

УДК 595.799 (477.8)

І.Б. Коновалова

**УГРУПОВАННЯ ДЖМЕЛІВ (HYMENOPTERA: APIDAE: BOMBINI)  
ТИПОВОГО ЛУЧНОГО БІОЦЕНОЗУ В СЕРЕДНЬОГІР'І УКРАЇНСЬКИХ  
КАРПАТ**

*Коновалова І. Б. Сообщество шмелей (Hymenoptera: Apidae: Bombini) типичного лугового биоценоза в средневысотном поясе Украинских Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2005. – Вип. 21. – С. 109-118.*

Изучали структуру и функционирование сообщества шмелей в луговом биоценозе Украинских Карпат, расположенном на высоте 600-800 м н. у. м. Сообщество состояло из 15 видов шмелей, в период исследований фуражировавших, либо питавшихся (шмели-кукушки) на 21 виде цветковых растений. Высокое фаунистическое разнообразие и разветвленная структура сообщества свидетельствуют о благоприятных условиях его существования.

*Konovalova, I. A bumblebee (Hymenoptera: Apidae: Bombini) community of a meadow ecosystem typical of the middle-height forest belt in the Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2005. – 21. – P. 109-118.*

A structure and functions of a bumblebee community in meadow habitats situated at the altitude of 600-800 m above sea level have been studied. The community under consideration consisted of 15 bumblebee species which were foraging or feeding (cuckoo-bumblebees) on 21 species of plants flowering in the studied period. A high species diversity and a complex structure of the community are indicative of the availability of favorable conditions for its existence.

Протягом декількох останніх десятиліть джмелі стали привабливими об'єктами досліджень в екології угруповань, стосовно різних аспектів біології фуражування, співвідношення ніш, які вони займають у біоценозі, і конкурентних стосунків між видами. Всі джмелі живляться переважно нектаром і пилком, і їх живлення в великій мірі залежить від довжини хоботка і морфології нектароносних квітів [4, 7, 13]. Квіткові види і види джмелів, які їх відвідують, становлять систему високої коадаптації, яка, очевидно, є наслідком тривалого періоду коеволюції рослин і джмелів [7, 19]. Багато авторів вказують на позитивну кореляцію між довжиною хоботка джмеля і глибиною трубочки віночка квітки, яку вони відвідують [6, 11, 18, 21, 22]. Причина цього є ергономічною, оскільки довгохоботкові бджоли витрачають менше часу на кожній квітці з глибоким віночком, ніж короткохоботкові, в той час як останні найбільш ефективні у добуванні нектару з квітів з неглибоким віночком [18, 21]. Згідно з теорією оптимального фуражування [19], яка полягає в тому, що джмелі завжди максималізують ефективність свого фуражування, мінімізуючи енергетичні витрати, існують певні моделі утилізації ресурсів, спільні для подібних біоценозів. Визначальними факторами такої моделі є перш за все видова структура угруповання та багатство і різноманітність наявних кормових ресурсів. Ці фактори, в свою чергу, обумовлені багатьма іншими, як наприклад: структурою мікроландшафту біотопу, його величиною і висотним розташуванням, наявністю деревної рослинності, місць для гніздування, експозицією, мікрокліматичними умовами, наявністю чи відсутністю антропогенного пресингу тощо.

Порівняно з багатьма іншими комахами, джмелі існують у складному середовищі, оскільки, по-перше, гніздові і фуражувальні локалітети можуть знаходитись далеко один від одного, і, по-друге, фуражувальні локалітети можуть змінюватись протягом сезону [15].

Вивчення угруповань джмелів як правило проводиться у біотопах, що знаходяться під сильним антропогенним впливом. Однак, еволюція запилювачів не відбувалася в таких біотопах, з часто надлишковими кормовими ресурсами. У природних біотопах відбувається більш збалансована і ефективна експлуатація трофічних ресурсів, конкуренція за корм і чіткіша приуроченість до певних оселищ. Однак, більш-менш визначений вибір біотопу є очевидним в усіх середовищах, і на думку А. Пеккарінен [18], біотопічні преференції є суттєвою частиною відповіді на питання: чому так багато співіснуючих видів джмелів?

