевич

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA:
APIDAE, *BOMBUS* LATR.) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА
РОССИИ**

03.02.08 – Экология (биология)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологических проблем Севера Уральского отделения Российской академии наук, в лаборатории экологии популяций и сообществ.

Научный руководитель: доктор биологических наук
Болотов Иван Николаевич

Официальные оппоненты:

Филиппов Борис Юрьевич, доктор биологических наук, доцент, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова», проректор по научной работе

Багиров Руслан Толик-оглы, кандидат биологических наук, федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», кафедра зоологии беспозвоночных, доцент

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Кемеровский государственный университет»

Защита состоится 04 июня 2015 года в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.10, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (корпус НИИ ББ).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Автореферат разослан ____ апреля 2015 г.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:
http://www.tsu.ru/content/news/announcement_of_the_dissertations_in_the_tsu.php

Ученый секретарь
диссертационного совета



Просекина Елена Юрьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Шмели относятся к семейству Apidae отряда Hymenoptera и представлены родом *Bombus* Latreille, 1802. По современным данным, основанным на исследовании ДНК, род *Bombus* подразделяется на 15 подродов (Cameron et al., 2007; Williams et al., 2008; Williams, 2013).

В силу того, что шмели адаптированы преимущественно к умеренному и прохладному климату, ареал большинства видов ограничен таёжной зоной, зоной смешанных лесов и горными районами (Hines, 2008). Некоторые виды приурочены, главным образом, к зоне тундры. Их высокие адаптационные возможности в освоении прохладных и холодных местообитаний объясняются наличием однолетних колоний, одиночно зимующих оплодотворённых самок, факультативной эндотермии, а также особенностями терморегуляции организмов, позволяющими хорошо приспосабливаться к пессимальным климатическим условиям Севера (Пеккаринен, 1988).

В последнее десятилетие заметно активизировалось изучение фауны и экологии шмелей Европейского Севера России (Болотов, Подболоцкая, 2003; Колосова, Болотов, 2004; Болотов, Колосова, 2006, 2007; Колосова, 2007, 2010; Подболоцкая, 2009). Вместе с тем, указанные работы ограничиваются исследованием топических группировок шмелей лишь отдельных районов Европейского Севера. Вопросы зонального распределения видов в регионе до сих пор не рассматривались.

Быстрая реакция шмелей на изменения условий среды позволяет использовать их видовое разнообразие как биоиндикатор для ландшафтного мониторинга (Sepp et al., 2004). Если в странах Западной Европы наблюдается быстрая деградация сообществ шмелей из-за интенсивного ведения сельского хозяйства (Kleefsman, 2002; Celary, 2007; Goulson, 2010), то на Европейском Севере России наблюдается обратная ситуация. С 1990-х годов здесь начался резкий спад сельскохозяйственного производства и развитие естественных сукцессионных процессов на сельскохозяйственных угодьях (Шварцман, Болотов, 2008). Агроэкосистемы, ранее занимавшие большие площади, постепенно зарастают кустарниками и мелколиственными деревьями. Это приводит к изменениям в структуре группировок насекомых-опылителей в процессе восстановительных сукцессий от агроэкосистем до зональных или интразональных сообществ. В пределах бореальной зоны такие изменения ранее не были исследованы.

Цели и задачи. Целью настоящей работы явилось изучение структуры населения шмелей Европейского Севера России.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить зоогеографию и зональное распределение шмелей на Европейском Севере России;
- 2) исследовать структуру и видовое разнообразие топических группировок шмелей в различных экосистемах региона;
- 3) выявить роль антропогенной трансформации местообитаний в формировании топических группировок шмелей.

Основные положения, выносимые на защиту.

- 1) На Европейском Севере России вдоль широтного градиента происходят изменения в видовом составе шмелей и комплексе доминирующих видов.

2) Неоднородность ландшафтно-климатических условий региона обуславливает существенные различия в структуре населения шмелей. Выделяемые топические группировки отличаются друг от друга видовым составом, соотношением экологических групп видов и комплексом видов-доминантов.

3) В большинстве антропогенных местообитаний Европейского Севера России уровень видового богатства в таксоценах шмелей увеличивается за счёт наличия в них видов более южного происхождения, не свойственных коренным экосистемам тайги.

Научная новизна. Значительно дополнены сведения о видовом составе шмелей отдельных районов Европейского Севера (Кольский п-ов, Северная Карелия, низовья р. Северная Двина, п-ов Канин, Большеземельская тундра, Югорский п-ов, о-в Колгуев). В Мурманской области впервые обнаружены *Bombus distinguendus* и *B. veteranus*; в Ненецком автономном округе – *B. distinguendus*, *B. hortorum*, *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. sylvestris* и *B. sichelii*.

Получены оригинальные данные о населении шмелей региона. Установлено, что вдоль широтного градиента происходит изменение набора доминирующих видов при общем снижении видового богатства в направлении от средней тайги к арктической тундре.

Исследованы перестройки в структуре топических группировок шмелей по градиенту антропогенных преобразований экосистем. Установлено, что по мере деградации агрокультурных ландшафтов происходит увеличение уровня видового богатства и разнообразия в таксоценах. В климаксовых сообществах тайги число видов и обилие шмелей становится незначительным.

Практическая значимость. Результаты исследований использованы в работе международного проекта по сохранению биоразнообразия шмелей – International Union for the Conservation of Nature (IUCN), Species Survival Commission (SSC), Bumblebee Specialist Group (BBSG). В ходе реализации программы получены данные о состоянии населения шмелей Северной Европы и степени уязвимости видов к воздействию антропогенного фактора. Материалы проекта в дальнейшем могут применяться при составлении региональных программ сохранения биоразнообразия и рационального природопользования.

Результаты диссертационного исследования могут быть применены для составления региональных фаунистических сводок, на основе которых можно делать выводы о путях формирования фауны Северной Европы в различных биогеографических исследованиях.

Материалы диссертационного исследования использованы при проведении лекций и лабораторных работ по дисциплине «Энтомология» на кафедре зоологии и экологии Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова.

Личный вклад автора. Автором проанализированы и обобщены собственные, фондовые и литературные материалы по теме диссертационной работы. С 2006 по 2012 г. выполнены полевые экспедиционные работы в Архангельской, Мурманской областях и в Республике Карелия. Собственные сборы автора насчитывают 5636 экземпляров шмелей. В научно-образовательном музейном центре «Биоразнообразие Севера» Института экологических проблем Севера УрО РАН (ИЭПС УрО РАН) и в Северном (Арктическом) федеральном университете им. М.В. Ломоносова (САФУ

им. М.В. Ломоносова) изучены коллекционные материалы и проведена инвентаризация данных за полевые сезоны 1993–2013 годов. Суммарно обработано свыше 30 тысяч экземпляров шмелей. Исследованы коллекции Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Зоологического института АН Молдовы (Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei) (Кишинёв). Автор прошёл научную стажировку у ведущего мирового эксперта по группе *Vombini* Пола Вильямса (Dr. Paul H. Williams) – The Natural History Museum, Department of Entomology.

