

Оригинальная статья

Эколого-географическая изменчивость морфометрических признаков рабочих особей *Bombus lucorum* L. (Hymenoptera: Apidae) в условиях Севера

В. Ю. Солдатова^{✉1}, Е. Г. Шадрина², Н. Г. Давыдова¹, М. Ю. Затеев¹

¹Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова, г. Якутск, Российская Федерация

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация

[✉]solvik75@mail.ru

Аннотация

В работе представлены результаты исследования морфометрических признаков 358 рабочих особей норového шмеля *Bombus lucorum*, отловленных в долине Средней Лены (Центральная Якутия) и в долине р. Яна (Центральное Верхоянье, Северо-Восточная Якутия). Проведен однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ. Шмели Центрального Верхоянья отличаются от особей из Центральной Якутии более крупными размерами тела и крыла, но различия достигают статистически значимого уровня только по промерам ширины спинки и брюшка ($p < 0,01$), а также по всем промерам переднего и заднего крыльев ($p < 0,001$). По-видимому, такие изменения возникли в процессе эволюции как приспособление к обитанию в более суровых природно-климатических условиях. Рабочие особи *B. lucorum*, отловленные во второй половине лета, статистически значимо крупнее, чем в начале летнего периода. Отмечено наличие различий на уровне двух микропопуляций долины р. Яна: шмели, собранные в нетрансформированном биотопе, крупнее, чем на месте послепожарной сукцессии, это может быть обусловлено различиями в обилии трофических ресурсов. В долине Средней Лены размеры тела *B. lucorum* статистически значимо зависят от кормовых объектов: особи крупного размера предпочитают более крупные растения и крупные соцветия. Таким образом, размеры и пропорции тела рабочих особей *B. lucorum* в условиях Севера зависят от многих экологических факторов, включая климатические и биотопические условия и обеспеченность трофическими ресурсами.

Ключевые слова: *Bombus lucorum*, рабочие особи шмеля, морфометрические показатели, размеры тела, размеры крыла, хронологическая изменчивость, Север

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № FWRS-2021-0044; гос. регистрация в ЕГИСУ № №121020500194-9).

Для цитирования: Солдатова В.Ю., Шадрина Е.Г., Давыдова Н.Г., Затеев М.Ю. Эколого-географическая изменчивость морфометрических признаков рабочих особей *Bombus lucorum* L. (Hymenoptera: Apidae) в условиях Севера. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(4):628–640. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-628-640>

Original article

The ecological and geographical variability of the morphometric characteristics of *Bombus lucorum* L. (Hymenoptera: Apidae) bumblebee workers in the North

Victoria Yu. Soldatova^{✉1}, Elena G. Shadrina², Nina G. Davydova¹, Mark Yu. Zateev¹

¹Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation

²Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

[✉]solvik75@mail.ru

Abstract

This study reports the findings of a morphometric analysis conducted on 358 worker specimens of the white-tailed bumblebee, *Bombus lucorum*, which were collected from the Middle Lena Valley (Central Yakutia) and the Yana

River Valley (Central Upper Yana Region, North-Eastern Yakutia). Statistical analyses, including one-way and two-way ANOVA, were employed to evaluate the data. The results indicated that bumblebees from the Central Upper Yana Region exhibited larger body and wing dimensions compared to their counterparts from Central Yakutia; however, significant differences were only noted in the measurements of the notum and abdomen widths ($p < 0.01$), as well as in all measurements of the front and hind wings ($p < 0.001$). These changes are posited to have developed as adaptations to more extreme natural and climatic conditions. Furthermore, it was observed that bumblebee workers of *B. lucorum* collected during the latter part of summer were statistically larger than those gathered earlier in the season. A notable difference was identified between two micropopulations within the Yana River Valley, where bumblebees from a non-transformed biotope were larger than those from a post-fire succession, likely attributable to variations in the availability of trophic resources. In the Middle Lena Valley, the body size of *B. lucorum* exhibited a significant correlation with forage availability, with larger individuals preferentially utilizing larger plants and inflorescences. Consequently, the sizes and proportions of bumblebee workers of *B. lucorum* in the North are influenced by a variety of environmental factors, including climatic and biotopic conditions, as well as the availability of trophic resources.

Keywords: *Bombus lucorum*, bumblebee workers, morphometric parameters, body size, wing size, chronological variability, North

Funding. This study was conducted within the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation “Animal populations and communities of aquatic and terrestrial ecosystems in the cryolithozone of the Eastern sector of the Russian Arctic and Subarctic: diversity, structure and sustainability under natural and anthropogenic influences” (theme No. 0297-2021-0044, reg. No. 121020500194-9).

For citation: Soldatova V.Yu., Shadrina E.G., Davydova N.G., Zateev M.Yu. The ecological and geographical variability of the morphometric characteristics of *Bombus lucorum* L. (Hymenoptera: Apidae) bumblebee workers in the North. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(4):628–640. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-628-640>

Введение

Шмели (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) – одна из наиболее многочисленных и широко распространенных систематических групп насекомых на Севере. В мировой фауне около 290 видов, относящихся к 38 под родам, обитающих в основном в умеренных широтах на всех континентах, кроме Австралии, в Палеарктике – 240 видов из 25 под родов [1]. В тундрах Евразии они составляют около 85–95 % от общего числа особей Apoidea, в таежной зоне Европы и Западной Сибири – 55–70 % [2] и играют значимую роль в функционировании экосистем как основные опылители энтомофильных растений. Для лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины выявлено 32 вида *Bombus* и 7 видов *Psithyrus*, причем с продвижением на юг видовое разнообразие шмелей на Западно-Сибирской равнине заметно снижается [3]. На Европейском Севере России насчитывается 36 видов шмелей: в Мурманской области зарегистрировано 19 видов, в Республике Карелии – 29, в материковой части Архангельской области – 31, в Ненецком автономном округе – 20; видовое разнообразие падает только на островах Новой Земли, где отмечено всего 3 вида [4].

Известно, что шмели приспосабливаются к изменению климата через пластические и адаптивные ответы, включая изменения физиологии,

морфологии, поведения, фенологии, миграцию, а также генетические адаптации [5]. Изменчивость размеров тела у шмелей может проявляться в зависимости от многих факторов, включая пол, возраст, вид, доступность пищи, климатические условия, хищнические нападения, конкуренция за ресурсы и другие факторы; эту изменчивость могут вызывать разные экологические факторы в разных местах обитания. Последствия изменчивости размеров тела может иметь разные последствия для экологических взаимодействий шмелей и их выживания. Например, большие шмели могут иметь преимущество при сборе пищи, но могут также стать более уязвимыми для хищников. Кроме того, изменчивость размеров тела может влиять на конкуренцию внутри вида за ресурсы и на взаимодействия с другими видами насекомых. Поэтому подчеркивается важность учета этой изменчивости при изучении экологии шмелей и их защите, особенно в условиях изменяющейся среды [6]. Также форма тела шмелей может существенно различаться в зависимости от колонии, что может быть связано с различиями в генетике, питании и окружающей среде [7].