Метою дослідження було з'ясування структури і функціонування угруповання джмелів у вторинному лучному біоценозі поясу букових лісів (середньогір'я) Українських Карпат, який характеризується багатою флористичною різноманітністю і помірним антропогенним навантаженням (локальне викошування). В роботі використовували також дані, що збирали протягом кількох останніх років на території Горганського і Чорногірського масивів [2, 3].

Автор висловлює щирі подяку О.Т. Кузярину за допомогу у визначенні рослин.

### Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили на початку серпня 2004 р. в околицях м. Яремче (Івано-Франківська обл.) на території Карпатського національного природного парку (КНПП). Досліджували деякі еколого-фауністичні параметри угруповання джмелів в біоценозі великої вторинної луки складної конфігурації, площею близько 25 га, яка понад 100 років використовується як сіножать, що знаходиться в урочищі "Явір'я" на південному схилі г. Ковпака (Чорногориця). З огляду на велику площу луки, косіння проводиться поетапно, що не призводить до суцільного знищення генеративних пагонів квітучих медоносних рослин. Отже, протягом цілого вегетативного сезону антофільні комахи мають достатньо кормових ресурсів для існування. Урочище вирізняється багатством мікробіотопів, таких як заболочені ділянки у невеликих котловинах вздовж струмків, окремі ксеротермічні ділянки на підвищеннях, зарості чагарників на стрімких мікросхилах під смугою лісу.

Спостереження проводили в межах 600-800 м н.р.м. Комах збирали ручним методом за допомогою ентомологічного сачка, одночасно збираючи гербарій фуражної флори джмелів. Джмелі-зозулі (рід *Psithyrus* Lepeletier, 1832 за традиційною класифікацією) в даній статті наводяться у підвидовому ранзі роду *Bombus* Latreille, 1802 [17]. Всього в біоценозі було виявлено 15 видів джмелів, а саме: *Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761), *B. lapidarius* (Linnaeus, 1758), *B. pratorum* (Linnaeus, 1761), *B. hypnorum* (Linnaeus, 1758), *B. ruderarius* (Muller, 1776), *B. pascuorum* (Scopoli, 1763), *B. hortorum* (Linnaeus, 1761), *B. gerstaeckeri* Morawitz, 1881, *B. distinguendus* Morawitz, 1869, *B. subterraneus* (Linnaeus, 1758), *B. soroensis* (Fabricius, 1776), *B. (Ps.) campestris* (Panzer, 1801), *B. (Ps.) barbutellus* (Kirby, 1802), *B. (Ps.) bohemicus* Seidl, 1837, *B. (Ps.) rupestris* (Fabricius, 1793). Фауністичний склад

даного угруповання виявився найбагатшим серед усіх досліджених нами в попередні роки аналогічних угруповань джмелів в Українських Карпатах.

Фуражні ресурси джмелів на час дослідження були представлені 21 видом рослин з 9 родин (табл. 1).

### Результати досліджень та їх обговорення

Фуражування джмелів (за винятком джмелів-зозуль) спостерігалось на 18 видах рослин (табл. 1), серед яких чітко виділялась група рослин, найчастіше відвідуваних (в англійській літературі “major flowers” – першорядні квіти): *Betonica officinalis*, яку відвідували 11 видів джмелів; *Centaurea jacea* – 4 види джмелів; *Trifolium medium* і *T. pratense* – 3 види джмелів. Вказані рослини в подібних біоценозах цвітуть протягом двох місяців [1], і на час дослідження домінували серед квітучих лучних медоносів.

Найчисленнішими виявились 4 види джмелів: *B. hortorum* (самки-засновниці і робочі), *B. lucorum* (робочі і поодинокі самці), *B. ruderarius* (переважно робочі), *B. pascuorum* (робочі). За довжиною хоботка ці види є представниками трьох морфологічних груп (табл. 2), що є підтвердженням спостережень багатьох дослідників і детально розглядається нижче.