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Исследования выполнены в рамках ФНИР ИЭПС УрО РАН «Структура и динамика компонентов природных и культурных ландшафтов бореальной и субарктических зон Европейской части России в условиях меняющегося климата», а также при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы», гранта Президента РФ МД-4164.2011.5, междисциплинарного проекта Уральского отделения РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», гранта РФФИ №11-04-98817, конкурса научных проектов молодых учёных и аспирантов УрО РАН №11-5-НП-159.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы обсуждались на двенадцати научных конференциях: XVII Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии», г. Сыктывкар, 2010 г.; Международный симпозиум «Экология арктических и приарктических территорий», г. Архангельск, 2010 г.; II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, г. Санкт-Петербург, 2010 г.; Научно-практическая конференция «Современное состояние и перспективы развития сети особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала», г. Сыктывкар, 2010 г.; XVIII Всероссийская молодёжная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии», г. Сыктывкар, 2011 г.; X ежегодная региональная молодёжная научно-практическая конференция, посвящённая 300-летию со дня рождения М.В. Ломоносова «Ломоносова достойные потомки», г. Архангельск, 2011 г.; Всероссийская конференция молодых учёных «Экология: традиции и инновации», г. Екатеринбург, 2012 г.; Всероссийская конференция с международным участием «Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов», посвящённая памяти чл.-корр. РАН Ф.Н. Юдахина, г. Архангельск, 2012 г.; X юбилейная Международная научная конференция «Инновации в науке, образовании и бизнесе – 2012», г. Калининград, 2012 г.; II Всероссийская конференция с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере», г. Сыктывкар, 2013 г.; Conferința a VIII-a Internațională a Zoologilor «Probleme actuale ale protecției și valorificării durabile a diversității limii animale», Молдова, г. Кишинёв, 2013 г.; IX Международная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы экологии – 2013», Беларусь, г. Гродно, 2013 г.

По результатам научных исследований автор награждён стипендией Губернатора Архангельской области в 2011 г. Автор является победителем конкурса на лучший доклад, представленный на Всероссийской конференции молодых учёных «Экология: традиции и инновации», г. Екатеринбург, 9–13 апреля 2012 г.

Публикации. По теме диссертации опубликована 31 работа, в том числе 12 статей в журналах, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук, 1 статья в сборнике научных трудов, 18 публикаций в сборниках материалов международных и всероссийских научных конференций (из них 3 зарубежных конференции).

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Список литературы содержит 188 источников, из них 77 на иностранных языках. Текст изложен на 147 страницах, включая 17 таблиц и 20 рисунков.

Благодарности. Искреннюю признательность автор выражает своему научному руководителю д.б.н. И.Н. Болотову, а также коллегам к.б.н. М.В. Подболоцкой и к.б.н. Ю.С. Колосовой за неоценимую помощь в подготовке диссертации и сборе материала. За предоставление коллекционных материалов автор благодарен к.б.н. Е.Ю. Чураковой, к.г.н. С.А. Игловскому, Ю.С. Радюкиной, Н.А. Зубрий, А.А. Власовой, Н.Г. Скютте. За консультации по вопросам номенклатуры автор признателен Полу Вильямсу (Dr. Paul H. Williams) (The Natural History Museum, London) и М.В. Березину (отдел энтомологии Московского зоопарка). Отдельные благодарности к.б.н. Ю.В. Астафуровой за содействие в изучении коллекций Зоологического института РАН; к.б.н. А.В. Антропову (Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова); д.б.н. В.В. Держанскому, д.б.н. В.С. Стратану (Зоологический институт АН Молдовы – Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географическая характеристика и границы региона исследований

В главе обобщены сведения по физико-географическим характеристикам Европейского Севера России. Специфика ландшафтов во многом определена влиянием плейстоценовых материковых оледенений, явившихся, в том числе, и причиной миграционного характера биоты в Северной Европе. Проанализирован климат региона. Показано, что особенности климатических параметров и ландшафтных компонентов определяются наложением широтной зональности на меридиональную географическую закономерность, обусловленную увеличением континентальности климата с запада на восток (Исаченко, 1995).

Глава 2. История изучения шмелей на Европейском Севере России

В настоящей главе показано, что изученность фауны и населения шмелей Европейского Севера России носит неоднородный характер. Имеются выборки фаунистического материала на севере Кольского п-ова (коллекции Формозова, Дьяконова, Желоховцева и др.), из Хибин (Фридолин, 1936), некоторых районов Архангельской области (Колосова, Болотов, 2004; Болотов, Колосова, 2006, 2007; Колосова, 2007, 2010), о-вов Белого моря (Хумала, Полевой, 1999; Хумала, 2003; Подболоцкая, 2009), юго-востока Карелии (Яковлев и др., 1999; Хумала, 1997, 2006; Полевой, Хумала, 2005; Полевой и др., 2005; Leinonen et al., 2006; Хумала, Полевой, 2009), Но-

вой Земли (коллекции Якобсона, Русанова, Толмачева и др.). В небольшом числе статей освещены особенности экологии шмелей на Европейском Севере России. В них рассматриваются топические группировки *Bombus* лишь некоторых районов: Хибинский горный массив (Фридолин, 1936), о-ва Соловецкого архипелага (Болотов, Подболоцкая, 2003; Природная среда... 2007; Подболоцкая, 2009; Колосова, Подболоцкая, 2010; Болотов и др., 2013), северотаёжные карстовые ландшафты Беломорского-Кулойского плато (Болотов, Колосова, 2006) и др. Большая же часть территории региона остаётся практически не изученной.

Глава 3. Материалы и методики исследований

Полевые экспедиционные исследования проводились в течение 2006–2012 гг. в Архангельской, Мурманской областях и в Республике Карелия (рис. 1). В ходе работы изучены коллекционные материалы научно-образовательного музейного центра «Биоразнообразие Севера» Института экологических проблем Севера УрО РАН и Северного (Арктического) федерального университета им. М.В. Ломоносова (всего обработано свыше 30 тыс. экземпляров шмелей), а также исследованы коллекции Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва) (рис. 1).