Существует значительная корреляция между морфологическими вариациями ротового аппарата и пищевой специализацией шмелей. Специализированные шмели, такие как *B. ternarius*

и *B. terricola*, имеют более короткие языки и меньшие вариации формы ротового аппарата, чем универсальные виды, такие как *B. bimaculatus*, *B. impatiens* и *B. vagans*. В целом эти закономерности подтверждают гипотезу о том, что разные виды шмелей с разными стратегиями опыления подвергались разному стабилизирующему отбору, и это привело к разной морфологии ротового аппарата [8].

Показано влияние нескольких стрессоров, в том числе естественных токсинов, паразитов, термического воздействия и инбридинга на форму и размер крыльев, а также на проявления направленной и флуктуирующей асимметрии у *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). Общий размер и форма крыла были затронуты почти всеми протестированными стрессорами, каждый стресс подразумевает уменьшение размера крыла. Паразиты и высокие температуры привели к самым сильным изменениям фенотипа. В целом общий размер и форма были наиболее чувствительными морфологическими признаками, что контрастирует с распространенным мнением, якобы флуктуирующая асимметрия является основным фенотипическим маркером стресса [9].

Опылители являются ключевым компонентом глобального биоразнообразия, предоставляя жизненно важные экосистемные услуги сельскохозяйственным культурам и диким растениям. Имеются четкие доказательства недавнего сокращения как диких, так и одомашненных опылителей, а также параллельного сокращения растений, которые зависят от них [10]. В последние десятилетия многие исследования показали, что наблюдается устойчивое снижение численности шмелей по всему миру. Причины этого явления многообразны и малоизучены. Отмечается необходимость проведения большего количества исследований для повышения уровня знаний о состоянии и тенденциях среди популяций шмелей во всем мире, особенно в Восточной Европе и России, где наблюдается наибольшая концентрация видов, отнесенных к категории исчезающих или хуже [11].

В Европе за последние 60 лет отмечается быстрое сокращение численности видов шмелей из-за вызванных усилением сельского хозяйства потери местообитаний, использования сельскохозяйственных пестицидов и снижения количества и разнообразия цветов. В Северной Америке катастрофический спад численности некото-

рых видов шмелей с 1990-х годов, вероятно, связан со случайным внесением вредоносного паразита из Европы, в результате глобальной торговли домашними колониями шмелей, используемыми для опыления теплиц [12]. Еще одной причиной снижения численности аборигенных видов шмелей являются интродуцированные виды, которые могут быть очень агрессивными за пределами своего естественного ареала. Во всем мире интродукция и укоренение эусоциального шмеля *Bombus terrestris* (L. 1758) (Hymenoptera: Apidae) негативно повлияли на местных опылителей и экосистемы [13, 14]. Основным экологическим механизмом вытеснения местных пчел является конкуренция за места для гнездования, а не за цветочные ресурсы. Значительное сокращение численности королей *B. hypocrita sapporoensis* указывает на то, что *B. terrestris* может вызвать локальное вымирание местных шмелей [15].

Одной из причин сокращения численности шмелей могут быть инфекционные и паразитарные заболевания. Масштабное исследование на территории США показало, что относительная численность четырех видов шмелей сократилась до 96 %, а их географические ареалы сократились на 23–87 %, некоторые из них – за последние 20 лет, причем сокращающиеся популяции имеют значительно более высокие уровни инфекции микроспорициальным патогеном *Nosema bombi* и меньшее генетическое разнообразие по сравнению с популяциями стабильных (не сокращающихся) видов, с которыми они сосуществуют [16].

Примечательно, что на фоне высокого научного интереса к изучению Apoidea в целом на территории Якутии эта группа изучена явно недостаточно и исследования носят в основном фаунистическую направленность. Известно, что фауна пчел долинных ландшафтов среднего течения р. Лена насчитывает 103 вида из 22 родов и 6 семейств, в бассейне р. Яна – 44 вида из 14 родов и 5 семейств [17, 18]. Фауна шмелей Якутии насчитывает 25 видов [19], из которых в тундровой зоне было выявлено 8 [20]. Закономерности морфологической изменчивости Apoidea и ее возможное адаптивное значение в условиях Севера изучены недостаточно, а для Якутии – не изучены.

Целью работы является изучение изменчивости морфометрических признаков рабочих осо-

бей *Bombus lucorum* на примере двух регионов Якутии, различающихся по природно-климатическим условиям.

Материалы и методы

В процессе исследований проанализировано 358 рабочих особей *Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761) собранных в июле–августе 2007–2008 гг. на территории Центральной Якутии в долине Средней Лены (долина Энсиэли) и на территории Северо-Восточной Якутии в долине среднего течения р. Яны, в окрестностях г. Верхоянск (рис. 1).

Оба района исследований характеризуются резко-континентальным климатом с отрицательными среднегодовыми температурами, длительным зимним периодом, малым количеством осадков [21]. Лето в Якутии характеризуется наиболее продолжительным безморозным периодом и высокими среднесуточными температурами теплого периода года, быстрым ростом среднесуточных температур в начале сезона и столь же быстрым падением в конце его [21]. Надо отметить существенную разницу в климате Средней Лены и Верхоянья: в среднесуточных температурах не только среднегодовых, но и теплого пе-

риода (табл. 1). В Центральной Якутии раньше сходит снежный покров, в летний период выпадает больше осадков, средние температуры мая и сентября на 4–5 °С выше [22]. Ветровой режим в течение года и в летний период в обоих регионах сходный – средняя скорость 2,2–2,4 м/с расценивается как «легкий ветер», соответствующий по шкале Бофорта 2 баллам [23]. В целом климатические условия долины Средней Лены считаются более мягкими, чем климат Верхоянского района, на территории которого зарегистрированы абсолютный минимум зимних температур и максимальная амплитуда перепадов температуры для Северного полушария [21]; в настоящее время этот регион приравнен к арктической зоне РФ [24].