*B. hortorum*, довгохоботковий джмель, в своїй трофіці обмежений квітками з глибокотрубчастими віночками і фізіологічно неадаптований як до збирання пилку без нектару, так і до “грабування” нектару [6, 22]. В даному біоценозі відвідував 5 видів рослин (табл. 1), причому лише він використовував рідкісний вид конюшини *Trifolium pannonicum* (лише самки), один з найкращих лучних медоносів (4,5-4,8 мг нектару/квіт.) з глибиною віночка 20-25 мм [1]. Розподіл *B. hortorum* у біотопі обмежувався узліссями з обох боків досліджуваної луки. У першому локалітеті перевага при фуражуванні надавалася рослині *Betonica officinalis*, де вона домінувала серед медоносів, а у другому – всім наявним видам конюшини (за відсутністю попередньо згаданого виду).

*B. lucorum*, короткохоботковий вид, надає перевагу відкритому типу суцвіть, характеризується спеціалізованою поведінкою, що нагадує поведінку медоносних бджіл, і може збирати пилок з квітів, що не продукують нектару; толерантний до присутності інших видів, здатний прогризати глибокі трубочки віночків квітів, добуваючи нектар нетрадиційним шляхом (так званий “грабіжник” нектару), фуражує на відкритих ділянках [6]. Завдяки своїй спеціалізованості, як правило, відвідує більше видів рослин протягом сезону, ніж інші види джмелів, і в будь-якому угрупованні характеризується високою здатністю до конкуренції. В даному біоценозі фуражував на 9 видах рослин (табл. 1), “грабуючи” нектар з квіток конюшини, причому лише він збирав пилок з квіток звіробою і пилок та нектар з рослин *Ononis arvensis* і *Telekia speciosa*. Загальна чисельність (майже виключно каста робочих) була найвищою у порівнянні з іншими видами угруповання.

*B. ruderarius*, середньохоботковий вид, приурочений до відкритих просторів, які добре прогріваються сонцем і де трапляються зарості чагарників. Фуражує на квітках з різними глибинами віночків. В досліджуваному біоценозі фуражував на 6 видах рослин (табл. 1), його загальна чисельність (10% самки, решта – каста робочих і поодинокі самці) була трохи нижчою, ніж у попереднього виду.

Таблиця 1  
Фуражні преференції джмелів в угрупованні лучного біоценозу середньогір'я  
Українських Карпат (початок серпня)

Фуражні рослини	Види джмелів
<b>I. Бобові - Fabaceae</b>	
1. <i>Trifolium pratense</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. ruderarius</i>
2. <i>T. repens</i> L.	<i>B. pascuorum</i>
3. <i>T. medium</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. ruderarius</i>
4. <i>T. pannonicum</i> Jacq.	<i>B. hortorum</i>
5. <i>Lotus corniculatus</i> L.	<i>B. pascuorum</i>
6. <i>Vicia cracca</i> L.	<i>B. ruderarius</i>
7. <i>Lathyrus pratensis</i> L.	<i>B. pascuorum</i>
8. <i>Ononis arvensis</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. bohemicus</i>
<b>II. Складноцвіті – Compositae</b>	
9. <i>Centaurea jacea</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. soroensis</i> , <i>B. bohemicus</i>
10. <i>C. carpatica</i> (Porc.) Porc.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. soroensis</i>
11. <i>Cirsium oleraceum</i> (L.).	<i>B. campestris</i>
12. <i>Telekia speciosa</i> (Schreb.) Baumg.	<i>B. lucorum</i>
<b>III. Губоцвіті – Lamiaceae</b>	
13. <i>Prunella vulgaris</i> L.	<i>B. pascuorum</i>
14. <i>Galeopsis speciosa</i> Mil.	<i>B. pascuorum</i>
15. <i>Betonica officinalis</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. subterraneus</i> , <i>B. distinguendus</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. soroensis</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. campestris</i> , <i>B. barbutellus</i>
<b>IV. Розові – Rosaceae</b>	
16. <i>Rubus</i> sp.	<i>B. pascuorum</i>
<b>V. Зонтичні – Apiaceae</b>	
17. <i>Astrantia major</i> L.	<i>B. bohemicus</i>
<b>VI. Черсакові - Dipsacaceae</b>	
18. <i>Succisa pratensis</i> Moench	<i>B. campestris</i> , <i>B. barbutellus</i>
<b>VII. Ранникові – Scrophulariaceae</b>	
19. <i>Rhinanthus minor</i> L.	<i>B. lucorum</i> , <i>B. hortorum</i>
<b>VIII. Жовтецеві – Ranunculaceae</b>	
20. <i>Aconitum moldavicum</i> Hacq.	<i>B. gerstaeckeri</i>
<b>VIII. Звіробійні – Hypericaceae</b>	
21. <i>Hypericum maculatum</i> Crantz	<i>B. lucorum</i>