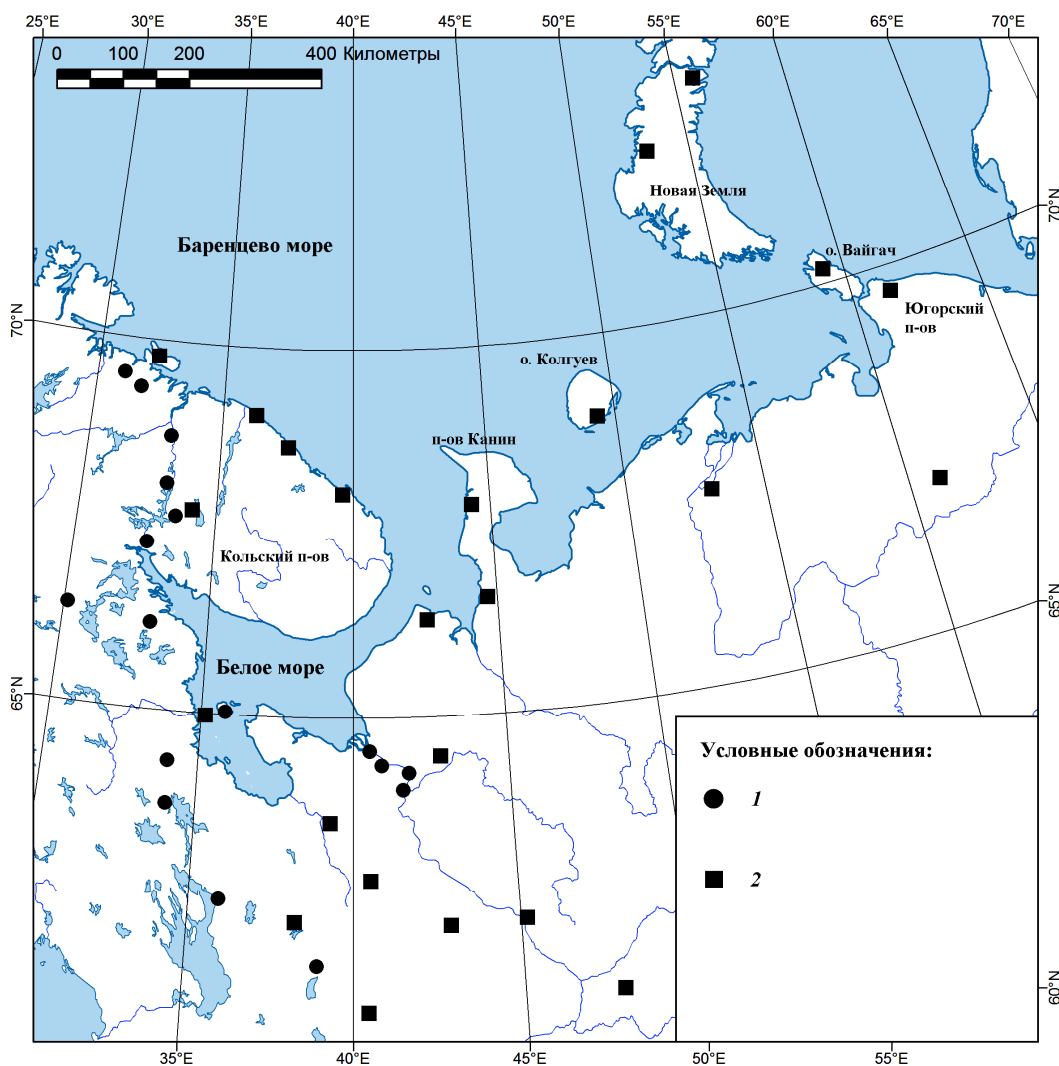


Рисунок 1. Карта-схема Европейского Севера России с обозначением основных мест сбора материала: 1 – собственные сборы, 2 – материалы музейных коллекций

Полевой сбор материала проводился путём безвыборочного вылова всех встреченных особей шмелей в исследуемых местообитаниях с помощью энтомологического сачка (Татаринов, Долгин, 2001). Такой сбор насекомых «на исчерпание популяции» (Песенко, 1972) позволяет сделать корректные выводы о соотношениях видов в составе группировок (Татаринов, Долгин, 2001; Подболоцкая, 2009). Полевые исследования проводились преимущественно в июле-августе – период, на который приходится пик развития шмелиных семей (Sladen, 1912; Alford, 1975; Радченко, Песенко, 1994). В целях изучения биотопического распределения видов, сборы шмелей проводились на отдельных учётных площадках.

Растительные сообщества описывались в полевых условиях с помощью стандартных геоботанических методик (Воронов, 1973; Баталов и др., 2005). В большинстве из исследованных биотопов составлялись полные видовые списки сосудистых растений с использованием определительных ключей (Талиев, 1941; Скворцов, 2000; Киселёва и др., 2005; Шанцер, 2009). Названия растений приведены в соответствии с современной номенклатурой (Номенклатура ..., 2005; Шмидт, 2005; Annotated Checklist ..., 2013). Для оценки уровня антропогенного преобразования местообитаний использовался показатель степени нарушенности растительного покрова (Лемеза, Джус, 2008).

Виды шмелей определялись на основе работ А. Løken (1973, 1984), Д.В. Панфилова (1978). Кроме них использовались определительные ключи В. Pittioni (1939); G. Kruseman (1945); T. Pawlikowski (1996); B.G. Svensson (1973, 1979); P.H. Williams, L. Hernández (2000); P.H. Williams (2013). Определения уточнялись по эталонным коллекциям Музея естественной истории (The Natural History Museum) (Лондон); Зоологического института РАН (Санкт-Петербург); Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва); Зоологического института АН Молдовы (Institutul de Zoologie, Academia de Ştiinţe a Moldovei) (Кишинёв). Латинские названия видов и подродов *Bombus*, их порядок расположения указаны в соответствии с каталогом мировой фауны *Bombini* (Williams, 1998, 2013).

Относительное обилие определялось по доле особей вида в сборах (в %) и по пятибалльной логарифмической шкале Ю.А. Песенко (1982). Для характеристики видового разнообразия топических группировок шмелей, помимо общего числа видов в выборках (S), применялись различные расчётные индексы (Мэгарран, 1992). Видовое разнообразие оценивалось с помощью индекса Шеннона (H') (на базе натурального логарифма) (Песенко, 1982; Мэгарран, 1992). Кроме него, использовался индекс доминирования Бергера-Паркера (D_{w-r}), характеризующий роль численно преобладающих видов в выборке.

В работе применялись графики видового богатства, рассчитанные по методу разрежения (Smith, van Belle, 1984; Мэгарран, 1992). Тестирование связи между числом видов шмелей и степенью нарушенности растительного покрова местообитаний проводили с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (Ивантер, Коросов, 2011).

Сходство между выборками оценивалось на основе кластерного анализа. Исходные данные по числу особей шмелей в сборах предварительно подвергались струнной трансформации (chord transformation) (Legendre, Gallagher, 2001). Кластерный анализ проводился на основе евклидовой метрики, построение дендрограммы

осуществлялось методом Варда (Ward's method) (Пузаченко, 2004). Для оценки общности между региональными фаунами применяли кластерный анализ методом невзвешенного попарного среднего (UPGA – Unweighted pair-group average) на основе индекса Жаккара ($I_j = a / (a + b)$) (Пузаченко, 2004).

Расчёты выполняли с использованием программных пакетов Past (Version 2.17), BioDiversity (N. McAleese) и Microsoft Excel.

Глава 4. Зоогеография и зональное распределение шмелей на Европейском Севере России

На Европейском Севере России зарегистрировано 36 видов шмелей (табл. 1) (Потапов, Колосова, 2012; Потапов и др., 2013а). Анализ ареалогического состава фауны шмелей проведён на основе материалов финских энтомологов (Pekkarinen, Teräs, 1993), базирующихся на классификации К.Б. Городкова (1984). В некоторых случаях применялись данные ряда работ отечественных авторов (Ефремова, 1991; Бывальцев, 2009).

