

УДК: 595.794

## Надвидовая ассоциация шмелей (*Hymenoptera*, *Apidae*, *Bombus*) в Омской области в конце периода летной активности

Крайнов И. В.<sup>1</sup>, Саттаров В. Н.<sup>2</sup>, Кассал Б. Ю.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Омский государственный педагогический университет  
Омск, Россия  
[kivsib@mail.ru](mailto:kivsib@mail.ru)

<sup>2</sup> Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы  
Уфа, Россия  
[wener5791@yandex.ru](mailto:wener5791@yandex.ru)

<sup>3</sup> Омский государственный университет имени Ф. М. Достоевского  
Омск, Россия  
[bykassal@mail.ru](mailto:bykassal@mail.ru)

Сообщается, что основными кормовыми растениями шмелей надвидовой ассоциации лесостепного Прииртышья в конце их летной активности (II декада августа – III декада сентября) являются 25 видов растений из семи семейств. Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области в конце летной активности состоит из нескольких взаимодействующих групп, которые в определенные периоды формируются из различного числа шмелей. Изучение шмелей проводилось в 2007–2017 годах на территории Омской области, преимущественно в 11 административных районах. Материалом для исследований послужили данные регистрации посещений шмелями кормовых растений с целью индивидуального питания или фуражировки (сбора провизии). За время исследований было зафиксировано более 2450 индивидуальных посещений шмелями цветков и соцветий растений. Для выявления взаимосвязей между биологическими видами, обитающими на одной территории, использован метод ассоциативных правил. Схемы ассоциативных связей выстраивались на каждую декаду исследуемого периода. На схеме отмечалась связь между шмелями при наличии конкретного кормового растения, на котором они взаимодействовали. С учетом времени лёта шмелей и посещения ими конкретного вида кормового растения выделялись конкурирующие группы шмелей. Далее проводилась количественная оценка таких групп, и оценивались изменения видового состава групп и динамика изменения числа конкурентных групп шмелей. Установлено, что наибольшее число конкурирующих групп надвидовой ассоциации формируется во II декаде августа, когда цветет наибольшее число кормовых растений. Далее происходит постепенное уменьшение количества конкурирующих групп шмелей, что связано с уменьшением количества кормовых растений. Начиная со II декады сентября, по причине неблагоприятных погодных условий, возможен ранний переход на зимовку всех видов шмелей надвидовой ассоциации. Следовательно, надвидовая ассоциация шмелей центральной лесостепи Омской области в конце летной активности в период перед зимовкой сформирована различным числом групп, объединяющих различное число конкурирующих видов шмелей.

*Ключевые слова:* шмель, надвидовая ассоциация, кормовые растения, конкурентные группы, лесостепь, Омская область..

### ВВЕДЕНИЕ

Взаимосвязь энтомофильных растений и шмелей является наиболее ярким вариантом мутуализма, сложившегося в результате длительной коэволюции цветковых растений и насекомых. В тоже время, полилектичность позволяет шмелям существовать в различных биогеоценозах, посещать практически все растения, с которых можно взять пыльцу или нектар (Рубанова, Абрамчук, 2016). Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области включает в себя виды со средними и сильными ассоциативными связями (Крайнов, 2015; Крайнов, Кассал, 2015).

Большое значение для шмелей имеет наличие кормовой базы в два значимых периода жизни: в начале летной активности после выхода с зимовки и в конце летной активности в период перед зимовкой. Для первого периода это условие обусловлено необходимостью полноценного выкармливания потомства, что в дальнейшем сказывается на развитии

шмелиной семьи, а для второго периода – поддержание жизнедеятельности самки до ухода на зимовку.

Несмотря на в целом относительно высокую изученность шмелей, остаются малоизученными ряд вопросов, касающихся их межвидового взаимодействия, приобретающих особую актуальность в связи с нарастанием современных процессов деградации экосистем.

Цель настоящей работы – выявить и дать эколого-биологическую оценку конкурирующим группам надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в конце летней активности перед уходом на зимовку.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужили данные регистрации посещений шмелями кормовых растений с целью индивидуального питания или фуражировки (сбора провизии). За время исследований было зафиксировано более 2450 индивидуальных посещений шмелями цветков и соцветий растений.

Сбор материала проводился во время комплексных экологических экспедиций, организованных и финансируемых Омским областным клубом натуралистов «Птичья Гавань» (1983–2002 гг.), Омским отделением Русского географического общества, Омским отделением РосГео и ФГУ ТФИ ПРиООС МПР России по Омской области (2003–2010 гг.), а также правительством Омской области (2007–2014 гг.).

Изучение шмелей проводилось в 2007–2017 годах на территории Омской области, преимущественно в 11 административных районах (рис. 1).