*B. pascuorum*, середньохоботковий вид, надає перевагу квіткам з середньою глибиною віночка. Поведінка досить примітивна, близька до поведінки одиночних бджіл; змушений поповнювати власні енергетичні запаси нектару впродовж фуражування за пилком, тому відвідує значну кількість рослин, які не відвідуються іншими видами джмелів через низьку продуктивність нектару; фуражує на затінених ділянках (узлісся); неагресивний, відступає перед іншими видами джмелів при відвідуванні одних і тих самих рослин [6]. В даному біоценозі відвідував 7 видів рослин, в тому числі малопродуктивні медоноси, бобові *Lathyrus pratensis* і *Lotus corniculatus*, що не створювали суцільних куртин і не відвідувались рештою видів угруповання.

Сукупна чисельність цих чотирьох видів складала 78% від загального числа особин всіх джмелів, що фуражували в даному біоценозі на час досліджень.

Таблиця 2

Середні значення довжини хоботків у різних видів джмелів

Види джмелів	Довжина хоботка (мм)					
	Самки			Робочі		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>B. lucorum</i>	9,3	8,5	-	6,3	6,4	-
<i>B. hypnorum</i>	-	9,2	-	6,2	6,7	-
<i>B. pratorum</i>	9,5	9,3	-	6,6	7,1	-
<i>B. soroensis</i>	-	8,8	-	-	6,8	-
<i>B. lapidarius</i>	10,3	10,8	-	6,7	7,0	-
<i>B. ruderarius</i>	10,1	11,5	-	-	9,0	-
<i>B. pascuorum</i>	11,0	10,6	-	8,1	7,9	-
<i>B. distinguendus</i>	-	11,2	-	-	8,7	-
<i>B. subterraneus</i>	-	11,6	-	-	8,8	-
<i>B. hortorum</i>	14,5	14,6	-	9,9	12,2	-
<i>B. gerstaeckeri</i>	-	-	15,0	-	-	13,4

Примітки: А – J. Banaszak [5], Б – E. Ranta [21], В – дані автора.

Окремо треба відзначити наявність в угрупованні рідкісного, до цього часу невідомого з території України, виду *B. gerstaeckeri*. Перше повідомлення про його знахідку в Українських Карпатах було опубліковано в 2003 р. [3], де вид цитується як *B. consobrinus* Dahlbom, 1832, оскільки деякі автори трактують виявлений нами таксон як західно європейський підвид *B. consobrinus gerstaeckeri* Mor. [14]. В даній і подальших роботах таксон розглядатиметься нами як окремий вид. *B. gerstaeckeri* є довгохоботковим джмелем з підроду *Megabombus*, до якого належить і *B. hortorum*. Однак, на відміну від всіх інших видів джмелів української фауни, він є оліголектичним, тобто таким, що фуражує лише на одному виді рослин або на групі споріднених рослин. Як *B. consobrinus*, так і *B. gerstaeckeri* в своєму фуражуванні прив'язані до видів з роду *Aconitum* (жовтецеві). У даному біоценозі всі особини *B. gerstaeckeri* фуражували за пилком і нектаром на квітках *A. moldavicum*, який траплявся поодинокими куртинами у вологому мікробіотопі на узліссі. За твердженням багатьох дослідників джмелі є єдиними комахами, які здатні повноцінно запилювати рослини роду *Aconitum*. Внаслідок тривалого періоду