Таблица 1

Видовой состав шмелей Европейского Севера России

| № п/п | Вид | Тип ареала | |
|----------|--|------------|-----------|
| | | Долготный | Зональный |
| 1 | <i>Bombus (Kallobombus) soroensis</i> (Fabricius, 1777) | Es | Te |
| 2 | <i>B. (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869 | Tr | Te |
| 3 | <i>B. (Megabombus) hortorum</i> (Linnaeus, 1761) | Tr | Te |
| 4 | <i>B. (Mg.) consobrinus</i> Dahlbom, 1832 | Tr | Te |
| 5 | <i>B. (Thoracobombus) laesus</i> Morawitz, 1875 | Es | Sb |
| 6 | <i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758) | Es | Te |
| 7 | <i>B. (Th.) ruderarius</i> (Müller, 1776) | Es | Te |
| 8 | <i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793) | Es | Te |
| 9 | <i>B. (Th.) deuteronymus</i> Schulz, 1906 | Tr | Te |
| 10 | <i>B. (Th.) humilis</i> Illeger, 1806 | Es | Sb |
| 11 | <i>B. (Th.) pascuorum</i> (Scopoli, 1763) | Es | Te |
| 12 | <i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881 | Tr | Bo |
| 13 | <i>B. (Psithyrus) rupestris</i> (Fabricius, 1793) | Tr | Te |
| 14 | <i>B. (Ps.) campestris</i> (Panzer, 1801) | Tr | Te |
| 15 | <i>B. (Ps.) bohemicus</i> Seidl, 1837 | Tr | At |
| 16 | <i>B. (Ps.) barbutellus</i> (Kirby, 1802) | Es | Te |
| 17 | <i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852 | Tr | Bm |
| 18 | <i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918) | Tr | Te |
| 19 | <i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepeletier, 1832) | Es | Te |
| 20 | <i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832) | Tr | Te |
| 21 | <i>B. (Pyrobombus) lapponicus</i> (Fabricius, 1793) | Es | Ab |
| 22 | <i>B. (Pr.) monticola</i> Smith, 1849 | Eu | Bm |
| 23 | <i>B. (Pr.) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758) | Tr | Te |
| 24 | <i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761) | Es | At |
| 25 | <i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802) | Tr | At |
| 26 | <i>B. (Pr.) cingulatus</i> Wahlberg, 1854 | Si | Bo |
| 27 | <i>B. (Alpinobombus) polaris</i> Curtis, 1835 | Ca | Ar |
| 28 | <i>B. (Al.) alpinus</i> (Linnaeus, 1758) | Eu | Aa |
| 29 | <i>B. (Al.) balteatus</i> Dahlbom, 1832 | Ca | Ab |
| 30 | <i>B. (Al.) hyperboreus</i> Schönherr, 1809 | Ca | Ar |

| | | | |
|----|--|----|----|
| 31 | <i>B. (Bombus) sporadicus</i> Nylander, 1848 | Si | Bo |
| 32 | <i>B. (Bo.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761) | Tr | At |
| 33 | <i>B. (Bo.) patagiatus</i> Nylander, 1848 | Si | Bo |
| 34 | <i>B. (Melanobombus) lapidarius</i> (Linnaeus, 1758) | Eu | Te |
| 35 | <i>B. (Ml.) sichelii</i> Radoszkowski, 1859 | Tr | Te |
| 36 | <i>B. (Cullumanobombus) semenoviellus</i> Skorikov, 1910 | Si | Bo |

Используемые сокращения: Ca – циркумполярный, Tr – транспалеарктический, Eu – европейский, Es – евро-сибирский, Si – сибирский, Ar – арктический, Aa – аркто-альпийский, Ab – аркто-бореальный, At – аркто-температный, Bo – бореальный, Bm – борео-монтанный, Te – температурный, Sb – суббореальный.

По долготной составляющей в региональной фауне преобладают транспалеарктические виды (41,7% фауны), на втором месте представлены евро-сибирские (30,6%). 4 вида – сибирских (11,1%), по 3 вида – циркумполярных и европейских (8,3%). В широтном аспекте 50% фауны составляют виды с температурным распространением (18 видов). Меньше представлены бореальные и аркто-температные виды (13,8% и 11,1% соответственно). По 2 вида (5,6%) – арктических, аркто-бореальных, борео-монтанных и суббореальных. Один вид аркто-альпийский (2,7%).

Сравнение северо- и восточноевропейских региональных фаун указывает на общность между фаунами Европейского Севера России и Скандинавии. Видовой состав шмелей региона исследований является отражением закономерностей фауногенеза в Северной Европе, для которого определяющим фактором было наличие Скандинавского покровного ледника, обусловившего миграционный характер биоты (Шварцман, Болотов, 2008).

На Европейском Севере России при продвижении с юга на север достоверно прослеживается снижение уровня видового богатства с 30 видов шмелей в средней тайге до 3 видов в арктической тундре. Указанный тренд укладывается в общие закономерности зонального распределения наземных животных (Чернов, 1975). Различия в видовом составе шмелей вдоль зонального градиента, проявляются в изменении соотношения тундровых и таёжных видов в конкретных фаунах.

Глава 5. Видовое разнообразие и структура населения шмелей в различных экосистемах региона

В главе рассмотрена структура населения шмелей в различных экосистемах Кольского п-ова, Карелии, северо-запада Русской равнины, восточноевропейских тундр.

По своей структуре и показателям видового разнообразия изученные таксоцены шмелей Карелии и юга Кольского п-ова (табл. 2) близки к таковым в агрокультурных ландшафтах Финляндии (Väckman, Tiainen, 2002), для которых характерно доминирование эвритопного, полизонального *B. lucorum*. Зональный градиент в значительной мере определяет различия по видовому составу между топическими группировками шмелей. Прослеживается закономерное уменьшение видового богатства за счёт исчезновения в выборках на севере Карелии и Кольском п-ове южного фаунистического элемента (*B. soroensis*, *B. ruderarius*, *B. lapidarius*,

B. semenoviellus) (Потапов, Колосова, 2011). Напротив, на севере Кольского п-ова появляются *B. balteatus*, *B. alpinus*, *B. lapponicus*.

На севере и в центральной части Кольского п-ова (участки VIII–X) (табл. 2) доминантом, помимо *B. lucorum*, является эвритопный, полизональный вид *B. jonellus*. Доминирование *B. jonellus* отмечено и на о-ве Русский Кузов (VI) (табл. 2), группировка шмелей на котором сходна с таковой на о-вах Соловецкого архипелага (Подболоцкая, 2009; Болотов и др., 2013). Преобладание в выборках *B. jonellus* объясняется развитием на беломорских о-вах и на Кольском п-ове специфических типов растительности – берёзовых криволесий и приморских вороничных тундр (Шварцман, Болотов, 2008). *B. jonellus* является типичным представителем комплекса кустарничковых тундр и вересковых пустошей (Шварцман, Болотов, 2008).