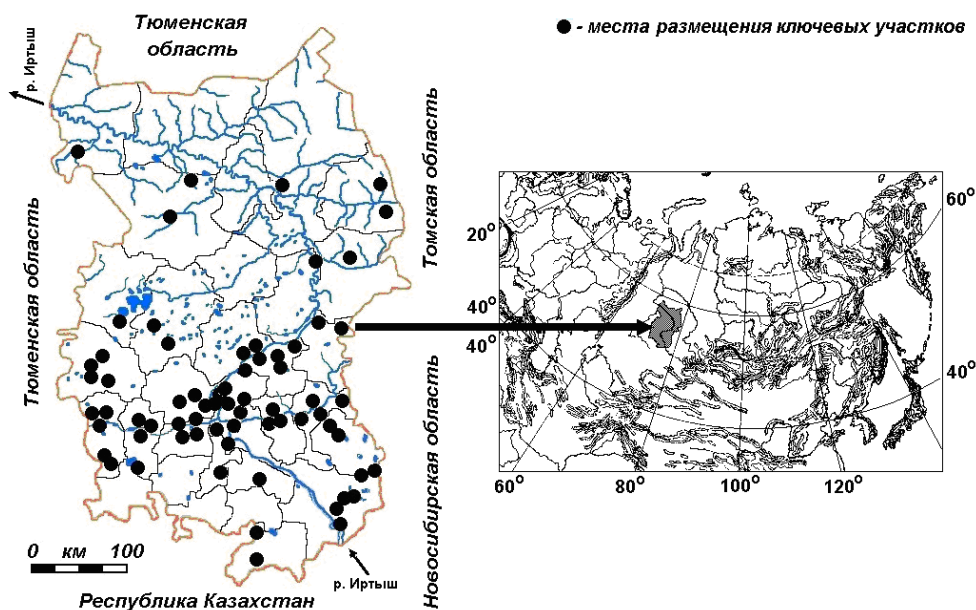


Рис. 1. Карта-схема Омской области с указанием пунктов сбора материала

Обследовались биотопы в окрестностях населенных пунктов Называевского р-на: с. Князево, с. Нововоскресенка, с. Лорис-Меликово, г. Называевск; Саргатского р-на: пгт. Саргатское, д. Верблюжье, с. Баженово, с. Увальная Бития); Исилькульского р-на: г. Исилькуль, с. Украинка, с. Медвежье, с. Маргенау, п. Лесной, д. Новодонка; Москаленского р-на: пгт. Москаленки, с. Тумановка, д. Спартак; Марьяновского р-на: пгт. Марьяновка, с. Новая Шараповка, с. Орловка, пос. Конезаводский; Любинского р-на: с. Любино-Малороссы, ст. Новокиевская, пос. Политотдел, пос. Камышловский, п.г.т. Красный Яр; Омского р-на: с. с. Красноярка, с. Давыдовка, с. Подгородка, с. Чернолучье, с. Петровка,

с. Ребровка, п. Ключи, п. Новоомский и г. Омск; Горьковского р-на: с. Исаковка, с. Серебряное, с. Лежанка, д. Алексеевка, п.г.т. Горьковское; Нижнеомского р-на: д. Радищево, с. Пустынное; Кормиловского р-она: ст. Сыропятское, д. Корниловка, с. Георгиевка, с. Алексеевка, пгт. Кормиловка; Калачинского р-на: с. Осокино, с. Воскресенка, с. Орловка, г. Калачинск. Общая площадь исследованной территории центральной лесостепи ~26'686 км<sup>2</sup>. Некоторые из биотопов шмелей надвидовой ассоциации в центральной лесостепи Омской области представлены на рисунке 2.



Рис. 2. Биотопы обитания шмелей надвидовой ассоциации в центральной лесостепи Омской области

*a* – ивовые насаждения; *b* – леса березовые (колки), разреженные; *c* – луга, влажные; *d* – поляны; *e* – степи, луговые; *f* – луга, суходольные.

Сбор материала и количественные учёты шмелей проводили по известным методикам (Попов, 1950; Песенко, 1974; Березин, Бейко, 1998). Определение видов производилось визуально; в случае затруднений с определением видовой принадлежности, шмелей отлавливали стандартным энтомологическим сачком, живыми помещали в чашки Петри и детально осматривали с использованием лупы с 4–6 кратным увеличением, после чего шмелей выпускали в природу. При невозможности визуального определения вида особь замаривали этилацетатом в морилке. Трофическая приуроченность шмелей редких видов оценивалась в ходе отслеживания перелетов шмеля от одного растения на другое с отметкой видовой принадлежности посещаемых им кормовых растений.

В качестве основных оценочных биотопов были выделены:

- леса березовые, осиново-березовые и смешанные (березовые с участием сосны, ели, других видов), в том числе разреженные, с сомкнутыми кронами, влажные, сырые, заболоченные, их опушки, поляны, вырубки и гари;
- луга закустаренные, суходольные, остепненные, солонцеватые и солончаковые, влажные, сырые и заболоченные;
- степи луговые и разнотравно-ковыльные;
- берега рек, озер, болот, ивовые заросли;
- травянистые болота;
- антропогенные биотопы: посевы и поля, пары и залежи, обочины дорог и межи полей, сельские населенные пункты, свалки и помойки, сады и огороды.

Для выявления взаимосвязей между биологическими видами, обитающими на одной территории, использован метод ассоциативных правил (Атепалихин и др., 2013).

В случае, когда менее 25 % обитающих на территории видов шмелей одновременно использовали определенные виды растений, их трофическая связь оценивалась как слабая; 25–50 % – как средняя; более 50 % – как сильная.

Под надвидовой ассоциацией шмелей понимается группа видов, объединенная сильными трофическими связями; в определенных условиях обитания эта группа может быть дополнена видами со средними трофическими связями.

Под ассоциативными связями понимается наличие определенных отношений между особями одного вида из разных семей, между разными видами одного или разных родов.

Под группой взаимодействующих шмелей понимается фрагмент надвидовой ассоциации, кормящихся на одном виде растений.

Ассоциативные связи шмелей формируются в виде протокооперации или конкуренции. Протокооперация проявляется очень широко, поскольку каждый из видов шмелей полилект и собирает провизию с целого ряда видов растений. Конкурентные отношения так же распространены, поскольку на отдельных видах растений, как правило, фуражируют несколько видов шмелей.

Характеристика видового разнообразия топических комплексов шмелей проводилась по следующим показателям: число видов, индексы Шеннона-Уивера и Бергера-Паркера.

Схемы ассоциативных связей выстраивались на каждую декаду исследуемого периода. На схеме отмечалась связь между шмелями при наличии конкретного кормового растения, на котором они взаимодействовали.

С учетом времени лёта шмелей и посещения ими конкретного вида кормового растения выделялись конкурирующие группы шмелей. Далее проводилась количественная оценка таких групп и оценивались изменения видового состава групп и динамика изменения числа конкурентных групп шмелей.

Видовую принадлежность шмелей определяли по определителям (Loken, 1973; Панфилов, 1978). Для определения видов подрода *Psithyrus* использовали определительную таблицу А. Локена (Loken, 1984). Современное название видов и их подродовая принадлежность даны известным сводкам (Williams, 1998; Michener, 2000; Williams et al. 2008). Приведены наиболее употребляемые русские названия видов, в ряде случаев адекватные латинским.