коеволюції, морфологічна будова квітки аконіту якнайкраще пристосована до запилення саме довгохоботковими джмелями, що призвело до поширення аконіту лише в тих регіонах північної півкулі, де існують джмелі [16]. В даному біоценозі жоден інший вид джмелів не відвідував квітки *A. moldavicum*, як це спостерігалось в декількох інших гірських локалітетах. Отже, *B. gerstaeckeri* був єдиним споживачем цього надзвичайно продуктивного кормового ресурсу, займаючи свою власну трофічну нішу, і чисельність якого в даному угрупованні можна вважати достатньою для підтримання локальної популяції виду. Протягом години було зареєстровано кільканадцять фуражуючих особин (в тому числі самки), що вважається рідкісним явищем для цього нечисленного виду не тільки в Українських Карпатах (дані автора), але й в межах його європейського ареалу (дані P. Rasmont, усне повідомлення).

Чисельність інших видів джмелів (за винятком джмелів-зозулів) угруповання була невисокою. Такий вид, як *B. soroeensis*, є рідкісним в регіоні досліджень, і його чисельність в аналогічних біоценозах завжди низька (нам трапилось лише декілька екземплярів). *B. lapidarius* не є типовим представником угруповання джмелів у межах досліджених висот, оскільки приурочений до рівнинних оселищ, і на луці траплявся поодинокими екземплярами робочих особин та самців. Щодо видів *B. distinguendus*, *B. subterraneus*, *B. hypnorum* і *B. pratorum*, перші два з яких є рідкісними для Карпатського регіону загалом, то цикл розвитку їх колоній на цих висотах, як правило, завершується наприкінці липня, і на час дослідження вони були представлені лише декількома самцями. Таким чином, фуражні преференції цих видів в даному біоценозі залишились нез'ясованими. Якщо взяти до уваги довжину хоботків двох каст вищезгаданих видів (табл. 2), перші два з яких є середньохоботковими, а два останніх – короткохоботковими, то можна передбачити місце, яке б вони могли займати у біоценозі (трофічні ніші) протягом розвитку своїх колоній. Як відомо, джмелі-зозулі (підрид *Psithyrus*) не фуражують для гніздових потреб, а лише годуються на квітках, обираючи зазвичай відкритий тип квітки з легким доступом до кормового ресурсу, як наприклад у складноцвітих [7]. В досліджуваному угрупованні виявлено 4 види пситирів, лише самців у незначній кількості. Чисельно переважали *B. (Ps.) barbutellus* і *B. (Ps.) campestris*, що є інквілінами *B. hortorum* і *B. pascuorum* відповідно [4, 7], причому траплялись в тих самих мікробіотопах, що і їх господарі.

#### Співіснування і конкуренція

Порівняльні дослідження фауни джмелів у деяких регіонах Північної і Центральної Європи і Північної Америки показали, що загальна кількість видів на кожній з територій коливалась від 8 до 15. Два або три найчисленніші види зазвичай складають більше половини всіх особин, а 4 найбільш численних – до 80%. На всіх територіях відмічена тенденція співіснування кількох численних і великої кількості нечисленних видів [8, 18].