Таблица 2

Параметры видового разнообразия группировок шмелей Карелии и Кольского п-ова

| Индексы/Участки | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
|------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Число видов (<i>S</i>) | 13 | 14 | 7 | 5 | 8 | 7 | 7 | 7 | 8 | 11 |
| Шеннона (<i>H'</i>), нит | 1,70 | 2,01 | 1,09 | 0,83 | 1,57 | 1,09 | 0,46 | 1,14 | 1,24 | 1,42 |
| Бергера-Паркера (<i>DВ-Р</i>), % | 45 | 30 | 53 | 76 | 47 | 63 | 90 | 58 | 49 | 56 |

Исследованные участки и их локализация – Клеверные луга: VII – г. Апатиты (67°34'N; 33°21' E), VIII – г. Оленегорск (68°07'N; 33°17' E), X – пос. Печенга (69°28'N; 31°07' E); Иван-чайные залежи: I – д. Пяльма (62°24'N; 35°53' E), III – пос. Пушной (64°23'N; 34°07' E), IX – станция Магнетиты (68°41'N; 33°07' E); Агроэкосистемы: II – г. Сегежа (63°46'N; 34°17' E), IV – пос. Лоухи (66°04'N; 32°59' E); Сосняк вересково-вороничный: V – оз. Паанаярви (66°16'N; 30°19' E); Приморский луг: VI – о-в Русский Кузов (64°56'N; 35°08' E).

Участок – доминирующие виды шмелей (баллы обилия): I – *B. lucorum* (5), *B. pascuorum* (4); II – *B. bohemicus* (4), *B. lucorum* (4); III – *B. lucorum* (5), *B. sporadicus* (4); IV – *B. lucorum* (5); V – *B. lucorum* (5), *B. sporadicus* (4); VI – *B. jonellus* (5), *B. pascuorum* (4); VII – *B. lucorum* (5); VIII – *B. jonellus* (5), *B. lucorum* (4); IX – *B. jonellus* (5), *B. cingulatus* (4); X – *B. jonellus* (5), *B. lucorum* (4).

Ядро топических группировок шмелей малонарушенных таёжных территорий, так и антропогенных ландшафтов Карелии и Кольского п-ова, формируют эвритопные, полизональные виды (Потапов и др., 2013б), что отличает их от группировок шмелей в северотаёжных карстовых ландшафтах Русской равнины, для которых характерно доминирование бореальных *B. schrencki* и *B. consobrinus*, коадаптированных с видами растений евро-сибирского приручейно-горнолугового высокотравья (Болотов, Колосова, 2006).

Для группировок шмелей разнотравно-злаковых лугов северо-запада Русской равнины (участки I–III) (табл. 3) свойственна высокая выравненность по обилию (Колосова, 2010; Колосова, Потапов, 2011б). Доминирует южный фаунистический элемент: *B. veteranus*, *B. ruderarius*, *B. lapidarius*. В коренных ландшафтах тайги Европейского Севера эти виды отсутствуют, и в целом они характерны для более южных биомов, чем тайга (Шварцман, Болотов, 2008).

Специфична группировка шмелей участка IV (табл. 3), характеризующаяся доминированием преферента лесных опушек и малонарушенных таёжных территорий *B. pratorum*. Численное преобладание вида объясняется близким расположением ельника, создающего подходящие условия для гнездования *B. pratorum* (Колосова, Потапов, 2011б). В условиях вторичных мелколиственных лесов (участок V) (табл. 3)

преимущество получают эвритопные *B. pascuorum*, *B. jonellus* (Колосова и др., 2012) – типичные представители таёжной зоны Северной Европы, характерные как для материковых, так и островных локальных фаун шмелей (Болотов, Подболоцкая, 2003). Закономерно исчезновение в выборках на севере региона видов южного фаунистического комплекса: *B. campestris*, *B. lapidarius*.

Таблица 3

Параметры видового разнообразия группировок шмелей северо-запада Русской равнины

| Индексы/Участки | I | II | III | IV | V |
|------------------------------------|------|------|------|------|------|
| Число видов (<i>S</i>) | 19 | 15 | 16 | 14 | 14 |
| Шеннона (<i>H'</i>), нит | 2,34 | 2,38 | 2,36 | 1,75 | 2,07 |
| Бергера-Паркера (<i>DВ-Р</i>), % | 19 | 16 | 18 | 45 | 34 |

Исследованные участки и их локализация – Клеверные луга: I – д. Дуплиха (60°52'N; 39°31'E), V – станция Илес (64°21'N; 40°34'E); Суходольные злаковые луга: II – оз. Святое (60°51'N; 39°31'E), III – г. Мирный (62°46'N; 40°18'E); Иван-чайная залежь: IV – г. Мирный (62°44'N; 40°20'E).

Участок – доминирующие виды шмелей (баллы обилия): I – *B. lucorum* (4), *B. veteranus* (4), *B. rupestris* (4); II – *B. ruderarius* (4), *B. veteranus* (4); III – *B. pascuorum* (4), *B. hypnorum* (4), *B. lapidarius* (4); IV – *B. pratorum* (5), *B. pascuorum* (4); V – *B. pascuorum* (4), *B. jonellus* (4).

Высокое разнообразие вариантов луговых формаций представлено в экосистемах крупных речных долин (рассмотрены на примере низовьев р. Северная Двина) (табл. 4). Они имеют антропогенное происхождение и сформированы на месте вырубленных коренных таёжных лесов (Шварцман, Болотов, 2008).

Закономерно доминирование в большинстве типов исследованных участков низовьев Северной Двины (табл. 4) преферента суходольных лугов *B. sichelii* и эвритопного *B. lucorum*, а также их гнездовых паразитов – *B. rupestris* (паразит *B. sichelii*) и *B. bohemicus* (паразитирует в гнёздах *B. lucorum*) (Løken, 1984). На иван-чайных лугах, помимо этих видов, доминируют луговые *B. distinguendus* и *B. veteranus*. Обилие лесных видов *B. consobrinus*, *B. schrencki*, *B. pratorum*, *B. cingulatus* и *B. sporadicus* в большинстве местообитаний незначительно.

Численное преобладание в некоторых группировках *B. hortorum* связано с наличием в фитоценозе чистеца болотного (*Stachys palustris* L.), который играет роль основного кормового ресурса для *B. hortorum* на этих участках (VIII, XIII) (табл. 4). В местообитании XV *B. hortorum* посещает аконит клобучковый (*Aconitum napellus* L.), в селитебном сообществе (XVI) – недотрогу железистую (*Impatiens glandulifera* Royle). Высокая антропогенная нагрузка в селитебных ландшафтах (участок XVI) приводит к упрощению структуры таксоценоза, соответствующей модели экстремальной среды (Чернов, 2005).

Естественные пойменные луга (XVIII) (табл. 4) слабо осваиваются шмелями (Колосова и др., 2011). В их пределах отмечается незначительное количество особей *Bombus*. Причина этого кроется в бедности и однообразии кормовой базы, т.к. единственным растением посещаемым шмелями является дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.).

На вырубке участка лесопользования (XIX) (табл. 4) доминируют эвритопный *B. jonellus* и лесной *B. cingulatus*. Численное преобладание последнего вида закономерно в зональной тайге (Болотов, Колосова, 2006). Как и на Кольском п-ове, зарегистрировано высокое обилие *B. jonellus*, объясняющееся тем, что *B. jonellus* имеет

преимущество над другими видами шмелей из-за малых размеров, позволяющих ему успешно фуражировать на мелких цветках кустарничков, характерных для таёжных биоценозов (Шварцман, Болотов, 2008).

Таблица 4

Параметры видового разнообразия группировок шмелей низовьев
р. Северная Двина (64°N; 40°E)

| Индексы/Участки | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | |
|------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|------|
| Число видов (<i>S</i>) | 14 | 6 | 12 | 11 | 12 | 9 | 9 | 12 | 8 | |
| Шеннона (<i>H'</i>), нит | 2,11 | 0,43 | 1,99 | 1,49 | 1,84 | 1,46 | 1,62 | 1,89 | 0,62 | |
| Бергера-Паркера (<i>DВ-Р</i>), % | 28 | 91 | 33 | 50 | 24 | 43 | 47 | 41 | 87 | |
| Индексы/Участки | X | XI | XII | XIII | XIV | XV | XVI | XVII | XVIII | XIX |
| Число видов (<i>S</i>) | 12 | 12 | 11 | 11 | 6 | 10 | 3 | 12 | 14 | 7 |
| Шеннона (<i>H'</i>), нит | 1,91 | 1,86 | 1,16 | 1,91 | 1,45 | 1,58 | 0,14 | 1,73 | 2,21 | 1,51 |
| Бергера-Паркера (<i>DВ-Р</i>), % | 31 | 40 | 71 | 30 | 42 | 53 | 97 | 42 | 20 | 41 |

Исследованные участки – Клеверные луга (I–IV), Разнотравно-злаковые луга (V–IX), Иван-чайные залежи (X–XII), Агрэкоэкосистемы (XIII–XV), Селитебное сообщество (XVI), Ивняк разнотравный (XVII), Пойменный луг (XVIII), Вырубка на участке лесопользования (XIX).

Участок – доминирующие виды шмелей (баллы обилия): I – *B. sichelii* (4), *B. rupestris* (4), *B. hypnorum* (4); II – *B. lucorum* (5); III – *B. rupestris* (4), *B. sichelii* (4); IV – *B. lucorum* (5), *B. sichelii* (4); V – *B. sichelii* (4), *B. lucorum* (4), *B. bohemicus* (4), *B. rupestris* (4); VI – *B. sichelii* (5), *B. lucorum* (4); VII – *B. lucorum* (5), *B. sichelii* (4); VIII – *B. hortorum* (5); IX – *B. lucorum* (5); X – *B. veteranus* (4), *B. bohemicus* (4), *B. lucorum* (4); XI – *B. lucorum* (5), *B. distinguendus* (4); XII – *B. lucorum* (5); XIII – *B. hortorum* (4), *B. lucorum* (4); XIV – *B. sichelii* (5), *B. rupestris* (4), *B. semenoviellus* (4); XV – *B. hypnorum* (5), *B. hortorum* (4); XVI – *B. hortorum* (5); XVII – *B. sichelii* (5), *B. rupestris* (4); XVIII – *B. pascuorum* (4), *B. veteranus* (4); XIX – *B. jonellus* (5), *B. cingulatus* (4).

Выборки шмелей из восточноевропейских тундр (табл. 5) охватывают п-ов Каннин, о-в Колгуев, Большеземельскую тундру и Югорский п-ов (Колосова, Потапов, 2011а).

В окрестностях пос. Шойна (участок I) (табл. 5) резко доминируют эвритопные *B. lucorum* и *B. jonellus* при небольшой численности в выборке аркто-бореального *B. balteatus* (Колосова, Потапов, 2010а). *B. lucorum* заселяет, прежде всего, приморские растительные сообщества, с чиной приморской, а *B. jonellus* приурочен преимущественно к ерниковым тундрам.

Таблица 5

Параметры видового разнообразия группировок шмелей
восточноевропейских тундр

| Индексы/Участки | I | II | III | IV | V | VI |
|------------------------------------|------|------|------|------|------|------|
| Число видов (<i>S</i>) | 5 | 14 | 11 | 5 | 11 | 9 |
| Шеннона (<i>H'</i>), нит | 1,22 | 2,22 | 0,96 | 1,05 | 1,55 | 1,56 |
| Бергера-Паркера (<i>DВ-Р</i>), % | 53 | 20 | 73 | 56 | 54 | 38 |

Географические координаты мест сбора материала: I – пос. Шойна (67°52'N; 44°09' E), II – с. Несь (66°36'N; 44°40' E), III – г. Нарьян-Мар (67°37'N; 53°03' E), IV – пос. Бугрино (о-в Колгуев) (68°47'N; 49°19' E), V – урочище Пымвашор (67°09'N; 61°51' E), VI – пос. Амдерма (69°45'N; 61°40' E).

Участок – доминирующие виды шмелей (баллы обилия): I – *B. lucorum* (5), *B. jonellus* (4); II – *B. lapponicus* (4), *B. lucorum* (4); III – *B. lucorum* (5), *B. balteatus* (4); IV – *B. polaris* (5), *B. balteatus* (4); V – *B. flavidus* (5), *B. pratorum* (4); VI – *B. hyperboreus* (5), *B. polaris* (4), *B. lapponicus* (4).

Исследованные биотопы окрестностей с. Несь (II) (табл. 5) различаются по комплексу видов-доминантов. В коренных тундровых ландшафтах (ерниковая тундра) преобладают *B. balteatus*, *B. lapponicus* и *B. jonellus*. В смешанно-крупнотравных лугах р. Несь и на обочинах дорог в окрестностях с. Несь значительно изменяется количественное соотношение экологических групп видов (Колосова, Потапов, 2010а). Тундровые виды шмелей здесь малочисленны, массовыми являются эвритопные *B. lucorum* и *B. pascuorum*. Обращает на себя внимание присутствие *B. hortorum* – характерного индикатора рудеральных и антропогенно-нарушенных сообществ (Колосова и др., 2011). На крупнотравных лугах долины р. Несь зарегистрированы виды шмелей, не типичные для тундры – *B. consobrinus*, *B. veteranus*, *B. sichelii*, *B. distinguendus*. Долины рек представляют собой, с одной стороны, миграционные пути для проникновения на Север более южных видов шмелей (как, например, *B. veteranus*, *B. distinguendus*), а с другой – экотоны с высокой комплексностью местообитаний и разнообразия энтомофильной растительности, что даёт возможность внедрения этих видов в состав биоценозов (Болотов, Колосова, 2006).

В окрестностях г. Нарьян-Мар (III) доминирует *B. lucorum* (табл. 5). Высокая численность *B. lucorum* объясняется особенностями местообитаний окрестностей г. Нарьян-Мар, которые относятся к разнотравным лугам с преобладанием в составе ассоциаций клевера лугового и горошка мышиного (Колосова, Потапов, 2010б).

На о-ве Колгуев (пос. Бугрино) (IV) (табл. 5) доминируют тундровые виды шмелей, из эвритопных встречены только *B. jonellus* и *B. norvegicus* (Колосова, Потапов, 2010б). Доминантами являются *B. polaris* и *B. balteatus*, численность *B. lapponicus* ниже. Интересен факт присутствия на о-ве Колгуев *B. norvegicus*, являющегося по данным Løken (1984) гнездовой паразитом *B. hypnorum*, который отсутствует в фауне Колгуева. Скорее всего, это связано с меньшей специализацией *B. norvegicus* в экстремальных условиях или с недостаточной изученностью биологии этого вида (Колосова, Потапов, 2011а).

Очевидно, что обеднённость фауны шмелей о-ва Колгуев в значительной степени обусловлена изоляцией от материка (75 км), что укладывается в общие закономерности формирования островной фауны шмелей (Болотов, Подболоцкая, 2003).

Специфична топическая группировка шмелей урочища Пымвашор (V) (табл. 5). Характерная черта урочища – термальные источники. Закономерно, что разгрузка термальных вод приводит к формированию сообществ более южного, таёжного облика (Функционирование ..., 2011). Доминантом в составе таксоцена является *B. flavidus* – гнездовой паразит *B. jonellus* (Løken, 1984). Высока численность *B. pratorum* – преферента лесных опушек и малонарушенных таёжных территорий (Болотов, Колосова, 2006). При этом обилие тундровых видов *B. lapponicus*, *B. balteatus* остаётся низким.

Доминантами в составе группировок шмелей Амдермы (VI) являются арктические – *B. hyperboreus*, *B. polaris*, и аркто-бореальный *B. lapponicus* (Pekkarinen, Teräs, 1993). Обилие аркто-бореального *B. balteatus* в топической группировке ниже. Закономерна незначительная численность *B. flavidus*, *B. hypnorum*, *B. jonellus*, *B. cingulatus*, *B. lucorum* из-за резко выраженных пессимальных климатических условий Югорского п-ова.

Глава 6. Оценка влияния антропогенной трансформации экосистем на структуру населения шмелей

В результате проведённых исследований показано, что в таёжной зоне влияние хозяйственной деятельности человека на топические группировки шмелей не всегда является однозначно отрицательным фактором. Большинству антропогенно-нарушенных биотопов сопутствует более высокая комплексность и разнообразие местообитаний, и большее видовое богатство энтомофильных растений, в отличие от коренных таёжных территорий (Потапов, 2010; Колосова и др., 2011). В большинстве антропогенных местообитаний формируются таксоцены шмелей, которые образуют таёжные виды совместно с видами южного фаунистического комплекса (*B. soroeensis*, *B. ruderarius*, *B. sichelii* и др.). Коренные биоценозы тайги сформированы в основном только типичными для тайги видами шмелей (*B. pascuorum*, *B. hypnorum*, *B. pratorum*, *B. jonellus*, *B. cingulatus*, *B. lucorum*).

Выводы

1) На Европейском Севере России насчитывается 36 видов шмелей. В Мурманской области зарегистрировано 19 видов, в Республике Карелии – 29 видов, в Архангельской области (без архипелага Новая Земля) – 31 вид, в Ненецком автономном округе – 20 видов, на Новой Земле – 3 вида.

2) Вдоль широтного трансекта с юга на север прослеживаются перестройки в комплексе доминирующих видов, а также исчезновение видов южного фаунистического элемента и появление тундровых видов, т.е. зональный градиент в значительной мере определяет особенности топических группировок шмелей.

3) В количественной структуре большинства группировок шмелей региона присутствуют виды с высоким относительным обилием. Основные доминанты в таёжных экосистемах – *B. lucorum*, *B. jonellus*, *B. pascuorum*, *B. sporadicus*, а в тундровых – *B. lapponicus*, *B. balteatus*, *B. polaris*.

4) На Европейском Севере России к экологической группе луговых видов относятся 16 видов шмелей, 9 видов являются эвритопными, 6 – тундровыми и 5 – лесными.

5) Топические группировки шмелей зональных таёжных лесов отличаются невысоким видовым богатством, для них характерны эвритопные и лесные виды. В тундровых местообитаниях представлены все экологические группы шмелей. Однако, при продвижении на север доля эвритопных, лесных и луговых видов уменьшается.

6) В антропогенных местообитаниях происходит обогащение таксоценов шмелей видами южного происхождения, отсутствующими в коренных местообитаниях тундры и тайги. Однако, при интенсивном антропогенном воздействии, для группировок характерно низкое видовое богатство и резкое преобладание по численности 1–2 эвритопных видов, соответствующее модели экстремальной среды.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук:

1. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.** Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) Европейского Севера России: полуостров Канин. // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2010. – № 2. – С. 53-58. – 0,43 / 0,38 п.л.

2. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.** Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России: дельта р. Печоры и о-в Колгуев // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2010. – № 3. – С. 69-75. – 0,45 / 0,40 п.л.

3. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.** Шмели (Hymenoptera, Apidae) лесотундры и тундры на Северо-Востоке Европы // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 8. – С. 959-965. – 0,55 / 0,43 п.л. В переводной версии журнала: Kolosova Yu.S., Potapov G.S. Bumblebees (Hymenoptera, Apidae) in the forest-tundra and tundra of Northeast Europe // Entomological Review. – 2011. – Vol. 91. – № 7. – P. 830-836.

4. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.** Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) Европейского Севера России: окрестности космодрома «Плесецк» Архангельской области // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2011. – № 1. – С. 45-54. – 0,60 / 0,34 п.л.

5. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С. Фауна и зоогеографическая характеристика шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) Хибин // Евразийский энтомологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 4. – С. 483-485. – 0,36 / 0,28 п.л.

6. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.**, Подболоцкая М.В. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России: низовья р. Северной Двины // Вестник Поморского университета. Серия: Естественные науки. – 2011. – № 3. – С. 43-48. – 0,51 / 0,35 п.л.

7. Колосова Ю.С., **Потапов Г.С.**, Подболоцкая М.В. Сезонная динамика в популяциях шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) в условиях северной тайги // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2012. – № 1. – С. 71-76. – 0,41 / 0,28 п.л.

8. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С. Фауна и население шмелей по широтному градиенту на Европейском Севере России // Вестник Тюменского государственного университета. – 2012. – № 6. – С. 55-60. – 0,36 / 0,29 п.л.

9. Болотов И.Н., Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В., **Потапов Г.С.**, Грищенко И.В. Механизм компенсации плотностью населения в островных таксоценозах шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) и представления о резервных компенсаторных видах // Известия РАН. Серия биологическая. – 2013. – № 3. – С. 357-367. – 0,89 / 0,34 п.л. В переводной версии журнала: Bolotov I.N., Kolosova Yu.S., Podbolotskaya M.V., Potapov G.S., Grishchenko I.V. Mechanism of Density Compensation in Island Bumblebee Assemblages (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) and the Notion of Reserve Compensatory Species // Biology Bulletin. – 2013. – Vol. 40. – No. 3. – P. 318-328.

10. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С., Гофаров М.Ю. Зональное распределение видов шмелей (Hymenoptera, Apidae) на Европейском Севере России // Зоологический журнал. – 2013. – Т.92. – № 10. – С. 1246-1252. – 0,53 / 0,34 п.л. В переводной версии журнала: **Potapov G.S.**, Kolosova Yu.S., Gofarov M.Yu. Zonal distribution of bumblebee species (Hymenoptera, Apidae) in the North of European Russia // Entomological Review. – 2014. – Vol. 94. – No. 1. – P. 79-85.

11. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В. Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Карелии // Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки. – 2013. – № 4. – С. 70-76. – 0,55 / 0,32 п.л.

12. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С., Болотов И.Н. Структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) в некоторых экосистемах Кунашира и юга Сахалина (Дальний Восток России) // Экология. – 2014. – № 4. – С. 308-312. – 0,43 / 0,24 п.л. В переводной версии журнала: **Potapov G.S.**, Kolosova Yu.S., Bolotov I.N. The structure of bumblebee communities (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) in some ecosystems of Kunashir Island and Southern Sakhalin (Russian Far East) // Russian Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 45. – No. 4. – P. 304-307.

Статьи в других научных изданиях:

13. **Потапов Г.С.** Роль антропогенной трансформации ландшафтов в формировании видового состава шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) в низовьях реки Северная Двина // Материалы докладов XVII Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». – Сыктывкар, 2010. – С. 113-115. – 0,22 п.л.

14. **Потапов Г.С.** Механизмы формирования топических группировок шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) южной тундры Европейского Севера России // Материалы международного симпозиума «Экология арктических и приарктических территорий». – Архангельск, 2010. – С. 380-382. – 0,19 п.л.

15. **Потапов Г.С.** Особенности островных популяций шмелей на примере Соловецкого архипелага // Материалы V Всероссийской научной конференции «Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага». – Архангельск, 2010. – С.63-64. – 0,07 п.л.

16. **Потапов Г.С.** Шмели (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) по градиенту антропогенных преобразований ландшафтов в дельте Северной Двины // Труды русского энтомологического общества. – 2010. – Т. 81. – № 2. – С. 153-159. – 0,5 п.л.

17. **Потапов Г.С.** Широтная изменчивость фауны и населения шмелей северо-запада Русской равнины // Материалы IV Международной молодёжной научной конференции «Экология – 2011». – Архангельск, 2011. – С.197-198. – 0,08 п.л.

18. **Потапов Г.С.** Широтная изменчивость фауны и населения (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Архангельской области // Материалы докладов XVIII Всероссийской молодёжной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». – Сыктывкар, 2011. – С. 121-122. – 0,19 п.л.

19. **Potapov G.S.** Bumblebees on a gradient of anthropogenic transformation in northern taiga landscapes // The proceedings of International Conference of Zoologists dedicated to the 50th anniversary from the foundation of Institute of Zoology of ASM

«Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity». – Chisinau, 2011. – P. 139. – 0,03 п.л.

20. Колосова Ю.С., Болотов И.Н., **Потапов Г.С.** Ресурсы пчел в Архангельской области // Материалы Всероссийской молодежной научной конференции «Конкурентный потенциал северных регионов России и эффективность его использования». – Архангельск, 2012. – С. 151-152. – 0,10 / 0,07 п.л.

21. Колосова Ю.С., Болотов И.Н., **Потапов Г.С.** Шмели (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) в условиях сенокосных суходольных лугов таежной зоны // Материалы Всероссийской молодежной научной конференции «Конкурентный потенциал северных регионов России и эффективность его использования». – Архангельск, 2012. – С. 152-154. – 0,11 / 0,05 п.л.

22. **Потапов Г.С.** Фауна и население шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) европейского севера России // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. – Санкт-Петербург, 2012. – С. 360. – 0,06 п.л.

23. **Потапов Г.С.**, Болотов И.Н. Зоогеография шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) на северо-востоке Европы // Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием «Экология и геологические изменения в окружающей среде северных регионов». – Архангельск, 2012. – С. 172-173. – 0,12 / 0,10 п.л.

24. **Потапов Г.С.**, Болотов И.Н. Роль антропогенной трансформации ландшафтов для популяций пчелиных Европейского Севера России // Труды X Международной научной конференции «Инновации в науке, образовании и бизнесе – 2012». – Калининград, 2012. – С. 141-142. – 0,14 / 0,12 п.л.

25. **Потапов Г.С.**, Болотов И.Н. Шмели (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latr.) таёжной зоны Европейского Севера России в градиенте антропогенного преобразования ландшафтов // Материалы XII Международной научно-практической экологической конференции «Структурно-функциональные изменения в популяциях и сообществах на территориях с разным уровнем антропогенной нагрузки». – Белгород, 2012. – С. 178-179. – 0,07 / 0,06 п.л.

26. **Потапов Г.С.**, Болотов И.Н. Структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) Восточной Фенноскандии // Материалы докладов II Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». – Сыктывкар, 2013. – С. 169-170. – 0,16 / 0,14 п.л.

27. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С. История изучения фауны и экологии шмелей на островах Соловецкого архипелага // Материалы докладов II Всероссийской (XVII) молодежной научной конференции «Молодежь и наука на Севере». – Сыктывкар, 2013. – С. 110-111. – 0,13 / 0,05 п.л.

28. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С., Болотов И.Н. Структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) Кольского полуострова // Материалы докладов Всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана». – Сыктывкар, 2013. – С. 319-320. – 0,11 / 0,08 п.л.

29. **Потапов Г.С.**, Колосова Ю.С., Болотов И.Н. Структурные особенности островных таксоценов шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* spp.) // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы». – Улан-Удэ, 2013. – С. 68-69. – 0,06 / 0,03 п.л.

30. **Potapov G.S.**, Bolotov I.N. Bumblebees communities in the anthropogenic biotopes of the taiga zone // The proceedings of VIII-th International Conference of Zoologists «Actual problems of protection and sustainable use of the animal world diversity». – Chisinau, 2013. – P. 160-161. – 0,07 / 0,06 п.л.

31. **Потапов Г.С.**, Болотов И.Н. Оценка влияния антропогенной трансформации экосистем на население шмелей (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.) Европейского Севера России // Материалы IX международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы экологии». – Гродно, 2013. – С. 108-109. – 0,13 / 0,11 п.л.

Подписано в печать 02 апреля 2015 г.
Формат А4/2. Ризография
Печ. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ № 01/04-2015
Отпечатано в ООО «Позитив-НБ»
634050 г. Томск, пр. Ленина 34а