Основными руководствами для проведения исследований, связанных с изучением растений (определение видовой принадлежности и пр.) были монографии: Полевая геоботаника (1959–1968) и Флора Сибири (1989–2003).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам наших исследований и сведений из ряда работ (Адаховский, 2007; Лузянин, 2009), данные по срокам летной активности у шмелей одних и тех же видов в разные годы и в разных областях разнятся. При этом не прослеживается влияние климатических условий территорий на окончание и начало лета, так, например, у шмеля мохового (*Bombus muscorum*) в Кемеровской области начало лета приходится на III декаду апреля, а в Удмуртии, с более благоприятными климатическими условиями, на II декаду мая. Начало лета шмеля пластинчатозубого (*B. serratissima*) в Кемеровской области также приходится на III декаду апреля, а в Удмуртии на II декаду мая (Игнатенко, 2006; Адаховский, 2007; Бывальцев, 2009; Лузянин, 2009; Колесова, 2010). Анализ вышеприведенных данных показывает, что колебания сроков лета шмелей возможны в пределах 1–2 декад. На наш взгляд, это может быть обусловлено как отличиями погодных условий, так и отличиями в расположении мест зимовки самок. Учитывая сроки лета видов, входящих в надвидовую ассоциацию шмелей лесостепи Омской области, мы выделили период окончания летной активности шмелей – со II декады августа по III декаду сентября.

В зависимости от погодных условий в период перед зимовкой, сроки летной активности шмелей могут смещаться, поэтому в перечень основных кормовых растений нами включены виды, цветущие в течение двух декад до окончания лета самок-основательниц.

Изученные биотопы в конце периода летной активности в лесостепи Омской области посещают от 5 до 13 видов шмелей (табл. 1). Уровень видового богатства выше в разреженных березовых лесах (колках) и их опушках, разреженных осиново-березовых лесах и их опушках, на вырубках, гарях, полянах, остепненных и влажных лугах, в луговых степях, на берега рек, озер, болот, в посевах, полях, на парах, залежах, на обочинах дорог, межах полей. Значения индекса Шеннона-Уивера для данных биотопов превышают 2,1. Показатели индекса Бергера-Паркера свидетельствуют о присутствии в надвидовой ассоциации видов-супердоминантов: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*).

Обилие видов шмелей-кукушек из подрода *Psithyrus* определяется наличием видов шмелей-хозяев (Потапов и др., 2013). По данным А. Локен (Loken, 1984), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*) является гнездовым паразитом шмель малый земляной (*B. lucorum*). В центральной лесостепи Омской области зарегистрировано обилие шмеля малого земляного (*B. lucorum*), а также шмеля-кукушки привязанного (*B. bohemicus*), вероятно являющегося гнездовым паразитом обилие шмеля малого земляного (*B. lucorum*).

Во II декаде августа нами выделено 16 групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию и состоящих из 12 видов шмелей: шмель необыкновенный (*B. confusus*), шмель садовый (*B. hortorum*), шмель изменчивый (*B. humilis*), шмель пятнистоспинный (*B. maculidorsis*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель Зихеля (*B. sicheli*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 3).

Данные виды шмелей конкурировали на 24 видах растений: астрагал датский (*Astragalus danicus*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), noneя русская (*Nonea rossica*), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum*), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea*), бодяк разнолистный (*C. heterophyllum*), василек синий (*Centaurea cyanus*), подорожник обыкновенный (*Plantago major*), василёк шероховатый (*C. scabiosa*), клевер гибридный (*T. hybridum*), чертополох курчавый (*Carduus crispus*), чистец болотный (*Stachys palustris*), лопух войлочный (*Arctium tomentosum*), осот полевой (*Sonchus arvensis*), люцерна посевная (*Medicago sativa*), горошек лесной (*Vicia sylvatica*), подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*), нивяник

Таблица 1

Относительное обилие (%) и показатели разнообразия видов шмелей надвидовой ассоциации в выборках из центральной лесостепи Омской области в конце периода летной активности