Д. Іноуе [9], а пізніше Г. Пайк [20], вивчаючи угруповання джмелів, виявили, що співіснуючі види представлені коротко-, середньо- і довгохоботковими джмелями (хоча б одним видом з кожної групи) і в деяких випадках короткохоботковим “грабіжником” нектару. Причому в одному угрупованні можуть траплятись декілька видів з однієї хоботкової групи. В будь-якому біоценозі джмелі розподіляють

квіткові ресурси на основі співвідношення між довжиною хоботка і глибиною трубочки віночка наявних квіток. У цьому співвідношенні, на думку Д. Іноуе [11], як хоботок так і трубочка віночка квітки можуть розглядатись в одному вимірі. Приймаючи довжину хоботка як індикатор утилізації ресурсів, автор пояснює згадану вище подібність у видовій структурі угруповання конкуренцією. Багато європейських угруповань налічують 6-7 співіснуючих видів. Це, очевидно, обумовлено тим, що міжвидова конкуренція зменшується завдяки гетерогенності середовища існування джмелів, і види з мінімальною різницею, або без неї, у довжині хоботків можуть співіснувати в одному угрупованні [22, 23].

Переважає більшість видів джмелів є політрофними комахами, і протягом сезону використовують 15-20 видів рослин [7, 12, 23], в окремий період концентруючи свої фуражувальні зусилля на декількох, які в просторі або в часі є найбільш прибутковими<sup>1</sup> для них. Протягом окремих періодів угруповання може покладатись на добування пилку і нектару з одного виду рослин, як це трапляється на початку сезону, або кожен вид має свій власний кормовий ресурс, як це буває в середині сезону. Різниця у довжині хоботків по відношенню до глибин трубочок віночків може служити механізмом розподілу по нішах. В свою чергу, динаміка ресурсів може тимчасово сприяти видам з довгим, середнім або коротким хоботком.

А. Брайан [6] називає чотири найважливіші фактори, які можуть впливати на вибір квітки джмелями: 1) глибина трубочки віночка квітки; 2) продукування квіткою нектару одночасно з пилком; 3) перенасичення локалітету комахами; 4) взаємодія між видами. Причому, на думку цього автора, взаємодія всіх чотирьох факторів між собою є також важливою. Але основним морфологічним параметром, що визначає вибір квітки, залишається довжина хоботка джмеля.

Перекривання трофічних ніш зменшується із збільшенням різниць у довжинах хоботків [8]. Адаптивна еволюція ротового апарату джмелів по відношенню до різних квіток в різних частинах ареалів окремих видів джмелів очевидно спричинює ареальні відхилення довжин хоботків в межах виду. Особливо це виявляється в ізолюваних популяціях гірських територій, проте слабка ізоляція нівелює значні відхилення [18]. Внаслідок міжвидового і кастового поліморфізму існує значна різниця в розмірах джмелів, а в межах виду довжина хоботка позитивно корелює з розмірами тіла особини. Відносні розміри робочих і самців (у порівнянні з самками) відмінні у різних видів. В крайніх випадках видові середні значення довжин хоботків у робочих і самців можуть відрізнятись на 25% від таких у самок [18]. Хоботки самців в середньому коротші, ніж у робочих.

В таблиці 2 наведено середні значення довжин хоботків джмелів за авторами, які, очевидно, досліджували географічно різні популяції окремих видів. Нами використані ці значення для морфологічної класифікації видів джмелів даного угруповання, із залученням особисто зроблених вимірів хоботків лише у пійманих екземплярів *B. gerstaeckeri*.

Біоценотичний розподіл видів визначається також біотопічними гніздовими перевагами окремих видів, які вивчались багатьма авторами. Так, німецький дослідник В. Рейніг [24] розрізняє 3 основні групи джмелів по відношенню до типів

<sup>1</sup> термін використовується як прийнятний переклад англійського терміну "reward" – винагорода, тобто прибуток, який фуражуючий джмель одержує з квітки з врахуванням відшкодувань на витрачену енергію.