Bombus lucorum – голарктический полизональный вид, в Палеарктике распространен от Исландии, Великобритании и Испании до Японии, в Северной Америке отмечен на Аляске, Альте и Юконе [25]. Живут однолетними семьями, состоящими из крупной самки-основательницы гнезда, самцов и мелких недоразвитых рабочих особей. У самок 4-й и 5-й тергит брюшка в белых волосках, передняя часть спинки и 2-й тергит брюшка в желтовато-белых волосках. У сам-

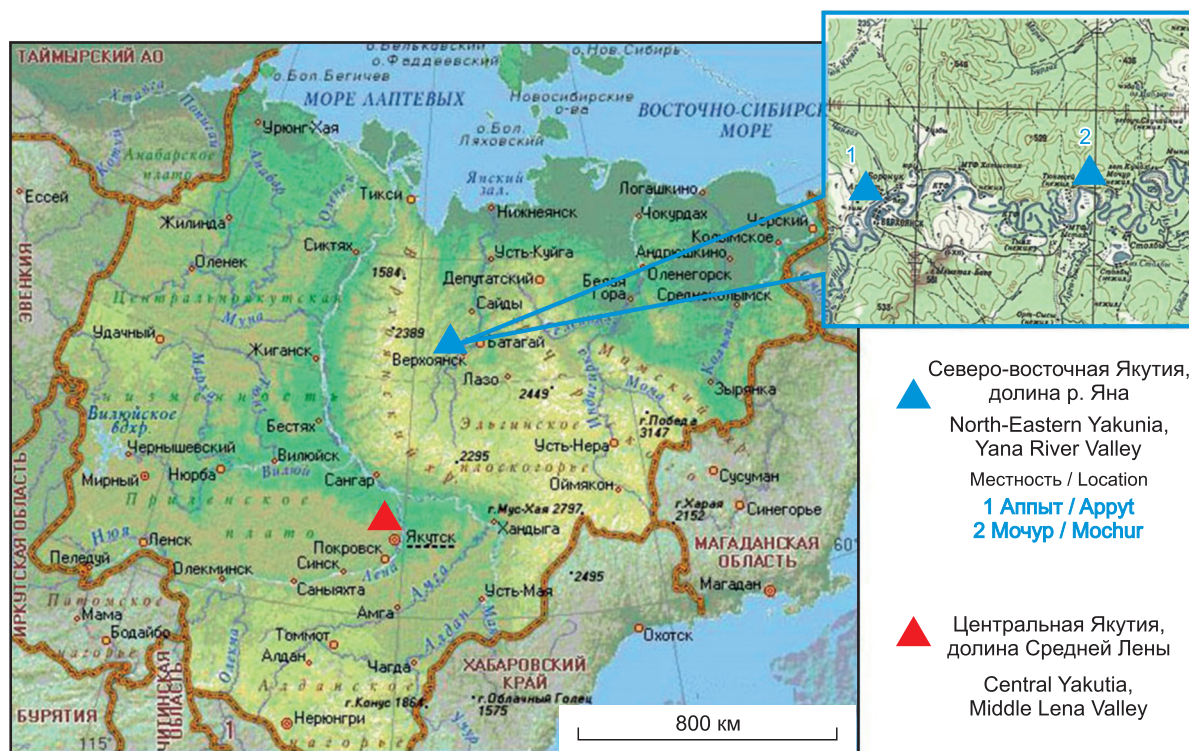


Рис. 1. Пункты отлова *Bombus lucorum* на территории Центральной и Северо-Восточной Якутии

Fig. 1. Collection locations for *Bombus lucorum* in Central and North-Eastern Yakutia

Таблица 1

Климатическая характеристика районов исследования

Table 1

Climate characteristics of the study locations

Район исследований	Средняя температура, °С		Осадки, мм		Снежный покров, дней
	Год	Лето	Год	Лето	
Долина Средней Лены*	–9,4	+17,5	234	107	195
Долина р. Яны**	–14	+14,2	181	94	207

Примечание. Сведения по данным метеостанций Якутск*, Намцы*, Верхоянск** [22].

Notes. Information from the weather stations Yakutsk*, Namtsy*, Verkhoyansk** [22].

цов 4–7-й тергит брюшка в светло-желтых волосках. Передняя часть спинки и 2-й тергит брюшка в желтовато-белых волосках (рис. 2, а) [1]. Мы проанализировали пять линейных признаков тела и восемь промеров крыльев (рис. 2, б, в). Измерения тела проводились штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Для изучения морфометрических характеристик крыльев их препарировали [26], сканировали сканером Brother DCP-7057R с разрешением 1200 dpi, измерения сканированных изо-

бражений проводили в программе Bio с точностью до 0,1 мм. Признаки длины и ширины крыльев измеряли на обеих сторонах тела. Крылья с нарушениями целостности были исключены с анализа.

Поскольку для анализа размера парных органов проводили измерения на обеих сторонах тела, оценена асимметрия признаков длины и ширины крыла. Во избежание влияния размера органа на величину асимметрии оценивали показатель

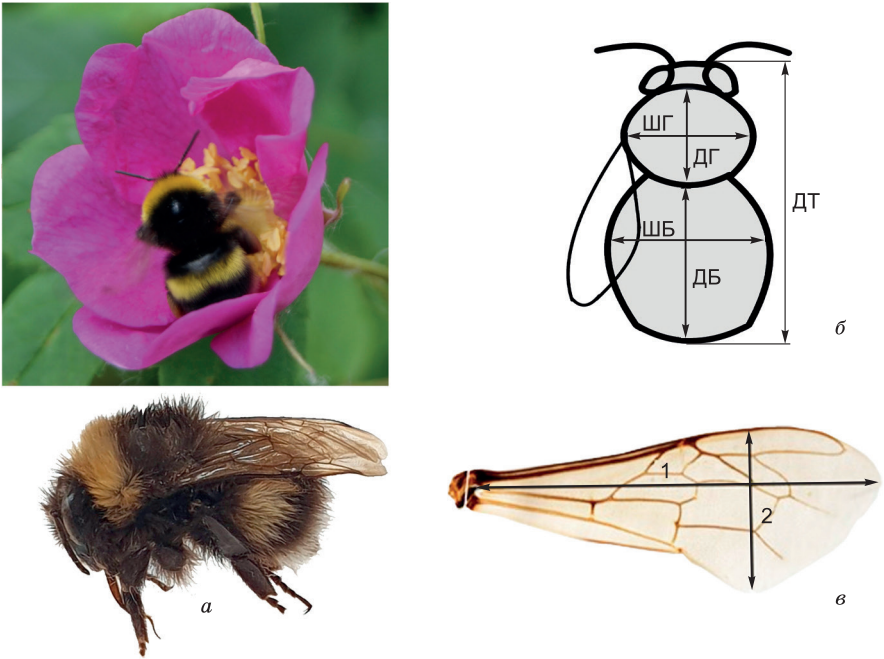


Рис. 2. Внешний вид (а), схема промеров тела (б) и крыла (в) шмеля *Bombus lucorum*. Промеры: ДТ – длина тела; ДГ – длина груди; ДБ – длина брюшка; ШГ – ширина груди; ШБ – ширина брюшка; 1 – длина крыла; 2 – ширина крыла

Fig. 2. Bumblebee *Bombus lucorum* external (а), body measurements scheme (б) and wing measurements scheme (в). Measurements: ДТ(BL) – body length; ДГ(TL) – thorax length; ДБ(AL) – abdomen length; ШГ(TW) – thorax width; ШБ(AW) – abdomen width; 1 – wing length; 2 – wing width

флуктуирующей асимметрии (ФА) как абсолютную величину отношения разницы в промерах на левой и правой сторонах тела к их сумме [27]

$$FA = \left| \frac{L - R}{L + R} \right|,$$

где FA – показатель асимметрии, L – промер на левой, R – на правой стороне тела.