Биотоп	Вид шмеля													Объем выборки, экз	Число видов	Индекс Шеннона-Уивера, H	Индекс Бергера-Паркера, %
	Шмель необыкновенный	Шмель садовый	Шмель изменчивый	Шмель пятнигостопный	Шмель малый земляной	Шмель малый каменный	Шмель пластинчатозубый	Шмель Зихеля	Шмель сестринский	Шмель конский	Шмель-кукушка полевой	Шмель-кукушка привязанный	Шмель-кукушка скальный				
1	1,5	9,6	4,4	2,9	21,5	8,1	2,2	13,3	6,7	8,1	5,9	9,6	5,2	134	13	2,3	22
2	-	6,6	5,0	1,7	34,8	6,6	-	14,9	6,6	8,3	6,6	8,3	-	60	10	2,0	35
3	-	7,1	7,1	-	35,7	7,1	7,1	21,4	-	14,3	-	-	-	14	7	1,7	36
4	12,5	12,5	12,5	12,5	12,5	-	12,5	12,5	-	12,5	-	-	-	8	8	2,1	13
5	1,8	9,6	3,0	1,8	24,0	6,0	1,8	8,4	7,8	8,4	6,0	9,6	5,4	156	13	2,3	24
6	-	5,9	-	-	38,2	-	-	14,7	11,8	8,8	5,9	14,7	-	34	7	1,7	38
7	-	6,7	13,4	-	20,1	-	-	13,4	6,7	20,1	-	20,1	-	15	7	1,9	20
8	1,4	10,5	3,5	2,1	21,0	7,7	2,1	12,6	6,3	9,8	5,6	11,2	4,9	141	13	2,3	21
9	-	6,9	3,4	1,7	39,6	1,7	1,7	12,0	3,4	13,7	3,4	12,0	-	58	11	1,9	40
10	-	10,0	6,7	-	20,0	10,0	-	16,7	10,0	13,3	6,7	6,7	-	30	9	2,1	20
11	12,5	12,5	12,5	12,5	12,5	-	12,5	12,5	-	12,5	-	-	-	8	8	2,1	13
12	1,7	33,0	6,6	3,3	75,9	19,8	4,9	28,1	19,8	29,7	16,5	37,9	14,9	179	13	2,3	76
13	-	3,2	-	-	38,6	-	-	12,9	12,9	9,66	6,44	16,1	-	31	7	1,7	39
14	-	6,7	13,4	-	20,1	-	-	13,4	6,7	20,1	-	20,1	-	15	7	1,9	20
15	-	7,2	3,6	2,9	28,8	8,6	-	12,2	8,6	11,5	5,76	5,76	3,6	137	11	2,2	29
16	1,5	11,1	4,44	2,9	23,7	6,7	1,5	10,4	9,6	8,9	5,2	7,4	5,9	134	13	2,3	24
17	-	13,2	-	5,3	23,7	13,2	2,6	18,4	5,3	5,3	-	5,3	7,9	38	10	2,1	24
18	1,1	9,7	3,2	2,7	23,2	7,6	0,5	11,3	7,6	19	10,3	11,9	3,8	182	13	1,9	23
19	-	11,6	4,2	3,2	24,2	8,4	2,1	15,8	6,3	7,4	4,2	9,5	3,2	95	12	2,3	24
20	-	-	10,0	-	60,0	-	10,0	-	-	-	-	20,0	-	10	4	1,1	60
21	3,5	8,8	1,8	2,6	29,9	2,6	1,8	12,3	8,8	7,0	7,0	7,9	5,3	113	13	2,2	30
22	5,0	10,0	10,0	10,0	25,0	5,0	5,0	5,0	-	10,0	-	15,0	-	20	10	2,2	25
23	-	-	20,0	-	20,0	-	-	20,0	-	20,0	-	20,0	-	10	5	1,6	20
24	-	18,2	2,3	6,8	15,9	13,6	2,3	13,6	2,3	9,1	2,3	9,1	4,5	44	12	2,3	16
25	-	15,8	5,3	10,5	21,1	15,8	5,3	15,8	-	10,5	-	-	-	19	8	2,0	21
26	1,2	14,4	-	1,2	28,8	3,6	2,4	9,6	8,4	9,6	4,8	13,2	2,4	83	12	2,1	29
27	4,5	4,5	13,6	4,5	22,7	-	4,5	13,6	-	13,6	-	18,2	-	22	9	2,0	23
28	2,8	13,9	8,3	2,8	22,2	-	2,8	11,1	-	19,4	-	16,6	-	36	9	2,0	22
29	3,9	8,6	-	1,6	26,5	10,1	1,6	9,4	8,6	10,1	5,5	10,9	3,1	128	12	2,2	27
30	2,8	8,8	-	2,2	30,3	8,3	3,3	8,8	7,7	9,4	4,4	8,8	3,3	179	12	2,2	30
31	3,4	7,5	0,7	1,4	30,6	5,4	4,8	8,8	9,5	8,2	6,2	8,2	4,1	145	13	2,2	31
32	4,0	6,0	-	-	44,0	2,0	12,0	4,0	10,0	6,0	2,0	4,0	4,0	49	11	1,9	44
33	-	11,3	-	2,3	10,5	9,0	10,2	5,7	14,7	6,8	4,5	4,5	-	88	10	2,1	11
34	5,3	15,8	-	-	42,1	2,6	15,8	2,6	2,6	2,6	-	10,5	-	38	9	1,7	42

Примечание к таблице. Под нумерацией в первой колонке скрыты следующие биотопы: 1 – леса березовые (колки), разреженные; 2 – леса березовые (колки), с сомкнутыми кронами; 3 – леса березовые (колки), влажные; 4 – леса березовые (колки), сырые; 5 – леса березовые (колки), разреженные, опушки; 6 – леса березовые (колки), влажные, опушки; 7 – леса березовые (колки), сырые, заболоченные, опушки; 8 – леса осиново-березовые, разреженные; 9 – леса осиново-березовые, с сомкнутыми

кронами; 10 – леса осиново-березовые, влажные; 11 – леса осиново-березовые, заболоченные; 12 – леса осиново-березовые, разреженные, опушки; 13 – леса осиново-березовые, влажные, опушки; 14 – леса осиново-березовые, сырые, заболоченные, опушки; 15 – поляны; 16 – вырубки, гари; 17 – луга, закустаренные; 18 – луга, суходольные; 19 – луга, остепненные; 20 – луга, солонцеватые и солончаковые; 21 – луга, влажные; 22 – луга, сырые; 23 – луга, заболоченные; 24 – степи, луговые; 25 – степи, разнотравно-ковыльные; 26 – берега рек, озер, болот; 27 – ивовые заросли; 28 – травянистые болота; 29 – посева, поля; 30 – пары, залежи; 31 – обочины дорог, межи полей; 32 – сельские населенные пункты; 33 – свалки, помойки; 34 – сады, огороды.

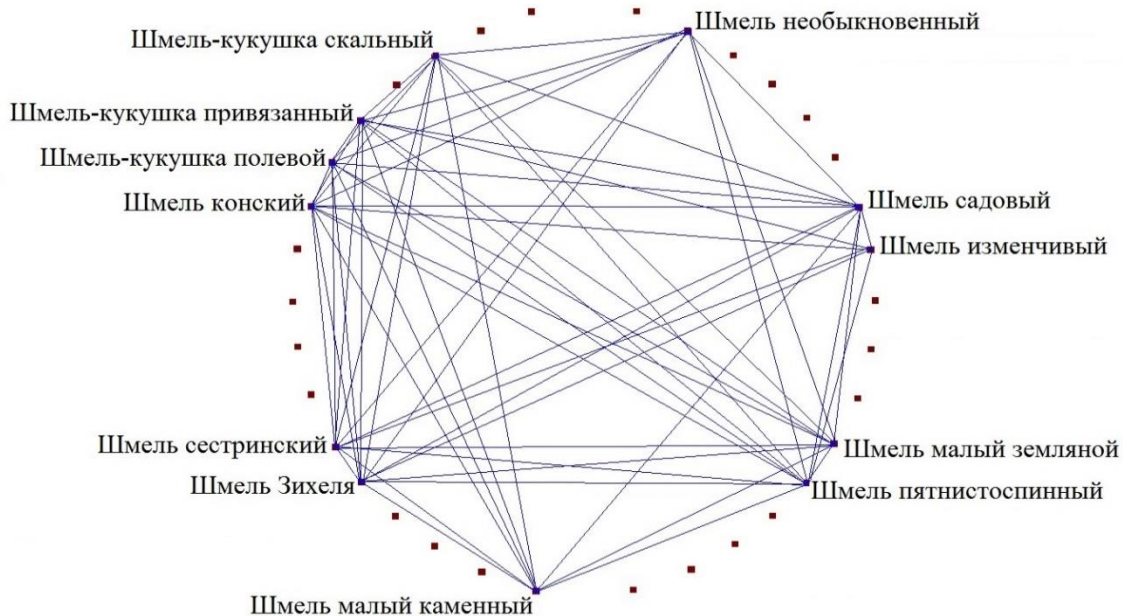


Рис. 3. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области во II декаде августа

обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*), кипрей болотный (*Epilobium palustre*), донник белый (*Melilotus albus*), пустырник пятилопастный (*Leonurus quinquelobatus*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*).

В III декаде августа выявлено 14 групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию состоящих из 12 видов шмелей: шмель необыкновенный (*B. confusus*), шмель садовый (*B. hortorum*), шмель изменчивый (*B. humilis*), шмель пятнистоспинный (*B. maculidorsis*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель Зихеля (*B. sicheli*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 4).

Данные виды шмелей конкурировали на 16 видах растений: ноня русская (*N. rossica*), бодяк огородный (*C. oleraceum*), лапчатка серебристая (*P. argentea*), василек синий (*C. cyanus*), подорожник обыкновенный (*P. major*), чертополох курчавый (*C. crispus*), осот полевой (*S. arvensis*), горошек лесной (*V. sylvatica*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), нивяник обыкновенный (*L. vulgare*), душица обыкновенная (*O. vulgare*), иван-чай узколистный (*C. angustifolium*), кипрей болотный (*E. palustre*), донник белый (*M. albus*), пустырник пятилопастный (*L. quinquelobatus*), скерда сибирская (*C. sibirica*), трехреберник продырявленный (*Tripleurospermum maritimum*).

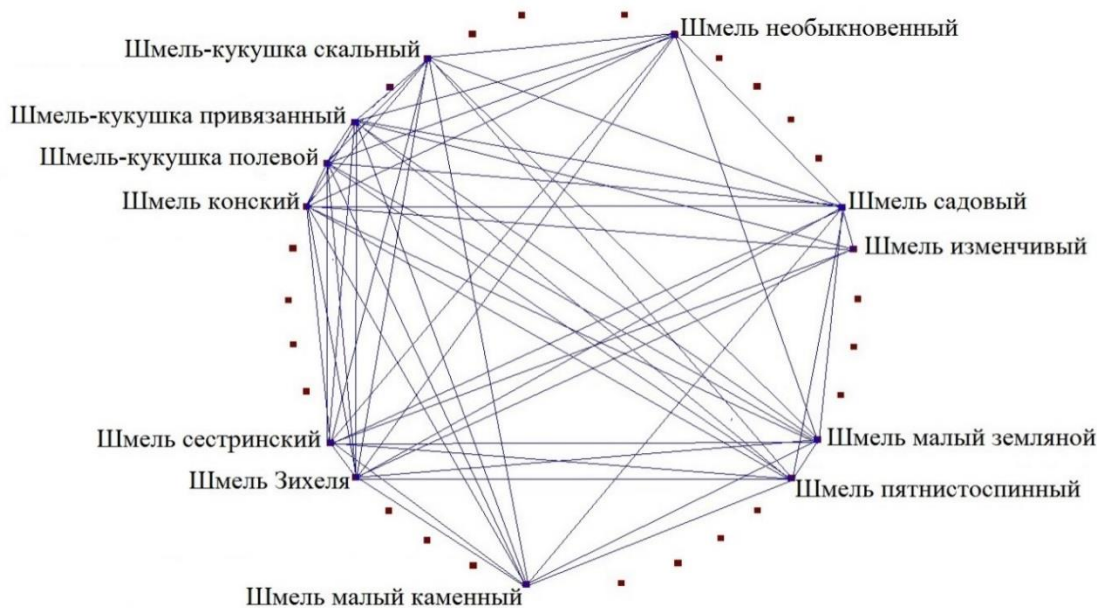


Рис. 4. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в III декаде августа

В I декаде сентября выявлено восемь групп шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из 9 видов шмелей: шмель садовый (*B. hortorum*), шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*), шмель-кукушка скальный (*B. rupestris*) (рис. 5), которые конкурировали на семи видах растений: бодяк огородный (*C. oleraceum*), подорожник обыкновенный (*P. major*), чертополох курчавый (*C. crispus*), осот полевой (*S. arvensis*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), донник белый (*M. albus*), трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

Во II декаде сентября выявлено четыре группы шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из 7 видов шмелей: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*), шмель конский (*B. veteranus*), шмель-кукушка полевой (*B. campestris*), шмель-кукушка привязанный (*B. bohemicus*) (рис. 6), которые конкурировали на четырех видах растений: бодяк огородный (*C. oleraceum*), осот полевой (*S. arvensis*), подсолнечник однолетний (*H. annuus*), трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

В III декаде сентября выявлено две группы шмелей, образующих надвидовую ассоциацию, состоящую из четырех видов шмелей: шмель малый земляной (*B. lucorum*), шмель малый каменный (*B. ruderarius*), шмель пластинчатозубчатый (*B. serrisquama*), шмель сестринский (*B. soroensis*) (рис. 7), которые конкурировали на двух видах растений: осот полевой (*S. arvensis*) и трехреберник продырявленный (*T. maritimum*).

Надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области формируется за счет их взаимодействия на определенных видах кормовых растений. На каждом виде цветущего растения, произрастающем в исследуемом районе, формируется группа конкурирующих видов шмелей, определенного видового состава и численности. Формирование видового состава и динамика конкурентных групп в течение активного периода жизни шмелей происходит под влиянием трех основных факторов:

- сроки лета шмелей;
- сроки цветения растения (объекта конкуренции);
- кормовые предпочтения шмелей.



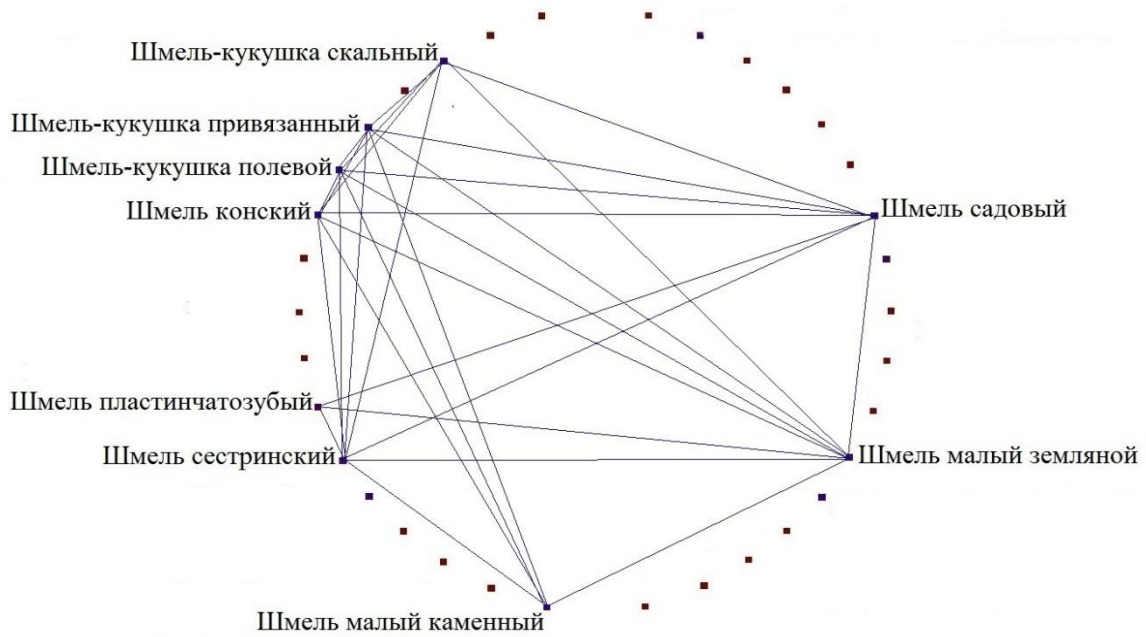


Рис. 5. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в первой декаде сентября

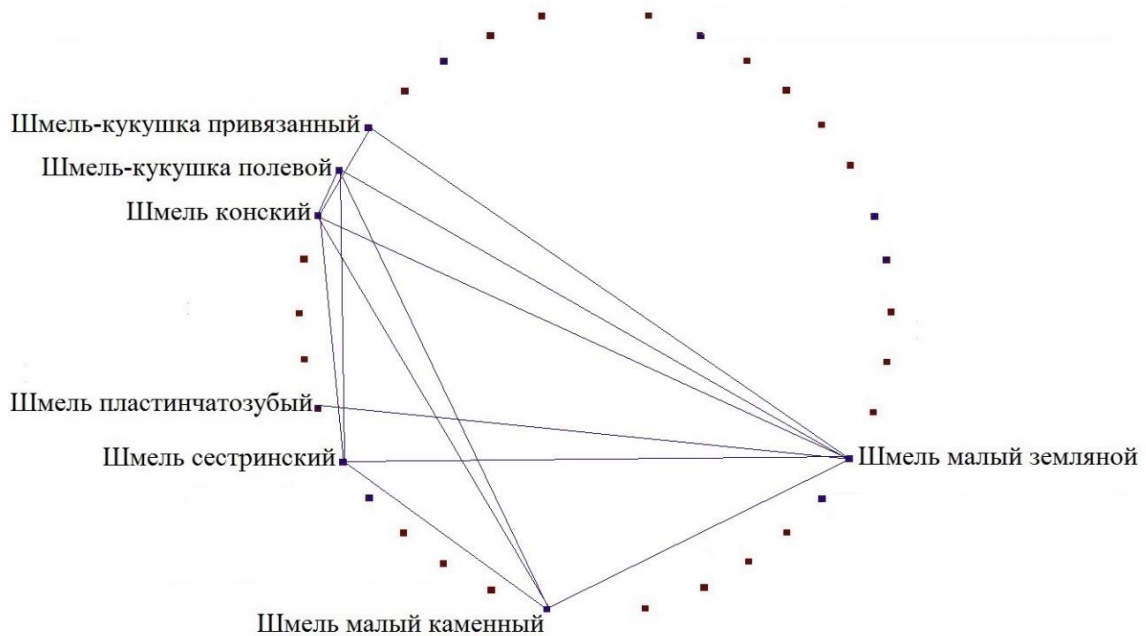


Рис. 6. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области во II декаде сентября

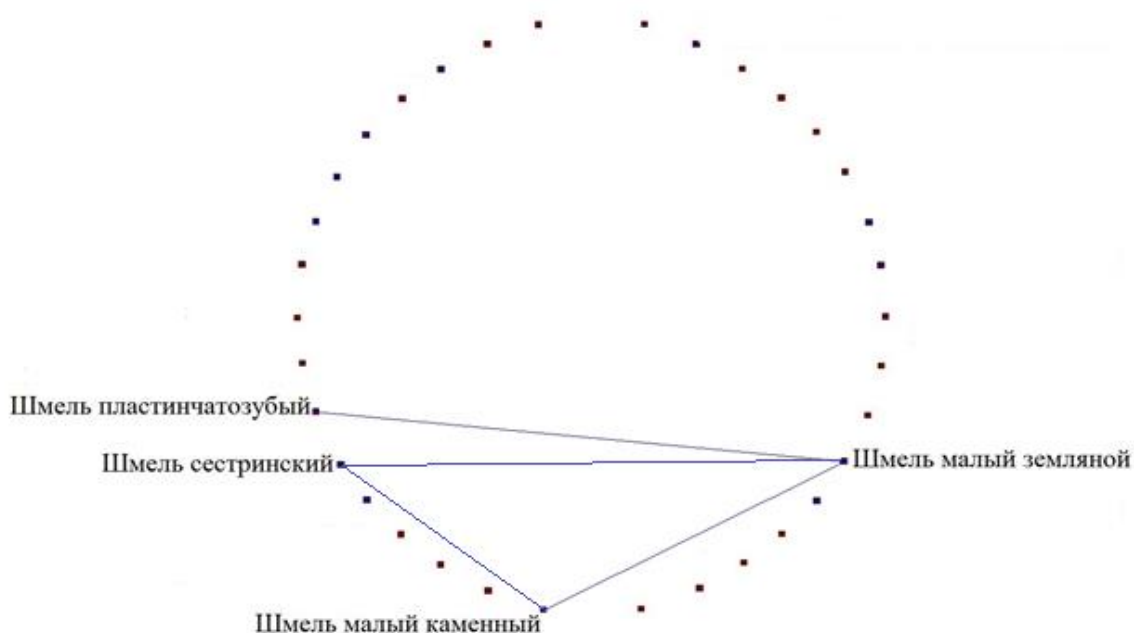


Рис. 7. Ассоциативные связи надвидовой ассоциации шмелей лесостепи Омской области в III декаде сентября

Структура и состав надвидовой ассоциации шмелей конкретного биотопа определяется не только перечисленными факторами, но некоторым другими, например, наличием подходящих условий для гнездования или разнообразием и плотностью кормовых растений.

Число конкурентных групп шмелей, составляющих надвидовую ассоциацию в центральной лесостепи Омской области в конце периода летной активности, начиная со II декады августа по III декаду сентября закономерно убывает, что можно объяснить постепенным уменьшением разнообразия кормовых растений.

Таблица 2

Динамика изменения числа конкурентных групп шмелей, составляющих надвидовую ассоциацию в центральной лесостепи Омской области

Число шмелей в группе	Число групп шмелей				
	Август, декада		Сентябрь, декада		
	II	III	I	II	III
2	7	8	3	2	1
3	2	1	-	1	1
4	2	2	2	-	-
5	1	-	1	1	-
6	2	2	-	-	-
7	-	-	1	-	-
9	1	1	-	-	-
10	1	-	-	-	-
Итого	16	14	7	4	2

Таким образом, восемь конкурирующих групп надвидовой ассоциации шмелей, состоящих из двух видов отмечено в III декаде августа. Две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из трех видов шмелей, отмечено во II декаде августа. По две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из четырех видов шмелей, отмечено во II декаде августа – I декаде сентября. По одной конкурирующей группе надвидовой ассоциации, состоящих из пяти видов шмелей, отмечено во II декаде августа и в I–II декадах сентября. По две конкурирующие группы надвидовой ассоциации, состоящих из шести видов шмелей, отмечено во II–III декадах августа. Одна конкурирующая группа надвидовой ассоциации, состоящая из семи видов шмелей, отмечена в I декаде сентября. По одной конкурирующей группе надвидовой ассоциации, состоящей из девяти видов шмелей, отмечено во II–III декадах августа. Одна конкурирующая группа надвидовой ассоциации, состоящая из 10 видов шмелей, отмечена во II декаде августа.

Установлено, что наибольшее число конкурирующих групп надвидовой ассоциации формируется во II декаде августа, когда цветет наибольшее число кормовых растений. Далее происходит постепенное уменьшение количества конкурирующих групп шмелей, что связано с уменьшением количества кормовых растений. Следовательно, надвидовая ассоциация шмелей центральной лесостепи Омской области в конце летной активности в период перед зимовкой сформирована различным числом групп, объединяющих различное число конкурирующих видов шмелей.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В результате исследований установлено, что надвидовая ассоциация шмелей лесостепи Омской области в конце летной активности включает 12 видов шмелей. Наибольшее количество групп взаимодействующих шмелей – 16 видов, выявлено во II декаде августа в период цветения 24 видов кормовых растений.

В данный период отмечаются различные сочетания взаимодействующих групп. Однако, максимальное количество взаимодействующих видов в одной группе не превышает 10. При этом различные сочетания видов формируют семь микрогрупп – по два вида в каждой. В III декаде августа в период цветения 16 видов кормовых растений выявлено 14 групп взаимодействующих шмелей. По причине смены спектра кормовых растений изменилось максимальное количество взаимодействующих видов шмелей в одной группе на одном кормовом растении – стало девять. Количество микрогрупп, объединяющих по два вида, увеличивается до восьми.

Начиная с I декады сентября, количество видов кормовых растений резко уменьшается, шмели активно уходят на зимовку, поэтому происходит сокращение взаимодействующих групп – семь на семи видах кормовых растений. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе – семь. Количество микрогрупп, объединяющих по два вида, сокращается до трех.

Во II декаде сентября в период цветения четырех видов кормовых растений выявлено четыре группы взаимодействующих шмелей. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе сокращается до пяти и количество микрогрупп насчитывает – две. Начиная с этой декады, по причине неблагоприятных погодных условий, возможен ранний переход на зимовку всех видов шмелей надвидовой ассоциации.

В III декаде сентября в период цветения двух видов кормовых растений выявлено две группы взаимодействующих шмелей. Максимальное количество взаимодействующих видов шмелей на одном кормовом растении в одной группе остается на уровне двух, а количество микрогрупп сокращается до одной.

## Список литературы

- Адаховский Д. А. Изучение фауны, экологии и разнообразия шмелиных Удмуртии. – Ижевск, 2007. – 112 с.
- Атепалихин М. С., Кассал Б. Ю., Белым С. В. Использование ассоциативных правил для выявления взаимосвязи мест обитания биологических видов // Вестник Омского университета. – 2014. – № 2 (72). – С. 125–129.
- Березин. М. В., Бейко В. Б. Видовое разнообразие шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) большого города (на примере Москвы) // Научные исследования в зоологических парках. – Москва, 1998. – С. 89–102.
- Бывальцев А. М. Шмели (Hymenoptera: Apidae, Bombini) лесостепного и степного юга Западно-Сибирской равнины: фауна и население: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2009. – 21 с.
- Игнатенко Е. В. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) Хинганского заповедника и его окрестностей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2006. – 24 с.
- Колесова Н. С. Видовое разнообразие и структура населения шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*, *Psithyrus*) трансформированных таежных экосистем Вологодской области: автореф. дис. ... канд. биолог. наук. – Сыктывкар, 2010. – 21 с.
- Крайнов И. В. Трофическая характеристика надвидовой ассоциации шмелей Омской лесостепи // Омский научный вестник. – 2015. – № 1 (138). – С. 178–181.
- Крайнов И. В., Кассал Б. Ю. Надвидовые ассоциации шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) лесостепного Прииртышья // Омский научный вестник. – 2015. – № 1 (138). – С. 237–240.
- Лузянин С. Л. Видовое разнообразие и экология пчел трибы Bombini (Hymenoptera, Apidae) естественных и урбанизированных экосистем Кузнецко-Салаирской горной области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Барнаул, 2009. – 20 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые / [Под общ. ред. Г. С. Медведева]. – Л.: Наука, 1978. – Ч. I. – 584 с.
- Панфилов Д. В. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные / Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Ч. 1. – Л., 1978. – С. 508–519.
- Песенко Ю. А. О биоценологическом направлении в исследованиях по экологии опыления зоофильных растений // Журнал общей биологии. – 1974. – Том 35, выпуск 4. – С. 507–517.
- Полевая геоботаника / [Под ред. Е. А. Лавренко, А. А. Корчагина]. – Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР. – Том 1–5. – 1959–1968.
- Попов В. В. Сбор и изучение опылителей сельскохозяйственных культур и других растений // В помощь работающим на ползащитных лесных полосах. – Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, 1950. – 36 с.
- 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.
- Рубанова О. А., Абрамчук А. В. Трофические связи шмелей заказника «Камышанова поляна» // Пчеловодство, 2016. – № 5. – С. 57–59.
- Флора Сибири. Тома 1–14 / [Под ред. Л. И. Кашина, И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло и др.]. – Новосибирск: Наука, 1989–2003.
- Loken A. Studies of Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae) // Norwegian Journal of Entomology. – 1973. – Vol. 20, N 1. – P. 1–218.
- Loken A. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lapeletiere (Hymenoptera, Apidae) // Entomologica Scandinavica. 1984. Suppl. 23. – 45 pp.
- Michener C. D. The bees of the world. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. – 963 p.
- Williams P. H. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // Bulletin of the Natural History Museum. London. (Entomology). – 1998. – Vol. 67 (1). – P. 79–152.
- Williams P. H., Cameron S. A., Hines H. M., Cederberg B., Rasmont P. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*) // Apidology. – 2008. – №. 39. – P. 46–74.

**Krainov I. V., Sattarov V. N., Kassal B. Yu. Supraspecific association of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in the Omsk region at the end of flight activity // Ekosistemy. 2023. Iss. 35. P. 111–123.**

It is reported that 25 plant species from seven families are the main forage plants of bumblebees of the supraspecific association of the forest-steppe Irtysh region at the end of their flight activity (II decade of August – III decade of September). The supraspecific association of bumblebees of the forest-steppe of the Omsk region at the end of flight activity consists of several interacting groups, which at certain periods are formed from a different number of bumblebees. The study of bumblebees was conducted in 2007–2017 on the territory of the Omsk region, mainly in 11 administrative districts. The material for the research was based on the data of registration of visits of bumblebees to forage plants for individual nutrition or foraging (collecting provision). During the research, more than 2.450 individual visits of bumblebees to flowers and inflorescences were recorded. The method of associative rules was used to identify the relationships between biological species living in the same territory. Charts of associative connections were made for each decade of the study period. The diagrams show the relationship between bumblebees in the presence of a specific forage plant on which they interacted. The timing of bumblebees' flight and their visit to a particular forage plant was used to identify competing groups of bumblebees. Further, a quantitative assessment of such groups was carried out, and changes in the species composition within the groups and the dynamics of changes in the number of competitive bumblebee groups were evaluated. It was found out that the highest number of competing groups of the supraspecific association was formed in the second decade of August, when the largest number of forage plants bloomed. Then, there was a gradual decrease in the number of competing groups of bumblebees as the number of forage plants decreased. An early transition to hibernation of all types of bumblebees of the supraspecific association is possible starting from the second decade of September, due to unfavorable weather conditions. Therefore, at the end of flight activity in the period before hibernation the supraspecific association of bumblebees of the central forest-steppe of the Omsk region is formed by a different number of groups uniting a different number of competing bumblebee species.

*Key words:* bumblebee, supraspecific association, forage plants, competitive groups, forest-steppe, Omsk region.

*Поступила в редакцию 15.08.22  
Принята к печати 31.05.23*