оселищ, яким вони надають перевагу, а саме: лісову, лісової межі (або узлісся) і відкритого простору. Однак автор зауважує, що більшість видів має досить широкі біотопічні преференції, при тому, що одні види є більш стенойкними, ніж інші. Крім того, такі біотопічні преференції можуть бути різними у популяцій, існуючих в різних частинах видових ареалів. В Українських Карпатах два довгохоботкові види *B. gerstaeckeri* і *B. hortorum* оселяються на межі ліс – відкритий простір; короткохоботковий найчисленніший *B. lucorum* є еврийкним; два таксономічно близькі види *B. pratorum* і *B. hypnorum* є стенойкними стосовно лісу, фуражуючи в середньогір'ї переважно на узліссі; середньохоботковий *B. pascuorum*, який згідно деяких європейських авторів [7, 18] є еврийкним, в регіоні приурочений до узлісь і заростей чагарників; *B. ruderarius* притаманний відкритим просторам з куртинами чагарникової рослинності; середньохоботкові види *B. distinguendus* і *B. subterraneus* трапляються лише на великих відкритих просторах.

Квіткові і оселищні преферендуми очевидно є найважливішими адаптаціями, що уможливають співіснування різних видів джмелів. Добовий міжвидовий розподіл є несуттєвим, але сезонний розподіл більш чітко виражений, оскільки існує видова різниця у пробудженні з гібернації навесні. Так, найбільш ранні види з'являються на кілька тижнів швидше від найпізніших, а довгохоботкові види зазвичай з'являються пізніше за короткохоботкових [4]. Подібним чином існують видові різниці в сезонному розподілі робочих, самців та молодих самок. Зміни в кормових ресурсах, розмірах колоній та інших видових біономічних характеристик можуть спричинювати зміну фуражувального локалітету і викликати перекривання ніш.

Таким чином, біотопічні преференції, оліголектичне фуражування і сезонні зміни безперечно також впливають і на розподіл ресурсів між видами. Більш того, збір пилку, і "грабування" нектару більш-менш незалежні від довжини хоботка [6, 10, 18, 22]. Отже, довжиною хоботка не можна оперувати як єдиною екологічною характеристикою виду [10, 18].

В угрупованні джмелів, яке досліджували на початку серпня, спостерігалось зменшення міжвидової конкуренції за рахунок гетерогенності і багатства кормової флори. Як видно з таблиці 1, всі види включно з інквілінами відвідували першорядну медоносну рослину *Betonica officinalis*, яка зростала великими куртинами в багатьох мікробіотопах. Велика чисельність декількох різнохоботкових видів спостерігалась на конюшині і волошці, які також траплялись по всій площі луки. При цьому, оліголектичний вид *B. gerstaeckeri* поза конкуренцією займав свою власну трофічну нішу.

### Висновки

В результаті дослідження угруповання джмелів у типовому лучному біоценозі середньогір'я Українських Карпат була виявлена наступна структурно-функціональна модель його існування: 1) угруповання складається з трьох груп морфологічно різних видів, а саме довго-, середньо- і короткохоботкової; за умови низького рівня видової різноманітності угруповання, єдиним представником першої з них, як правило, є *B. hortorum*, другої – *B. pascuorum*, а третьої – *B. lucorum*, який одночасно може бути і "грабіжником" нектару; 2) видова різноманітність угруповання позитивно корелює з розмірами території, яку займає біоценоз, її



ландшафтною гетерогенністю та з гетерогенністю кормових ресурсів. Така модель угруповання обумовлена наявністю стабільних взаємозв'язків між рослинністю, що забезпечує кормові потреби існуючих колоній джмелів для успішної репродукції генеративного покоління, і запилювачами, кількість і різноманітність яких забезпечують достатній обмін генетичним матеріалом для утворення повноцінного насіння антофільними рослинами. Важливо відмітити, що в даному біоценозі, поряд із звичайними видами, існує низка рідкісних стенобіонтів, а саме: *B. gerstaeckeri*, *B. distinguendus*, *B. subterraneus*. Помірне антропогенне навантаження, яке виявляється в поступовому викошуванні окремих ділянок луки, сприятливо позначається на якісному і кількісному складі угруповання джмелів, що відмічають також інші дослідники в аналогічних біоценозах [12].