Сравнение биотопических различий проведено на примере Верхоянской популяции. Проанализировано по 50 особей из двух местообитаний, расположенных на расстоянии 30 км друг от друга (по прямой), в долине р. Яна в местностях Аппыт и Мочур. Ярко выраженных преград между ними нет, есть небольшие распадки, возвышенности, а также протекает несколько мелких рек.

Гора Аппыт, окрестности одноименного села; подножие склона, послепожарная сукцессия. Травянистая растительность представлена иван-чаем узколистым, астрагалом кустарниковым, крестовником, таволгой березолистной.

Гора Мочур, опушка типичного леса, подножие склона. Травянистый ярус: астрагал, лен Комарова, кровохлебка аптечная, очиток, вероника серая, тысячелистник, крестовник.

Статистическая обработка проводилась в программе Statistica 10. Вычислялись общепринятые показатели – среднее арифметическое значение признаков, среднеквадратичное отклонение, ошибка, дисперсия, а также оценивался размах изменчивости. При попарном сравнении значимость различий оценивали с использованием t-критерия Стьюдента, взаимозависимость признаков определена с применением рангового коэффициента корреляции Спирмена. Для выявления влияния разных факторов проведен дисперсионный анализ, для проверки статистических гипотез применен Шеффе-тест [28].

Результаты и обсуждение

Размеры тела. Для выявления морфометрической изменчивости проанализировано 236 рабочих особей, отловленных в долине Средней Лены, и 122 рабочих особи, собранных в долине среднего течения р. Яна (табл. 2). Все изученные промеры тела характеризуются статистически значимой ($p < 0,001$) корреляцией между собой, при этом наиболее тесные корреляционные связи отмечены между общей длиной тела и длиной брюшка, 0,94. Корреляции длины тела с промерами ширины составляют около 0,65–0,70 и также статистически значимы.

Изученные нами рабочие особи *Bombus lucorum* Центральной и Северо-Восточной Якутии имеют сходную длину тела 13,5 и 13,7 мм соответственно (см. табл. 2), но характеризуются очень высокой вариабельностью размеров: коэффициент вариации для центрально-якутской популяции составил 15,0, для верхоянской – 10,1 %. Аналогичная тенденция отмечена для длины груди и брюшка.

Попарное сравнение двух выборок показало, что по всем основным промерам тела шмели Верхоянья крупнее, чем особи, обитающие в долине Средней Лены (см. табл. 2), причем по всем показателям длины тела различия не достигают статистически значимого уровня, тогда как по двум промерам ширины различия статистически значимы (критерий Стьюдента соответственно 3,36 и 5,27, $p < 0,001$). Однофакторный дисперсионный анализ доказал достоверность влияния фактора «географическое положение» на ширину спинки и брюшка рабочих особей шмеля *Bombus lucorum*. Шеффе-тест выявил значимые

Таблица 2

Размеры тела *Bombus lucorum* Центральной и Северо-Восточной Якутии

Table 2

Body sizes of *Bombus lucorum* in Central and North-Eastern Yakutia

Размеры тела, мм	Районы исследования	
	Долина Средней Лены n = 236	Долина р. Яна n = 122
Длина тела	<u>13,5±0,13</u> (10,16–22,62)	<u>13,66±0,13</u> (9,62–19,99)
Длина груди	<u>5,33±0,045</u> (4,3–8,63)	<u>5,41±0,048</u> (3,75–7,66)
Длина брюшка	<u>6,73±0,087</u> (4,25–12,81)	<u>6,76±0,079</u> (4,78–10,74)
Ширина груди	<u>5,24±0,039</u> (4,26–7,74)	<u>5,46±0,045</u> (4,21–7,52)
Ширина брюшка	<u>5,95±0,048</u> (4,56–9,52)	<u>6,37±0,059</u> (4,44–8,99)

Примечание. Здесь и далее n – число исследованных особей; в числителе M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего; в знаменателе в скобках – минимальное и максимальное значения; жирный шрифт – различия статистически значимы, $p < 0,001$.

Note. Hereafter n – the number of individuals studied. Numerator: M – the arithmetic mean; m – the error. Denominator: parentheses – the minimum and maximum values. Bold font – the differences are statistically significant, $p < 0.001$.

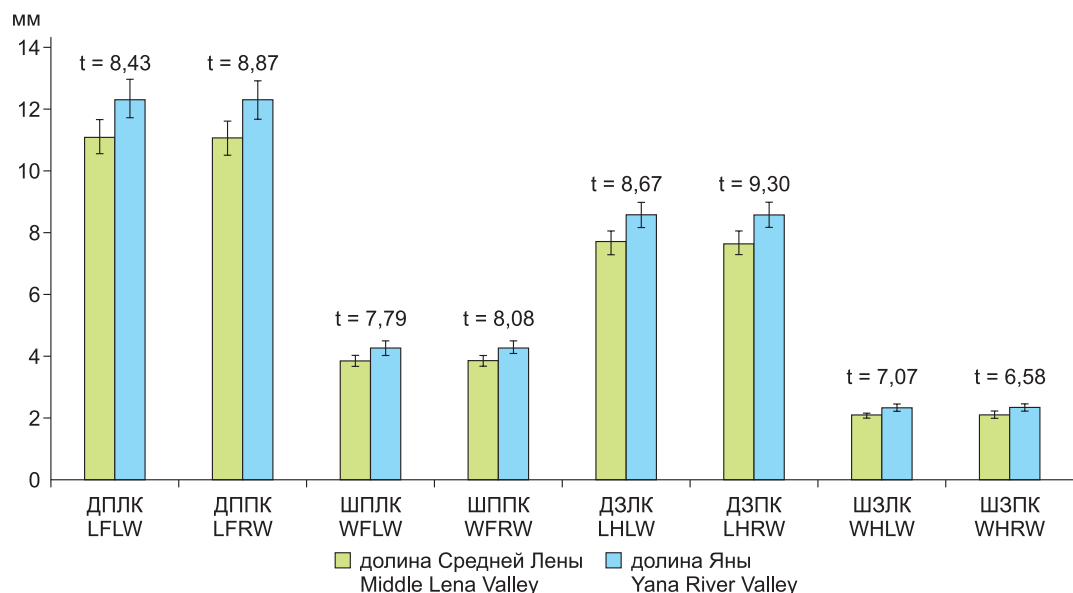


Рис. 3. Размеры крыла *B. lucorum* Центральной и Северо-Восточной Якутии

t = критерий Стьюдента (все значения соответствуют $p < 0,001$); ДПЛК – длина переднего левого крыла; DPPK – длина переднего правого крыла; ШПЛК – ширина переднего левого крыла ШППК – ширина переднего правого крыла ДЗЛК – длина заднего левого крыла ДЗПК – длина заднего правого крыла ШЗЛК – ширина заднего левого крыла ШЗПК – ширина заднего правого крыла

Fig. 3. Wing size of *B. lucorum* in Central and North-Eastern Yakutia

t = Student's criterion (all values correspond to $p < 0.001$); LFLW – Length of the Front Left Wing; LFRW – Length of the Front Right Wing; WFLW – Width of the Front Left Wing; WFRW – Width of the Front Right Wing; LHLW – Length of the Hind Left Wing; LHRW – Length of the Hind Right Wing; WHLW – Width of the Hind Left Wing; WHRW – Width of the Hind Right Wing

различия ширины груди между точками 1 и 2 ($p < 0,01$) и ширины брюшка ($p < 0,001$).

Полученные данные демонстрируют, что в условиях Севера размеры и форма тела шмеля варьируют, причем изменения ширины более выражены. По-видимому, такие значимые изменения возникли в процессе эволюции как приспособление обитания в более холодных природно-климатических условиях Арктической зоны. Известно, что шмели способны повышать температуру своего тела в полете, что позволяет им фуражировать даже в прохладную погоду. Так, при колебании температуры воздуха от 2 до 35 °C температура мезосомы летящей особи составляет 36–45 °C [29]. В отличие от периода инкубации, температура метасомы во время полета поднимается слабо и близка к температуре окружающей среды. Рабочие особи независимо от размеров тела (от 65 до 830 мг) поддерживают одинаковую среднюю температуру тела в полете [29]. Вместе с тем отмечено, что небольшие по размерам рабочие особи менее приспособлены к холодной погоде и обычно прекращают летать при температуре ниже +10 °C, тогда как крупные шмели могут летать даже при +2–+3 °C [29].

Размеры крыльев. Для выявления морфометрической изменчивости крыльев проанализировано по 438 передних и задних крыльев рабочих особей шмелей. Все восемь промеров крыльев характеризуются тесной и статистически значимой корреляционной связью между собой, 0,90–0,97 (критерий Спирмена $p < 0,001$), тогда как корреляции с промерами тела в основном не превышают 0,63–0,70. Различия между популяциями четко диагностировались как при попарном сравнении с применением критерия Стьюдента, так и при использовании однофакторного дисперсионного анализа. Например, у шмелей центральная якутской популяции длина переднего крыла составила $11,09 \pm 0,11$ мм, а у верхоянской – $12,32 \pm 0,09$, что при числе степеней свободы $k = 98$ составляет $t = -8,43$, $p < 0,001$ (рис. 3). Однофакторный дисперсионный анализ выявил значимость влияния разных физико-географических условий на все восемь промеров крыла, Шеффе-тест отражает значимые различия между центральная якутской и верхоянской популяциями шмеля по всем изученным признаками ($p < 0,001$). Таким образом, географические различия шмелей по промерам крыла оказались бо-

лее значительными, чем различия в линейных размерах тела, причем с высоким уровнем статистической значимости.

Поскольку для анализа размера парных органов мы проводили измерения на обеих сторонах тела, нами оценена асимметрия признаков длины и ширины крыла. Ранее в литературе было отмечено, что уровень флуктуирующей асимметрии (ФА) крыльев у шмелей постепенно увеличивался примерно с 1925 г. до конца XX века. Предполагают, что высокая ФА связана с более теплыми и влажными годами (средняя годовая температура $> 9^{\circ}\text{C}$; годовое количество осадков 750–1250 мм). В целом, эти результаты могут указывать на то, что шмели испытывали все больший стресс по мере усиления общего антропогенного воздействия на экосистемы и что аспекты изменения климата могли способствовать этой тенденции [30]. Полученные нами данные демонстрируют крайне низкий уровень асимметрии, что свидетельствует о большом значении размера и формы крыльев при полете. Географических различий в проявлениях флуктуирующей асимметрии переднего и заднего крыльев не выявлено. Поскольку промеры крыла характеризуются высокой корреляцией между собой и низкой асимметрией, мы считаем возможным в дальнейшем анализе рассматривать их на одной стороне тела, например левой.

Известно, что размеры рабочих особей у шмелей в семье могут сильно варьировать и зависеть от достатка пищи во время развития, особенно у видов, делающих карманы. У видов, не делающих карманов, потомство получается более однородное по размерам, так как между личинками нет конкуренции за пищу, они получают ее индивидуально в примерно одинаковом количестве, но у некоторых видов встречаются исключения, например, в колониях не делающего карманов вида *B. lucorum* вес рабочих особей может сильно колебаться – от 40 до 320 мг [29]. С ростом колонии у всех видов шмелей величина тела рабочих особей в среднем увеличивается, становясь максимальной к концу развития семьи, что обычно связывают с лучшим снабжением личинок пищей [29]. Наличие в сборах как мелких, так и очень крупных шмелей, по-видимому, зависит от сроков формирования семьи, рождения первого выводка и размера семьи: чем крупнее семья, тем больше пищи достается следующему выводку, и, соответственно, они вырастают более крупными, чем в малочисленной семье.

Исходя из этой гипотезы, нами проведен анализ хронологической изменчивости размеров тела рабочих особей шмеля в течение лета. Дисперсионный анализ совокупной выборки показал, что при оценке влияния на длину тела двух факторов – географической приуроченности и даты отлова – прослеживается значимое влияние фактора «дата» ($F = 2,20$, $p < 0,04$), при этом уровень значимости невелик, но можно выделить две группы выборок – 1–3 (первая половина июля) и 4–7 (вторая половина июля – первые числа августа) (рис. 4, а), если рассмотреть эти две совокупности, статистическая значимость хронологической изменчивости длины тела возрастает (рис. 4, б). Закономерности изменения остальных пропорций тела также статистически значимы, причем для промеров ширины груди и брюшка они более выражены, чем для промеров длины. Хронологические изменения затрагивают также изменения размеров крыла, причем с более высоким уровнем значимости: для ДПЛК и ШПЛК соответственно $F = 6,78$, $p < 0,00001$, $F = 6,06$, $p < 0,00001$, закономерности хронологических изменений всех остальных промеров крыла также характеризуются высоким уровнем статистической значимости. При этом показатели ФА крыльев в течение лета не меняются, т.е. стабильность индивидуального развития поддерживается на одинаковом уровне.

Биотопические различия размеров проанализированы на примере двух микропопуляций из Верхоянья (табл. 3). По всем промерам тела более крупными оказались шмели, обитающие в местности Мочур, на опушке природного нетрансформированного биотопа, причем статистически значимыми были различия в промерах ширины тела и длины груди. При этом ни по одному из промеров крыла статистически значимых различий не отмечено. Оба пункта исследований расположены примерно на одной высоте н.у.м., в пределах пояса лесной растительности, у подножия гор, в сходных условиях увлажненности. По сути, главным различием является тип травянистой растительности: на месте послепожарной сукцессии (Аппыт) доминирующим видом является иван-чай узколистный, а в нетрансформированном биотопе (Мочур) травянистая растительность более разнообразная, в связи с этим возникает вопрос о возможности влияния трофического фактора на размеры тела рабочих особей шмеля *B. lucorum*.

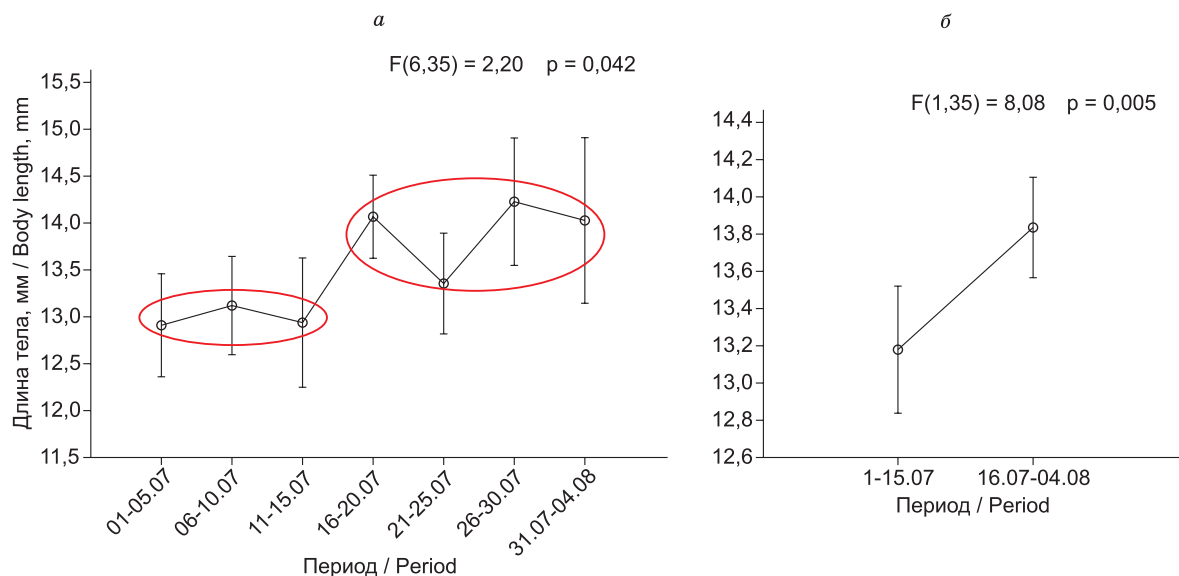


Рис. 4. Изменчивость длины тела рабочих особей *B. lucorum* в течение лета, *а* – динамика с 5-дневным интервалом, *б* – сравнение первой и второй половин июля

Fig. 4. Variability in body length of *B. lucorum* during the summer, *а* – dynamics with a 5-day interval, *б* – comparison of the first and second halves of July

Влияние трофического фактора на размеры рабочих особей *B. lucorum* рассмотрено на примере долины Средней Лены, где в течение периода исследований фиксировали видовую принадлежность растений, на которых были отловлены шмели. При этом выделяли четыре группы кормовых объектов: 1) мелкие бобовые (клевер ползучий и мышиный горошек); 2) средних размеров астровые и гераниевые (скерда кровельная и

герань луговая); 3) самый крупный объект – ирис щетинистый; 4) крупные бобовые (эспарцет песчаный). Корреляции соотношения встречаемости шмелей на исследованных видах растений с датой исследования не выявлено, так как в течение всего лета в качестве кормовых объектов преобладал клевер ползучий. Возрастание всех размеров тела происходило в ряду от мелких к крупным бобовым (рис. 5).

Таблица 3

Размеры тела и крыла *B. lucorum* двух микропопуляций долины р. Яна

Table 3

Body and wing size of *B. lucorum* bumblebee workers from two micropopulations in the Yana River Valley

Промер, мм	Аппыт (n = 50)	Мочур (n = 50)	t-критерий	P<
Длина тела	13,69±0,20	13,89±0,20	–0,70	0,485
Длина груди	5,33±0,07	5,62±0,08	2,84	0,005*
Длина брюшка	6,88±0,13	6,77±0,13	0,59	0,554
Ширина груди	5,39±0,06	5,63±0,08	2,39	0,019
Ширина брюшка	6,31±0,09	6,58±0,09	2,11	0,037
ДПЛК	12,31±0,12	12,46±0,16	0,80	0,427
ШПЛК	4,23±0,04	4,33±0,06	1,42	0,161
ДЗЛК	8,53±0,08	8,68±0,11	1,13	0,261
ШЗЛК	2,30±0,03	2,38±0,04	1,57	0,122

Примечание. Обозначения см. рис. 3, табл. 2.

Note. The legend is shown in Fig. 3, Table 2.

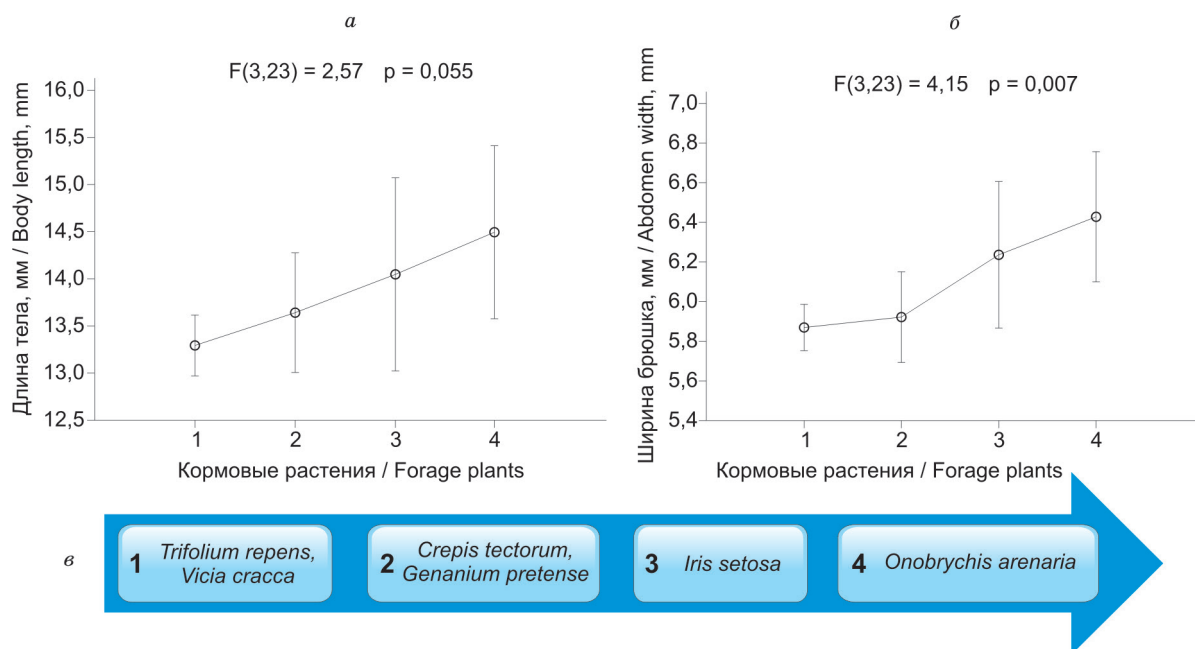


Рис. 5. Размеры тела рабочих особей *B. lucorum* на разных кормовых объектах, а – длина тела; б – ширина брюшка; в – тенденция увеличения размеров

Fig. 5. Body sizes of *B. lucorum* bumblebee workers at different forage sources а – body length; б – abdomen width; в – the tendency of size increase

Двухфакторный дисперсионный анализ влияния даты и кормового растения на морфометрические показатели *B. lucorum* выявил статистически значимую зависимость промеров ширины тела от размеров кормового объекта и близкую к значимой – для длины тела и длины брюшка (см. рис. 5), тогда как размеры переднего и заднего крыльев и длина груди демонстрируют более высокую значимость хронологического фактора.

Заключение

Рабочие особи шмеля *Bombus lucorum*, обитающего в Центральном Верхоянье, характеризуются более крупными размерами тела, чем шмели долины Средней Лены, но различия достигают уровня статистически значимых по ширине груди и брюшка, т. е. можно полагать, что в более суровых климатических условиях шмели имеют более «округлую» форму тела, которая способствует меньшим теплопотерям. По размерам крыльев верхоянские шмели также превосходят центральнаякутских, при этом наблюдается высокая корреляция признаков крыла между собой; географических различий в проявлении уровня асимметрии крыла не отмечено. В обеих популяциях размеры тела рабочих особей, отловленных во второй половине июля–начале августа, статисти-

чески значимо больше, чем в начале летнего периода, по-видимому, это отражает лучшую обеспеченность пищевыми ресурсами. Отмечено наличие различий на уровне двух микропопуляций долины р. Яна, возможно, это связано с трофическим фактором. В долине Средней Лены размеры тела рабочих особей *B. lucorum* статистически значимо зависят от кормовых объектов: особи крупного размера предпочитают более крупные кормовые объекты. Таким образом, размеры и пропорции тела *B. lucorum* в условиях Севера зависят от многих экологических факторов, включая климатические и биотопические условия и обеспеченность трофическими ресурсами.

Список литературы / References

1. Купянская А.Н. Сем. Apidae – Апиды. В кн.: *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1.* СПб.: Наука; 1995. С. 551–580.
Kupianskaya A.N. Apidae. In: *The identification guide of the insects of Russian Far East. Vol. IV. Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera. Pt. 1.* St.-Petersburg: Nauka; 1995, pp. 551–580. (In Russ.)
2. Панфилов Д.В. Общий обзор населения пчелиных Евразии. *Сб. трудов Зоологического музея Московского ун-та.* 1968;11:18–35.
Panfilov D.V. General review of the bee population of Eurasia. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya*

MGU=Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. 1968;11:18–35. (In Russ.)

3. Бывальцев А.М. Фауна шмелей (Hymenoptera, Apidae, Bombini) лесостепной и степной зон Западно-Сибирской равнины. *Евразийский энтомологический журнал*. 2008;7(2):141–147.

Byvaltsev A.M. Bumblebee (Hymenoptera: Apidae, Bombini) fauna of the forest-steppe and steppe zones of the West Siberian Plain. *Euroasian Entomological Journal*. 2008;7(2):141–147. (In Russ.)

4. Потапов Г.С. Структура населения шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombus Latr.) Европейского Севера России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск; 2015. 20 с.

Potapov G.S. Population structure of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, Bombus Latr.) of the European North of Russia: Abstr. ... Diss. Cand. Biol. Sci., Tomsk; 2015. 20 p. (In Russ.)

5. Maebe K., Hart A.F., Marshall L., et al. Bumblebee resilience to climate change, through plastic and adaptive responses. *Global Change Biology*. 2021;27(18):4223–4237. <https://doi.org/10.1111/gcb.15751>

6. Fitzgerald J.L., Ogilvie J.E., CaraDonna P.J. Ecological drivers and consequences of bumble bee body size variation. *Environmental Entomology*. 2022;51(6):1055–1068. <https://doi.org/10.1093/ee/nvac093>.

7. Perl C.D., Johansen Z.B., Jie V.W., et al. Substantial variability in morphological scaling among bumblebee colonies. *Royal Society Open Science*. 2022;9(1):211436. <https://doi.org/10.1098/rsos.211436>

8. Lee Y.J. Morphological variance in mouthparts and foraging behavior in bumblebees. 2021. *Honors Theses*. Paper 1322. <https://digitalcommons.colby.edu/honorstheses/1322>.

9. Gerard M., Michez D., Debat V., et al. Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. *Scientific Reports*. 2018;8(1):15169. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33429-4>.

10. Potts S.G., Biesmeijer J.C., Kremen C., et al. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*. 2010;25(6):345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.

11. Williams P.H., Osborne J.L. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*. 2009;40(3):367–387. <https://doi.org/10.1051/apido/2009025>

12. Goulson D., Lye G.C., Darvill B. Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*. 2008;53:191–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093454>

13. Goulson D. *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation*. Oxford: Oxford University Press; 2009. 336 p.

14. Hjort C.K., Smith H.G., Allen A.P., Dudaniec R.Y. Morphological variation in bumblebees (*Bombus terrestris*) (Hymenoptera: Apidae) after three decades of an island invasion. *Journal of Insect Science*. 2023;23(1):10. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iead006>.

15. Inoue M.N., Yokoyama J. Morphological variation in relation to flower use in bumblebees. *Entomological Science*. 2006;9(2):147–159. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2006.00162.x>

16. Cameron S.A., Lozier J.D., Strange J.P., et al. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011;108(2):662–667. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014743108>

17. Давыдова Н.Г. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) бассейна р. Яна. *Вестник ЯГУ*. 2010;3(3):15–20.

Davydova N.G. Fauna of bees (Hymenoptera, Apoidea) of the Yana river basin. *Vestnik of YSU*. 2010;3(3):15–20. (In Russ.)

18. Давыдова Н.Г. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) долинных ландшафтов среднего течения р. Лена. *Труды Русского энтомологического общества*. 2011;82:89–96.

Davydova N.G. Fauna of bees (Hymenoptera, Apoidea) of the valley landscapes of the Lena River mid-stream. *Proceedings of the Russian Entomological Society*. 2011;82:89–96. (In Russ.)

19. Давыдова Н.Г., Песенко Ю.А. Фауна пчел (Hymenoptera, Apoidea) Якутии. 1. *Энтомологическое обозрение*. 2002;81(3):582–599.

Davydova N.G., Pesenko Yu.A. Bee fauna (Hymenoptera, Apoidea) of Yakutia. I. *Entomological Review*. 2002;81(3):582–599. (In Russ.)

20. Шелоховская Л.В., Давыдова Н.Г., Березин М.В. Материалы по фауне и экологии пчел (HYMENOPTERA, APOIDEA) тундровой зоны Якутии. *Вестник СВФУ*. 2011;8(4):45–50.

Shelokhovskaya L.V., Davydova N.G., Berezin M.V. Materials on bee fauna and ecology (Hymenoptera, Apoidea) of a tundra zone of Yakutia. *Vestnik of NEFU*. 2011;8(4):45–50. (In Russ.)

21. *География Сибири в начале XXI века, том 6. Восточная Сибирь*. Новосибирск: Академическое издательство «ГЕО»; 2016. 396 с.

Geography of Siberia in the Early 21st Century. Vol. 6. Eastern Siberia. Novosibirsk: Geo; 2016. 396 p. (In Russ.)

22. Архив погоды. Якутия, Россия. Погода и климат. <http://www.pogodaiklimat.ru/archive.php?id=ru®ion=14> (Дата обращения 10.08.2024).

Weather Archives. Yakutia, Russia. Weather and Climate. Available at: http://www.pogodaiklimat.ru/history/24959_3.htm (accessed 10.08.2024). (In Russ.)

23. Сила ветра. Шкала Бофорта. Гидрометцентр России. О погоде из первых рук. <https://meteoinfo.ru/bofort>. (дата обращения 12.08.2024)

Wind power. The Beaufort scale. Hydrometcenter of Russia. About the weather at first-hand. Available at: <https://meteoinfo.ru/bofort>. (accessed 12.08.2024). (In Russ.)

24. Указ Президента РФ О внесении изменений в Указ Президента РФ от 2 мая 2014 г. № 296 «О сухопутных территориях Арктической зоны Российской Федерации». Глава РС(Я). Пресс-центр. Новости. Элек-

тронный ресурс: <https://glava.sakha.gov.ru/news/front/view/id/3024158>. Дата публикации 14.05.2019. (Дата обращения 11.08.2024)

Decree of the President of the Russian Federation on Amendments to Decree of the President of the Russian Federation dated May 2, 2014 No. 296 "On the Land Territories of the Arctic Zone of the Russian Federation". The head of the RS(Y). The press center. News. Available at: <https://glava.sakha.gov.ru/news/front/view/id/3024158> (Publication 14.05.2019). (accessed 11.08.2024). (In Russ.).

25. Williams P.H. The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the Natural History Museum Entomology*. 1991; 60(1):204.

26. СТО 00669424-001-2021 Методика измерения экстерьерных признаков медоносных пчел: введен впервые: дата введения 2021-12-16. Рыбное: ФГБНУ «ФНЦ пчеловодства», 2021, 40 с.

СТО 00669424-001-2021 Methods of measurements of the exterior of honeybees: application date 2021-12-16.

Rybnoye: Federal State Budgetary Institution "Federal Scientific Center of Beekeeping", 2021. 40 p.

27. Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 1990;65(2):131–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1990.tb01186.x>.

28. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Co.: New York, NY, USA; 1995. 887 p.

29. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. *Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)*. СПб.: ЗИН РАН; 1994. 350 с.

Radchenko V., Pesenko Y.A. *Biology of bees (Hymenoptera, Apoidea)*. St.-Petersburg: Zoological Institute, Russian Academy of Sciences; 1994. 350 p. <https://doi.org/10.13140/2.1.3938.6242>

30. Arce A.N., Cantwell-Jones A., Tansley M., et al. Signatures of increasing environmental stress in bumblebee wings over the past century: Insights from museum specimens. *Journal of Animal Ecology*. 2023;92:297–309. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13788>.

Об авторах

СОЛДАТОВА Виктория Юрьевна, кандидат биологических наук, доцент, <https://orcid.org/0000-0003-4777-0072>, ResearcherID: A-9436-2018, Scopus Author ID: 7801406178, SPIN: 7325-7601, e-mail: solvik75@mail.ru

ШАДРИНА Елена Георгиевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, профессор, <https://orcid.org/0000-0002-9660-0072>, ResearcherID: A-9436-2018, Scopus Author ID: 7801406178, SPIN: 6919-8134, e-mail: e-shadrina@yandex.ru

ДАВЫДОВА Нина Григорьевна, кандидат биологических наук, доцент, <https://orcid.org/0009-0005-3696-1801>, SPIN: 6276-9786, e-mail: dav-nina@mail.ru

ЗАТЕЕВ Марк Юрьевич, бакалавр биологии, <https://orcid.org/0009-0007-5947-3493>, e-mail: m3faal@gmail.com

Вклад авторов

Солдатова В.Ю. – разработка концепции, проведение статистического анализа, создание черновика рукописи; **Шадрина Е.Г.** – руководство исследованием, создание черновика рукописи, проведение статистического анализа, редактирование рукописи; **Давыдова Н.Г.** – ресурсное обеспечение исследования; **Затеев М.Ю.** – проведение исследования

Конфликт интересов

Один из авторов – доктор биологических наук, профессор Шадрина Е.Г. является членом редакционного совета журнала «Природные ресурсы Арктики и Субарктики». Авторам неизвестно о каком-либо другом потенциальном конфликте интересов, связанном с этой статьей.

About the authors

SOLDATOVA, Victoria Yurievna, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Professor, <https://orcid.org/0000-0003-4777-0072>, ResearcherID: A-9436-2018, Scopus Author ID: 7801406178, SPIN: 7325-7601, e-mail: solvik75@mail.ru

SHADRINA, Elena Georgievna, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Professor, <https://orcid.org/0000-0002-9660-0072>, ResearcherID: A-9436-2018, Scopus Author ID: 7801406178, SPIN: 6919-8134, e-mail: e-shadrina@yandex.ru

DAVYDOVA, Nina Grigorievna, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Professor, <https://orcid.org/0009-0005-3696-1801>, SPIN: 6276-9786, e-mail: dav-nina@mail.ru

ZATEEV, Mark Yurievich, B. Sci. (Biol.), <https://orcid.org/0009-0007-5947-3493>, e-mail: m3faal@gmail.com

Authors' contribution

Soldatova V.Y. – conceptualization, formal analysis, writing – original draft; **Shadrina E.G.** – supervision, writing – original draft, formal analysis, writing – review & editing; **Davydova N.G.** – resources; **Zateev M.Y.** – investigation

Conflict of interest

One of the authors, Shadrina E.G., Dr. Sci. (Biol.), Professor is a member of editorial board for the journal “Arctic and Subarctic Natural Resources”. The authors are not aware of any other potential conflict of interest relating to this article.

Поступила в редакцию / Submitted 22.08.2024

Поступила после рецензирования / Revised 10.09.2024

Принята к публикации / Accepted 26.09.2024