1. Коендар В. І., Манівчук Ю. В. Медоноси Карпат. – Ужгород: Вид-во “Карпати”. – 1975. – 175 с.
2. Коновалова І.Б. Фауна джмелів (*Hymenoptera, Apoidea, Bombinae*) Українських Карпат і Закарпаття та проблеми її збереження // Гори і люди (у контексті сталого розвитку): Матеріали міжнар. конф. 14-18 жовтня 2002 р. – Рахів, 2002. – Т.2. – С. 327-331.
3. Коновалова І. Б. Висотний розподіл джмелів (*Hymenoptera: Apidae, Bombinae*) в Українських Карпатах та нові фауністичні знахідки // VI з'їзд Укр. ент. тов. (Біла Церква, 8-11 вер., 2003 р.). – Ніжин, 2003. – С. 52-53.
4. Alford D. V. Bumblebees. - London: Davis-Poynter, 1975. – 352 p.
5. Banaszak J. Trzmielę Polski. – Bydgoszcz: Wyzsza Szkola Pedagogiczna, 1993. – 158 s.
6. Brian A. D. Differences in the flowers visited by four species of bumblebees and their causes // J. Animal Ecol. – 1957. – 26. – P. 71-96.
7. Dylewska M. Nasze trzmieli. – Karniowice: Ośrodek Doradz. Roln., 1996. – 256 s.
8. Hanski I. Structure in bumblebee communities // Ann. Zool. Fenn. – 1982. – 19. – P. 319-326.
9. Inouye D. Species structure of bumblebee communities in North America and Europe // The role of arthropods in forest ecosystems. – New York, 1977. – P. 35-40.
10. Inouye D. W. Resource partitioning in bumblebees: experimental studies of foraging behavior // Ecology. – 1978. – 59. – P. 672-678.
11. Inouye D. W. The effect of proboscis and corolla tube lengths on pattern and rates of flower visitation by bumblebees // Oecologia. – 1980. – 45. – P. 197-201.
12. Kosior A., Płonka P., Witkowski Z. Zgrupowania trzmielowatych (*Bombini, Apidae*) w wybranych zbiorowiskach roślinnych Pienin // Ochrona Przyrody. – 1999. – 56. – S. 91-107.
13. Laverty T. M. The flower-visiting behavior of bumble bees: floral complexity and learning // Canadian Journal of Zoology. – 1980. – 58, №7. – P. 1324-1335.
14. Løken A. Studies on Scandinavian bumblebees (*Hymenoptera, Apidae*) // Norsk Ent. Tidskr. 1973. – 20. – P. 1-218.
15. Lundberg H., Ranta E. Habitat and food utilization in a subarctic bumblebee community // Oikos. – 1980. – 35. – P. 303-310.
16. May J. Čmeláci v ČSR, jejich bionomie, chov a hospodářský význam. – Praha: Českoslov. Akad. Zěmēdel. Věd, 1959. – 161 s.
17. Michener C. D. Tribe *Bombini* // The bees of the world. – Baltimore: The J. Hopkins Univ. Press, 2000. – P. 761-869.
18. Pekkarinen A. Resource partitioning and coexistence in bumblebees (*Hymenoptera, Bombinae*) // Annales Entomologici Fennici. - 1984. – 50. – P. 97-107.
19. Pyke G. H. Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants // Oecologia. – 1978. – 36. – P. 281-293.

20. Pyke G. H. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure // *Ecology*. – 1982. – 63. – P. 555-573.
21. Ranta E. Foraging differences in bumblebees // *Annales Entomologici Fennici*. – 1983. – 49. – P. 17-22.
22. Ranta E., Lundberg H. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length // *Oikos*. – 1980. – 35. – P. 298-302.
23. Ranta E., Lundberg H., Teräs I. Pattern of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities // *Oikos*. – 1981. – 36. – P. 1-11.
24. Reinig W. F. Ökologische Studien an mittel- und südost-europäischen Hummeln (*Bombus Latr.*, 1802) (Hym., Apidae) // *Mitt. Münchner Ent. Ges.* – 1972. – 60. – S. 1-56.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів