

УДК 595.798:591.563

© А. В. Фатерыга

СТРОЕНИЕ ГНЕЗД ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ОС РОДА EUODYNERUS DALLA TORRE (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE)

[A. V. FATERYGA. NEST STRUCTURE IN THE FOUR SPECIES OF THE WASP GENUS EUODYNERUS DALLA TORRE (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE)]

Euodynerus Dalla Torre, 1904 — обширный род одиночных складчато-крыльих ос подсем. Eumeninae, распространенный преимущественно в Голарктическом царстве; несколько видов его обитает в Центральной Америке, на Карибских о-вах, а также в Афrotропической и Ориентальной областях (Buck et al., 2008). Голарктическая фауна насчитывает не менее 80 видов. Согласно Дж. Карпентеру (Carpenter, 1986) в состав рода входят 2 подрода — *Pareuodynerus* Blüthgen, 1938 и *Euodynerus* s. str. В Палеарктике, по данным Курзенко (1995), обитает 12 видов подрода *Pareuodynerus* и 35 видов подрода *Euodynerus* s. str. Подавляющее большинство палеарктических видов рода распространено в пределах области Древнего Средиземья, только 3 вида — *Eu. (P.) quadriasciatus* (Fabricius, 1793), *Eu. (P.) notatus* (Jurine, 1807) и типовой вид рода *Eu. (Eu.) dantici* (Rossi, 1790) — встречаются от Атлантического до Тихого океана.

Степень изученности гнездовой биологии видов рода *Euodynerus* различна. Часть видов изучена довольно хорошо, для некоторых видов имеются отрывочные сведения, в основном о субстрате гнездования и объектах охоты, многие виды остаются полностью неизученными. Подавляющее большинство видов, в том числе все изученные представители подрода *Pareuodynerus*, гнездятся в готовых полостях: ходах насекомых-ксилофагов, полых стеблях растений, искусственных гнездовых конструкциях. Наиболее полно изучена биология гнездования североамериканского вида *Eu. (Pareuodynerus) foraminatus* (de Saussure, 1853) (Rau, 1932; Medler, 1964; Krombein, 1967). Из европейских видов сведения о гнездовой биологии имеются для *Eu. notatus* (см.: Blüthgen, 1961), *Eu. quadriasciatus* (Iwata, 1938; Blüthgen, 1961), а также *Eu. (Pareuodynerus) posticus* (Herrich-Schaeffer, 1841) (Blüthgen, 1951; Фатерыга, 2012). Среди видов номинативного подрода большая часть также гнездится в готовых полостях. Наиболее подробно изучена гнездовая биология *Eu. dantici*. Гнезда этого вида, как и у представителей подрода *Pareuodynerus*, состоят из последовательного ряда ячеек, разделенных поперечными перегородками из земляной замазки (Iwata, 1938; Blüthgen, 1961). Для многих видов обоих подродов *Euodynerus* также характерно квартирантство — устройство гнезд в покинутых пустых гнездах и ячейках других видов ос и пчел, например *Megachile (Chalicodoma) parietina* (Geoffroy, 1785) (Blüthgen, 1961). Гнездо североамериканского вида *Euodynerus auranus* (Cameron, 1906) было обнаружено в брошенном гнезде осы рода *Bembix* (Hymenoptera, Crabronidae) в песчаной почве (Evans, 1977). Несколько неарктиче-

ских представителей рода гнездятся в самостоятельно изготавливаемых норках в почве; один из них, *Euodynerus annulatus* (Say, 1824), выстраивает у входа в гнездо земляную трубку, частично разбираемую при запечатывании гнезда (Isely, 1913; Evans, 1956).

Цель настоящей работы — изучить и сравнить особенности строения гнезд 4 видов рода *Euodynerus*. Биология *Eu. quadrifasciatus* и *Eu. dantici* изучалась ранее (см. выше), сведения о гнездовании *Eu. (Eu.) disconotatus* (Lichtenstein, 1884) и *Eu. (Eu.) velutinus* Blüthgen, 1951 приводятся впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в Крыму в 2002—2010 гг. Большая часть гнезд была получена из конструкций, которые изготавливались из пучков стеблей тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Stend., установленных между камнями, на стенах и под крышами строений и в отверстиях глинистых обрывов, либо закапывались в виде отдельных стеблей в вертикальную поверхность обрывов так, чтобы отверстия их были на уровне почвы (Иванов и др., 2009). Гнезда *Eu. quadrifasciatus* были получены из конструкций, установленных среди камней на перевале между горами Северная и Южная Демерджи. Гнезда *Eu. dantici* располагались в пучках стеблей тростника, установленных между камнями, на стенах и под крышами строений в нескольких местах Крыма: в окрестностях населенных пунктов Гвардейское и Урожайное Симферопольского р-на, Вилино и Табачное Бахчисарайского р-на, Верхнесадовое на территории Севастопольского городского совета и Соленое Озеро Джанкойского р-на; часть гнезд была получена из отдельных стеблей, установленных на глинистых обрывах в Лисьей бухте в окрестностях Карадагского природного заповедника. Гнезда *Eu. disconotatus* были получены из пучков стеблей, установленных между камнями, на стенах и под крышами строений в окрестностях населенных пунктов Гвардейское, Урожайное и Марьино Симферопольского р-на, Белая Скала Белогорского р-на, Верхнесадовое территории Севастопольского городского совета, Золотое Ленинского р-на, в балке Кипчак на Тарханкутском полуострове (Черноморский р-н) и в Опукском природном заповеднике (Ленинский р-н), а также из конструкций, установленных в отверстиях глинистых обрывов в Лисьей бухте. Гнезда *Eu. velutinus* были получены из пучка стеблей, установленного в заброшенном карьере в окрестностях пос. Пушкино на южном берегу Крыма (территория Алуштинского горсовета). Несколько гнезд *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus* было найдено в естественных условиях в полостях покинутых ячеек *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) (Нутраптеры, Sphecidae) в балке Кипчак (оба вида) и Карадагском природном заповеднике (только *Eu. disconotatus*). Всего было найдено и изучено 6 гнезд *Eu. quadrifasciatus*, 29 гнезд *Eu. dantici*, 54 гнезда *Eu. disconotatus* и 4 гнезда *Eu. velutinus*.

Строение и состав гнезд изучали в лабораторных условиях в зимний период. Стебли тростника, содержащие гнезда, раскалывали на 2 части с помощью ножа; верхняя часть отделялась от стебля. Гнезда в полостях ячеек *S. destillatorium* вскрывали, последовательно отделяя слои земляной замазки. После этого на отдельном листе бумаги производили схематическую зарисовку общего вида вскрытого гнезда и расположения ячеек в гнездовой полости. На этом же листе записывались результаты промеров отдельных элементов гнезда. Оценивались следующие параметры строения и состава гнезд: диаметр и длина гнездовой полости, длина задней камеры гнезда (расстояние от dna полости до первой ячейки), длина «вестигиума» (расстояние от последней ячейки до конечной пробки гнезда), число ячеек в гнезде, длина каждой ячейки. Измерения проводились с помощью штангенциркуля и линейки. Исследовалось строение перегородок и конечных пробок гнезд и коконов ос. Предкуколок ос, извлеченных из ячеек гнезд, помещали в короткие стеклянные трубки, закрытые на обоих концах плотными ватными тампонами и снабженные этикетками с номером гнезда и ячейки. После выхода имаго определяли пол ос и указывали его на схеме разбора гнезда.

По результатам измерений рассчитывали средние показатели строения и состава гнезд, такие как диаметр и длина заселенных полостей, число ячеек в гнезде, соотношение полов, длина ячеек с самками и самцами. Для оценки числа ячеек и соотно-

шения полов в гнездах использовали данные только по полностью отстроенным гнездам, имеющим конечную пробку. Для оценки связи между длиной и диаметром ячеек, а также между длиной полости и длиной задней камеры гнезда и «вестибюля» использовали коэффициент корреляции Пирсона (Лакин, 1990). В тех случаях, когда задняя камера гнезда или «вестибюль» были разделены перегородками на несколько камер, их длина суммировалась для расчетов. Доверительный интервал показателей выборок рассчитывался для 95%-ного уровня доверительной вероятности ($p = 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гнезда всех 4 изученных видов рода *Euodynerus* состоят из ряда ячеек, разделенных поперечными перегородками. Все гнезда *Eu. quadriasciatus* располагались в полостях, слабо различавшихся по диаметру и длине (табл. 1), но несмотря на это имели довольно большой разброс по количеству ячеек — от 1 до 8. Гнезда этого вида состоят из ячеек, разделенных промежутками таким образом, что между крышкой одной ячейки и дном следующей ячейки имеется небольшое пространство. Этот промежуток в среднем

Таблица 1

Основные статистические характеристики параметров строения и состава гнезд 4 видов рода *Euodynerus* в полостях стеблей тростника

Параметр	<i>n</i>	min—max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
<i>Eu. quadriasciatus</i>			
Диаметр заселенных полостей, мм	6	6.0—7.2	6.4 ± 0.4
Длина заселенных полостей, см	6	15.4—19.2	16.6 ± 1.1
Число ячеек в гнездах	6	1—8	4.5 ± 2.2
Длина ячеек с самками, мм	14	11.5—30	17.7 ± 2.8
Длина ячеек с самцами, мм	13	9—19	12.8 ± 1.7
<i>Eu. dantici</i>			
Диаметр заселенных полостей, мм	19	6.0—10.1	8.1 ± 0.7
Длина заселенных полостей, см	19	5.5—23.6	14.3 ± 2.3
Число ячеек в гнездах	18	1—8	5.1 ± 1.0
Длина ячеек с самками, мм	39	8—29	14.6 ± 1.7
Длина ячеек с самцами, мм	35	7—20	13.6 ± 1.1
<i>Eu. disconotatus</i>			
Диаметр заселенных полостей, мм	40	4.9—9.0	6.7 ± 0.3
Длина заселенных полостей, см	40	2.2—29.8	15.9 ± 1.8
Число ячеек в гнездах	38	1—9	3.4 ± 0.6
Длина ячеек с самками, мм	38	8.5—39	18.3 ± 2.2
Длина ячеек с самцами, мм	37	6—23	14.8 ± 1.5
<i>Eu. velutinus</i>			
Диаметр заселенных полостей, мм	4	6.4—9.1	7.8 ± 1.3
Длина заселенных полостей, см	4	13.3—19.3	15.7 ± 2.6
Число ячеек в гнездах	4	2—5	3.0 ± 1.4
Длина ячеек с самками, мм	11	19—44	27.2 ± 4.5
Длина ячеек с самцами, мм	—	—	—

Примечание. *n* — объем выборки.

составляет 4.8 ± 1.4 мм, что значительно меньше длины ячеек, содержащих потомство. Между ячейками, разделенными такими промежутками, и конечной пробкой гнезда имеется пустое пространство («вестибюль» гнезда), как правило, также разделенное перегородками на несколько камер.

Euodynerus dantici устраивает гнезда в полостях стеблей тростника со значительно более широким диапазоном диаметра и длины, но число ячеек в них также варьирует от 1 до 8 (в среднем 5.1) (табл. 1). В отличие от предыдущего вида гнезда состоят из непрерывного ряда ячеек без промежутков между ними; «вестибюль» у *Eu. dantici* может отсутствовать (в 2 случаях из 16). Помимо гнезд, расположенных непосредственно в полостях стеблей тростника, были найдены гнезда в покинутых гнездах 2 видов пчел-мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae), заселивших эти полости ранее. Состоящее из одной ячейки гнездо располагалось в пустой ячейке *Megachile* sp., выстроенной из кусочков листьев; еще 7 гнезд, содержащих от 1 до 3 ячеек, располагались в пустых ячейках *Hoplitis (Alcidamea) tridentata* (Dufour et Perris, 1840) из пережеванной растительной замазки. В последнем случае во всех 7 гнездах количество ячеек ос совпадало с количеством ячеек пчел, а сами ячейки осы располагались в точности внутри ячеек гнезда пчелы. В единственном гнезде *Eu. dantici*, найденном в пустой ячейке *S. destillatorium*, содержались 2 ячейки. В целом в гнездах, расположенных в гнездах других перепончатокрылых, было гораздо меньше ячеек, чем в гнездах, расположенных в пустых стеблях тростника, — от 1 до 3 (в среднем 1.6 ± 0.5).

Гнезда *Eu. disconotatus* располагаются в полостях стеблей тростника с примерно такой же ширины диапазоном диаметров, как и у *Eu. dantici*, несколько меньшим по абсолютным значениям, что связано с меньшими размерами этого вида ос, и также в очень широком диапазоне длины (табл. 1). Число ячеек в гнездах варьирует от 1 до 9 (в среднем 3.4). Как и у предыдущего вида, гнезда состоят из непрерывного ряда ячеек без промежутков между ними (рис. 1, см. вкл. — рис. 1, 2). «Вестибюль» в гнездах *Eu. disconotatus* отсутствует гораздо чаще (13 случаев из 34), однако значительная часть гнезд (22 из 40) начинается на некотором расстоянии от dna гнездовой полости, т. е. имеется задняя камера гнезда. Часть гнезд (14 из 54) этого вида была найдена в полостях покинутых ячеек гнезд *S. destillatorium*. Эти гнезда содержат меньшее число ячеек — от 1 до 5 (в среднем 2.6 ± 0.7). Одно гнездо *Eu. disconotatus* было найдено в Лисьей бухте в отверстии, оставшемся после выхода из личинки жука-ксилофага в стволе груши *Pyrus elaeagnifolia* Pall. Это гнездо не удалось извлечь из субстрата, и оно осталось неизученным.

Гнезд *Eu. velutinus* было найдено очень мало, поэтому сведения об их строении недостаточно полные. Эти гнезда располагались в полостях стеблей тростника в относительно небольшом диапазоне диаметра и длины и содержали от 2 до 5 ячеек (табл. 1). В целом гнезда сходны по строению с гнездами 2 предыдущих видов, отличаясь лишь величиной (рис. 2, см. вкл. — рис. 1, 2), что связано с более крупными размерами ос.

На рис. 3 представлены гистограммы распределения гнездовых полостей по диаметру и длине для гнезд 2 видов — *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus* — в полостях стеблей тростника. Распределение по диаметру полостей, заселенных *Eu. dantici* (рис. 3, а), несколько асимметрично ($As = +0.20$): по-видимому, имеется некоторый необходимый минимум диаметра полости, пригодной для заселения (6—7 мм). С увеличением диаметра выше этого минимума количество случаев заселения полостей плавно уменьшается. У *Eu. disconotatus* (рис. 3, в) этого не происходит: в пределах допустимого варьирования диаметра полостей, пригодных для заселения, самки ос предпочитают полости среднего диаметра (~ 7 мм), распределение заселенных полостей по диаметру нормальное ($As = +0.07$).

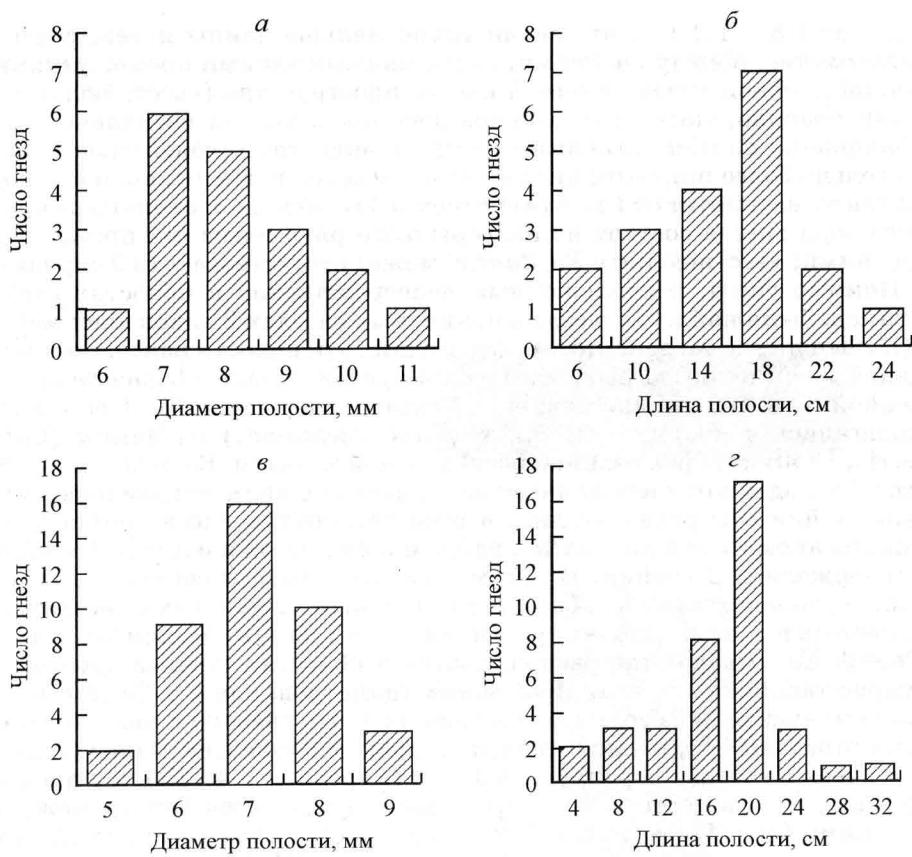


Рис. 3. Распределение гнезд *Euodynerus dantici* (*а*, *б*) и *Eu. disconotatus* (*в*, *г*) по диаметру (*а*, *в*) и длине (*б*, *г*) заселенных полостей стеблей тростника.

По оси абсцисс на рис. *а*, *в* — диаметр, на рис. *б*, *г* — длина полости, мм; по оси ординат — число гнезд.

Распределение по длине полостей, заселенных *Eu. dantici* (рис. 3, *б*) и *Eu. disconotatus* (рис. 3, *г*), приближается к нормальному, однако модальный класс у обоих видов несколько сдвинут вправо относительно средней арифметической. Вероятно, это объясняется совместным действием двух факторов: равной частотой заселения самками коротких и длинных полостей и небольшим числом очень коротких полостей, пригодных для заселения (такие полости не были изначально предоставлены осам в искусственных гнездовых конструкциях, а оставались после случаев заселения гнездовых каналов другими видами ос, если их гнезда не были достроены до конца). Однаковая частота заселения самками обоих видов коротких и длинных полостей требует пояснения. Для устройства гнезд, даже с максимальным количеством ячеек, этим видам достаточно коротких полостей с длиной до 15 см или даже меньше. В длинных полостях (длиной 15—20 см и более) гнездовой канал никогда не используется полностью и остается пустое пространство в виде задней камеры гнезда и/или «вестибюля». При этом у двух видов размещение ячеек гнезда в полостях избыточной длины происходит по-разному. У *Eu. disconotatus* «лишнее» пространство реализуется, как правило, в виде задней камеры гнезда, и даже в самых длинных полостях «вестибюль» может отсутствовать. Подтверждением этого является довольно высокий и достоверный (при $p \leq 0.01$) коэффициент корреляции между длиной заселенной гнездовой полости и длиной задней камеры гнез-

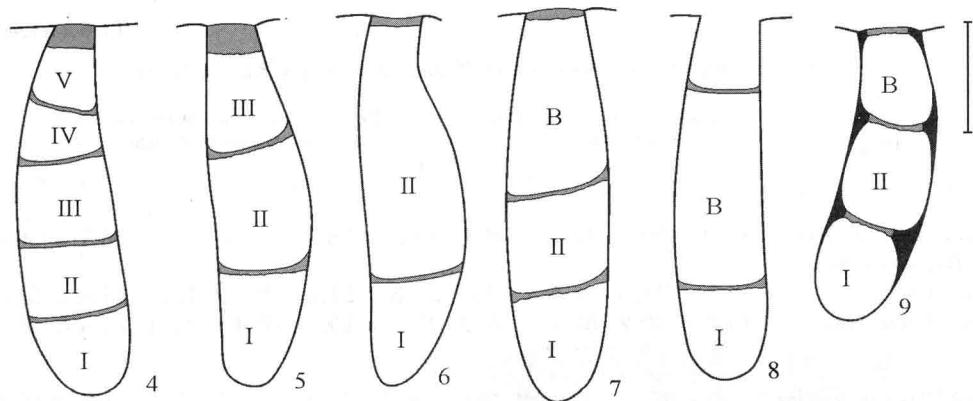


Рис. 4—9. Гнезда *Euodynerus disconotatus* в полостях пустых ячеек гнезда *Sceliphron destillatorium*.

Римскими цифрами обозначены номера ячеек, содержащих потомство. *B* — «вестибюль». Серая заливка — перегородки и конечные пробки гнезд ос, черная заливка — остатки перегородок гнезда пчелы *Hoplitis manicata*. Масштаб — 1 см.

да ($r = +0.65$) и отсутствие достоверной корреляции между длиной заселенной гнездовой полости и длиной «вестибюля» ($r = +0.15$). У *Eu. dantici* лишнее пространство используется как в виде задней камеры гнезда, так и в виде «вестибюля», связь между длиной гнездовой полости и длиной задней камеры гнезда ($r = +0.53$) и между длиной гнездовой полости и длиной «вестибюля» ($r = +0.52$) одинакова (оба коэффициента достоверны при $p \leq 0.05$).

Таким образом, оба вида предпочитают заселять короткие полости, достаточные для размещения необходимого количества гнездовых ячеек, однако способны заселять и длинные каналы, начиная гнездо на некотором расстоянии от их дна, так что оставшегося пространства хватает на закладку ячеек (*Eu. disconotatus*), или начиная гнездо на некотором расстоянии от их дна, но оставляя свободное пространство для «вестибюля» (*Eu. dantici*).

Полости покинутых ячеек гнезд *S. destillatorium*, заселенные *Eu. disconotatus*, имеют значительно меньшую длину, чем полости стеблей тростника (2.6—4.1 см, в среднем 3.2 ± 0.2 см при диаметре 7.5—10 мм, в среднем 8.8 ± 0.4 мм). Эти полости хорошо подходят для закладки гнезд данного вида, однако не позволяют вместить максимальное количество ячеек. Гнезда *Eu. disconotatus* в ячейках *S. destillatorium* не имеют задней камеры и, как правило, «вестибюля» (рис. 4—9).

Соотношение полов в гнездах *Eu. quadrifasciatus*, *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus* близко к равновесному (табл. 2), у *Eu. velutinus* были обнаружены только гнезда, содержащие самок, что, очевидно, связано с недостаточным объемом выборки. Для первых 3 видов при близком общем соотношении полов обнаружена тенденция к их различному распределению по отдельным гнездам. У *Eu. quadrifasciatus* большая часть гнезд содержала потомство обоих полов, меньшая часть — только самок. Гнезда, содержащие только самцов, не были обнаружены, вероятно, также в связи с недостаточным объемом выборки. Для *Eu. dantici* характерны гнезда, содержащие потомство обоих полов или только самок; гнезда, содержащие самцов, встречаются редко. У *Eu. disconotatus* гнезда всех 3 типов встречаются примерно в равном соотношении. При этом гнезда, содержащие самок, располагаются в полостях стеблей тростника несколько большего диаметра (6.9 ± 0.4 мм), чем у полостей, содержащих гнезда самцов (6.4 ± 0.3 мм). Кроме того, обнаружена небольшая недостоверная корреляция диаметра заселенных полостей с количеством самок в гнезде ($r = +0.30$) и с их долей ($r = +0.35$), и достовер-

Таблица 2

Соотношение полов в гнездах 3 видов ос рода *Euodynerus*

Вид	Доля ячеек с самками и самцами, %		Доля гнезд с самками, самцами и особями обоих полов, %		
	♀	♂	♀	♂	♀ и ♂
<i>Euodynerus quadrifasciatus</i>	51.9 ± 56.7	48.1 ± 56.7	33.3 ± 58.6	—	66.7 ± 58.6
<i>Eu. dantici</i>	54.5 ± 21.6	45.5 ± 21.6	43.5 ± 21.5	8.7 ± 12.2	47.8 ± 21.7
<i>Eu. disconotatus</i>	46.8 ± 22.2	53.2 ± 22.2	27.3 ± 19.8	36.4 ± 21.4	36.4 ± 21.4

ная (при $p \leq 0.05$) корреляция диаметра заселенных полостей с количеством самцов в гнезде ($r = -0.49$). Таким образом, можно заключить, что для закладки ячеек с самками осы *Eu. disconotatus* в целом предпочитают более широкие полости, чем для закладки ячеек с самцами.

Ячейки 4 изученных видов рода *Euodynerus* являются неполнокомпонентными, т. е. не имеют боковых стенок (Иванов, Фатерыга, 2007). В гнездах *Eu. quadrifasciatus* из всех возможных конструктивных элементов ячейки (дно, стенки и крышка) имеются два — дно и крышка ячейки. Дно ячейки представляет собой массивную перегородку, выпуклую снаружи и вогнутую, разглаженную, часто размазанную по стенкам стебля тростника изнутри. Крышка ячейки представлена перегородкой другого типа: она плоская с обеих сторон и гораздо более тонкая (рис. 10). Между крышкой одной ячейки и дном следующей практически всегда остается небольшой пустой промежуток (см. выше). В гнездах *Eu. dantici* из всех конструктивных элементов ячейки имеется только дно. Поскольку промежутков между ячейками у этого вида нет, крышку ячейки заменяет сходное по строению дно следующей ячейки (рис. 11). Ячейки гнезд *Eu. disconotatus* в общих чертах сходны с ячейками *Eu. dantici*, за исключением того, что перегородки у этого вида более тонкие (рис. 12). В гнездах *Eu. velutinus*, напротив, перегородки более массивные (рис. 13).

Характер и размер различий в длине ячеек с самцами и самками у изученных видов неодинаков. В гнездах *Eu. quadrifasciatus* ячейки с самками почти в 1.5 раза длиннее ячеек с самцами (табл. 1), и в целом у этого вида ячейки более или менее удлиненные (рис. 10). У *Eu. dantici* ячейки в среднем значительно более короткие и широкие (рис. 11); при большем среднем диаметре заселяемых полостей длина ячеек с самками существенно меньше и лишь немногого отличается от длины ячеек с самцами (табл. 1). Для *Eu. dantici* также характерны заимствованные ячейки. В гнездах, расположенных в покинутых старых гнездах пчел, ячейки располагаются в пределах ячеек, отстроенных пчелами, так, что дно ячейки совпадает с остатками дна ячеек пчел (представляет собой достроенную или восстановленную после выхода пчел перегородку), а крышки ячеек (дно следующих ячеек) совпадают с крышками ячеек пчел. Подобная картина была обнаружена и в одном гнезде, отстроенном в старом гнезде этого же вида, — перегородки старого гнезда в нем также были восстановлены. У *Eu. disconotatus* ячейки часто более удлиненные (рис. 12), чем у *Eu. dantici*, однако характеризуются очень большой изменчивостью длины (табл. 1). Длина ячеек с самками у этого вида существенно (но в меньшей степени, чем у *Eu. quadrifasciatus*) превышает длину ячеек с самцами. В полостях покинутых ячеек *S. destillatorium* ячейки *Eu. disconotatus* короче и шире (рис. 4—9). Таким образом, самки ос экономят пространство при закладке гнезд в коротких полостях, в то же время в длинных полостях могут закладывать ячейки неоправданно большой дли-

Таблица 3

Связь длины ячеек в гнездах 4 видов ос рода *Euodynerus* с диаметром полости в стебле тростника

Вид	Ячейки с самками			Ячейки с самцами		
	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
<i>Euodynerus quadrifasciatus</i>	14	-0.30	—	13	+0.21	—
<i>Eu. dantici</i>	39	-0.69	≤0.01	35	-0.34	≤0.05
<i>Eu. disconotatus</i>	38	-0.49	≤0.01	37	-0.18	—
<i>Eu. velutinus</i>	11	-0.78	≤0.01	—	—	—

Примечание. *n* — объем выборки; *r* — коэффициент корреляции Пирсона; *p* — достоверность коэффициента корреляции.

ны. Более того, у *Eu. disconotatus* также встречаются заимствованные ячейки, перегородки которых совпадают с остатками перегородок исходного заселенного гнезда. Такие ячейки были обнаружены в гнезде, расположенным в ячейке *S. destillatorium*, заселенной до этого пчелой *Hoplitis (Hoplitis) manicata* Morice, 1901 (Hymenoptera, Megachilidae) (рис. 9). У *Eu. velutinus* ячейки с самками имеют очень большую длину (табл. 1) несмотря на то, что закладываются в довольно широких полостях (рис. 13).

У *Eu. quadrifasciatus* не наблюдается достоверной связи между длиной ячеек и диаметром заселенной гнездовой полости (табл. 3). В то же время у *Eu. dantici* длина ячеек с самками достоверно зависит от диаметра гнездовой полости (табл. 3) — в более широких полостях самки ос закладывают ячейки меньшей длины, чем в узких. Для ячеек с самцами эта связь не столь сильная, но также существует. Таким образом, самки *Eu. dantici* способны экономить пространство гнездовой полости, закладывая более короткие ячейки в широких полостях. У *Eu. disconotatus* связь длины ячеек с диаметром полости более слабая и достоверна только для ячеек с самками (табл. 3). У *Eu. velutinus*, как и у *Eu. dantici*, связь длины ячеек с самками с диаметром полости очень сильная.

Коконы 4 изученных видов *Euodynerus* также имеют различное строение. У *Eu. quadrifasciatus* и *Eu. dantici* наружный слой кокона покрывает всю внутреннюю полость ячейки, при этом у первого вида он состоит из 2 или 3 слоев (рис. 10), а у второго — всегда из 2 (рис. 11). Наружный слой плотно облегает внутреннюю полость ячейки, лишь иногда отстает от нее в местах, где собраны экскременты жертв и остатки пищи (рис. 11), которые могут располагаться также между первым и вторым слоями (рис. 10). Внутренний слой более или менее соответствует размерам предкуколки. У *Eu. disconotatus* (рис. 12) и *Eu. velutinus* (рис. 13) коконы имеют иное строение. Наружный слой, повторяющий форму внутренней полости ячейки, имеется только на дне и крышке ячейки и прилегающих участках боковых стенок; центральная часть боковых стенок ячейки (т. е. стенок внутренней полости стебля тростника), как правило, остается не покрытой коконом. Однако в гнездах, расположенных в ячейках *S. destillatorium*, кокон покрывает все стенки ячейки. Внутренний слой у этих видов имеется только в области крышки ячейки; между внутренним и наружным слоями располагаются экскременты жертв и остатки пищи. Предкуколки ос располагаются в ячейках свободно, вокруг них имеется обширное пустое пространство. Экскременты личинок ос (меконий) у всех видов находятся внутри кокона.

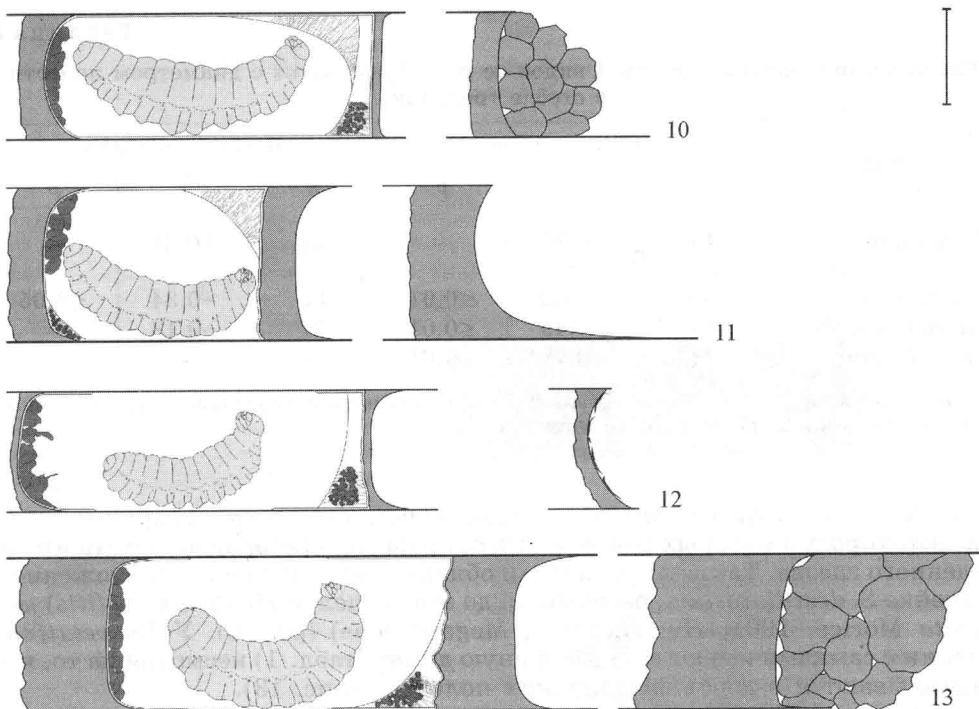


Рис. 10—13. Строение ячеек и конечных пробок гнезд четырех видов ос рода *Euodynerus* в полостях стеблей тростника.

10 — *Euodynerus quadrifasciatus*, 11 — *Eu. dantici*, 12 — *Eu. disconotatus*, 13 — *Eu. velutinus*.
Масштаб — 5 мм.

Конечные пробки гнезд ос рода *Euodynerus* могут быть двух основных типов. Первый тип характерен для *Eu. dantici* (рис. 11) и *Eu. disconotatus* (рис. 12), у которых пробки по строению сходны с перегородками (дном) ячеек. Иногда они могут быть такой же толщины, как перегородки, иногда толще их. У *Eu. disconotatus* наружная поверхность конечной пробки может быть покрыта приклеенными к ней самкой осы кусочками пленки (рис. 12), выстилающей внутреннюю полость стебля тростника или коконов ос и пчел своего либо других видов в том случае, если гнездо построено в другом старом покинутом гнезде. Впрочем, такое покрытие наружной стороны конечной пробки может и отсутствовать. Второй тип строения конечных пробок характерен для *Eu. quadrifasciatus* (рис. 10) и *Eu. velutinus* (рис. 13). Они состоят из двух частей, первая из которых по строению аналогична дну ячеек, а вторая состоит из неплотно подогнанных комочков земляной замазки, образующих ажурный узор.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди 4 изученных видов ос рода *Euodynerus* гнезда *Eu. quadrifasciatus*, относящегося к подроду *Pareuodynerus*, заметно отличаются от гнезд 3 других видов, относящихся к подроду *Euodynerus* s. str., наличием промежутков между ячейками и особым, отличным от дна строением крышек. Такой план строения гнезд, по-видимому, характерен для всех представителей подрода *Pareuodynerus*. Он известен у *Eu. foraminatus* (Medler, 1964) и других

неарктических видов (Krombein, 1967), а также (Фатерыга, 2012) у палеарктического *Eu. posticus*. В соответствии с гипотезой о происхождении видов ос-эвменин, строящих неполнокомпонентные ячейки из пластических материалов в готовых полостях, от видов, строящих полнокомпонентные ячейки (Иванов, Фатерыга, 2007), способ постройки ячеек с дифференцированными дном и крышкой (разделенными промежутком) более примитивен, чем характерное для подрода *Euodynerus* s. str. строительство ячеек без промежутков, когда разделяющие их перегородки образованы дном ячеек. Для близкого к *Euodynerus* вида *Syneuodynerus egregius* (Herrich-Schaeffer, 1839) также характерно строительство ячеек, каждая из которых имеет собственные дно и крышку, однако в этом случае они не разделены промежутком, а слиты в единую двойную перегородку (Иванов, Фатерыга, 2006). Таким образом, предки рода *Syneuodynerus* Blüthgen, 1951 и подрода *Pareuodynerus* рода *Euodynerus*, вероятно, имели один исходный способ устройства ячеек, по-разному измененный в ходе эволюции этих двух таксонов.

Осы *Eu. quadrifasciatus* строят гнезда с довольно большим количеством ячеек, длина которых не зависит от диаметра заселенных гнездовых полостей. По мнению автора, это связано с boreальным распространением этого вида. Как и у большинства представителей подрода *Pareuodynerus*, эволюция гнездостроительных инстинктов *Eu. quadrifasciatus* протекала в условиях лесных экосистем и гнездования в ходах насекомых-ксилофагов, которые часто имеют большую длину и постоянный диаметр. Эти обстоятельства привели к формированию инстинкта закладки большого количества ячеек в гнездах и не благоприятствовали развитию способности экономии длины гнездового канала путем закладки более коротких ячеек в более широких полостях. Интересным аргументом в пользу этой гипотезы является тот факт, что в гнездах одного из немногих видов подрода *Pareuodynerus* со средиземноморским распространением, *Eu. posticus*, закладывается гораздо меньшее число ячеек [в среднем 2.6 ± 0.2 (Фатерыга, 2012)]. Развитие гнездостроительных инстинктов *Eu. posticus* проходило в условиях аридного климата, не благоприятствующего развитию древесной растительности и соответственно предполагающего наличие меньшего числа пригодных для гнездования длинных полостей ходов насекомых-ксилофагов.

Гнездостроительные инстинкты представителей подрода *Euodynerus* s. str. можно оценить как более специализированные благодаря вторичной утрате дифференциации перегородок их гнезд на дно и крышку ячейки и переходу некоторых видов к гнездованию в самостоятельно выкапываемых норках в почве с изготавлением гнездовой трубы (Isely, 1913; Evans, 1956). По мнению автора, на развитие гнездостроительных инстинктов этого подрода очень сильное влияние оказало квартирантство — заселение покинутых ячеек старых гнезд других видов ос и пчел. Большинство представителей *Euodynerus* s. str., по крайней мере в Палеарктике, распространено в Средиземноморье. Вероятно, их эволюция протекала в условиях недостатка подходящих гнездовых полостей в растительном субстрате. Это способствовало развитию инстинктов заселения гнезд других перепончатокрылых, располагающихся в земле, как например у *Eu. auranus* (Evans, 1977), или надземных гнезд, подобных гнездам ос рода *Sceliphron* и пчел подрода *Chalicodoma* рода *Megachile* (у *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus*). Несмотря на сходство в строении гнезд двух последних видов, есть отличие между их гнездостроительными инстинктами, обусловленное, по мнению автора, различиями в особенностях их перехода к квартирантству. Длина ячеек в гнездах *Eu. dantici* обратно пропорциональна диаметру гнездовой полости. Несмотря на то, что самки этого вида часто строят «займствованные» ячейки, они не утратили способности оценивать минимальную длину ячеек, необходимую для успешного развития потомства, а также длину полости гнезда,

необходимую для размещения определенного количества ячеек и «вестибюля».

Гнездостроительные инстинкты *Eu. disconotatus* можно считать результатом более глубокой специализации в направлении развития квартирантства. В отличие от предыдущего вида для него более характерно не заимствование отдельных ячеек внутри чужих гнезд, а занятие более длинных ячеек других видов, способных вместить все гнездо. Это проявляется в отсутствии «вестибюля» в длинных полостях искусственных гнездовых конструкций и превращении их в функционально короткие (начало строительства первой ячейки на расстоянии до 4/5 длины полости от ее дна). Вторая особенность строения гнезд *Eu. disconotatus*, связанная с усилением специализации в направлении развития квартирантства, — менее тесная связь длины ячеек с диаметром полости. Вероятно, самки этого вида адаптированы к заселению гнезд определенного вида хозяев, ячейки которых имеют более или менее строго фиксированный диаметр. Заселение полостей постоянного диаметра, с которым связано четкое предпочтение самками стеблей тростника средних диаметров, не характерное для *Eu. dantici*, не способствует закреплению умения оценивать необходимую длину ячеек в зависимости от диаметра имеющейся полости. Еще одна закономерность — закладка ячеек с самками в более широких полостях, чем ячеек с самцами, — находит объяснение в том, что ячейки занимаемых самками *Eu. disconotatus* чужих гнезд также могут быть 2 видов: более широкие — с самками и более узкие — с самцами. С описанным выше предполагаемым типом квартирантства, вероятно, связано также появление очень длинных ячеек (до 4 см) в полостях созданных гнездовых конструкций. Возможно, самки, приступающие к гнездованию, каким-то образом заранее оценивают количество ячеек, которые будут заложены в гнезде, необходимую для них длину гнездового канала и расстояние, на которое следует отступить от дна полости, чтобы оставшаяся его часть равнялась этой длине. Впоследствии, если будет заложено меньшее количество ячеек, например в связи с ухудшением кормовой базы, при условии, что самка будет стремиться заполнить ячейками всё оставшееся пространство, не оставляя места для «вестибюля», длина ячеек будет больше предполагаемой. В пользу этой гипотезы свидетельствует обнаружение гнезд с короткой первой ячейкой и очень длинной второй ячейкой в полостях ячеек *S. destillatorium* (рис. 9). Таким образом, для *Eu. disconotatus* характерно непостоянство длины ячейки, зависящей помимо прочего от общей длины гнездовой полости.

Строение конечных пробок гнезд *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus*, по мнению автора, также связано с адаптацией к квартирантству. Отсутствие наружной части пробки из неплотно подогнанных комочков земляной замазки у этих видов объясняется простой экономией места в заимствованных ячейках, а также тем, что такая пробка была бы более заметной для паразитов на поверхности заимствованного гнезда, например такого, как *S. destillatorium*. Ажурная пробка гнезда *Eu. quadrifasciatus*, как и у *Eu. velutinus*, напротив, хорошо маскирует вход в гнездо на фоне коры дерева в случае заселения ходов насекомых-ксилофагов.

Таким образом, несмотря на сходный общий план строения гнезд *Eu. quadrifasciatus*, *Eu. dantici*, *Eu. disconotatus* и *Eu. velutinus* (последовательный ряд неполнокомпонентных ячеек в готовых полостях, заканчивающийся конечной пробкой), каждому из этих видов присущи свои характерные черты строения гнезд, определенно связанные с особенностями пройденного ими эволюционного пути развития гнездостроительных инстинктов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен С. П. Иванову и В. Ю. Жидкову (Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского) за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биология гнездования одиночной складчатокрылой осы *Syneuodynerus egregius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму // Вестн. зоологии. 2006. Т. 40, № 4. С. 341—349.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В. Параллелизмы в развитии гнездостроительных инстинктов одиночных пчел и ос (Hymenoptera: Megachilidae, Megachilinae; Vespidae, Eumeninae) // Расницын А. П., Гохман В. Е. (ред.). Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: Товарищ. науч. изд. КМК, 2007. С. 205—218.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Жидков В. Ю. Использование гнезд-ловушек и ульев Фабра для изучения фауны и биологии гнездования одиночных видов ос и пчел (Hymenoptera: Aculeata) в Карадагском природном заповеднике // Гаевская А. В., Морозова Л. А. (ред.). Карадаг — 2009. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. С. 215—222.
- Курзенко Н. В. Семейство Vespidae — Складчатокрылые осы // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4: Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. СПб.: Наука, 1995. Часть 1. С. 295—324.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Фатерыга А. В. Строение гнезд четырех видов одиночных ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) // Зоол. журн. 2012. Т. 91, № 510. С. 1199–1209.
- Blüthgen P. Zur Brutbiologie von *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (H.-Sch.) (*innumerabilis* [Sss.]) (Hym., Vespidae, Eumeninae) // Anz. Schadlingsk. 1951. Bd 24, H. 10. S. 153—154.
- Blüthgen P. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptoptera) // Abh. Deutsch. Akad. Wissenschaft. Berlin. Klas. Chem. Geol. Biol. 1961. N 2. S. 1—252.
- Buck M., Marshall S. A., Cheung D. K. B. Identification atlas of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of the northeastern Nearctic region // Canad. J. Arthropod Ident. 2008. N 5. P. 1—492.
- Carpenter J. M. A synonymic generic checklist of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) // Psyche. 1986. Vol. 93, N 1—2. P. 61—90.
- Evans H. E. Notes on the biology of four species of ground-nesting Vespidae // Proc. Entomol. Soc. Washington. 1956. Vol. 58, N 5. P. 265—270.
- Evans H. E. Observations on the nests and prey of eumenid wasps (Hymenoptera, Eumenidae) // Psyche. 1977. Vol. 84, N 3—4. P. 255—259.
- Isely D. The biology of some Kansas Eumenidae // Univ. Kansas Sci. Bull. 1913. Vol. 8. P. 233—309.
- Iwata K. Habits of eight species of Eumeninae (Rhynchium, Lionotus, and Symmorphus) in Japan // Mushi. 1938. Vol. 11. P. 110—132.
- Krombein K. V. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. Washington: Smithsonian Press, 1967. vi + 570 p.
- Medler J. T. Biology of *Rygchium foraminatum* in trap-nests in Wisconsin // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1964. Vol. 57, N 1. P. 56—60.
- Rau P. The relation of the size of the cell to the sex of the wasp in *Odynerus foraminatus* Sauss. (Hymenoptera: Vespidae) // Entomol. News. 1932. Vol. 43, N 5. P. 119—121.

Никитский ботанический сад —
Национальный научный центр, Ялта;
Таврический национальный университет
им. В. И. Вернадского, Симферополь,
Украина.

Поступила 12 I 2012.

SUMMARY

The comparative analysis of the main parameters of the nest structure and composition in *Euodynerus quadrifasciatus*, *Eu. dantici*, *Eu. disconotatus* and *Eu. velutinus* in Crimea is given. Nests of all studied species had been obtained from trap-nests made from reed stems; the nests of *Eu. dantici* and *Eu. disconotatus* had been additionally obtained from the abandoned cells of the nests of *Sceliphron destillatorium*. The nests of *Eu. quadrifasciatus* consist of consecutive row of cells each cell having its own bottom and lid with empty space between them; the nests of three other species consist of uninterrupted row of cells without spaces, partitions in these nests are built as cell bottoms. The data on diameter and length of nest cavities occupied by studied species, number of cells in nests, sex ratio and length of the cells with females and males are reported. The correlations between the length of the cells and the diameter of the occupied cavities and between the length of the rear empty nest space and vestibule and the length of occupied nest cavity of the studied species have been analysed. The structure of cocoons and final nest plugs of the studied species have been described. The difference of the evolution of nest building instincts in the members of the subgenera *Pareuodynerus* и *Euodynerus* s. str. and the role of the adaptation to the nest tenantry in the evolution of nest building instincts of *Eu. dantici* and *Eu. disconotatus* have been discussed.

Сравнительный анализ основных параметров строения и композиции гнезд вида *Euodynerus quadrifasciatus*, *Eu. dantici*, *Eu. disconotatus* и *Eu. velutinus* в Крыму. Гнезда всех исследованных видов были получены из ловушечных гнезд, сделанных из стеблей рогоза; гнезда *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus* были дополнительно получены из заброшенных ячеек гнезд *Sceliphron destillatorium*. Гнезда *Eu. quadrifasciatus* состоят из последовательного ряда ячеек, каждая из которых имеет свою дно и крышу с пустым пространством между ними; гнезда трех других видов состоят из непрерывного ряда ячеек без промежутков, разделенных в этих гнездах как дном ячейки. Данные о диаметре и длине полостей гнезд, занятых изученными видами, количестве ячеек в гнездах, соотношении полов и длине ячеек с самками и самцами представлены. Установлены корреляции между длиной ячеек и диаметром занятых полостей, а также между длиной заднего пустого пространства гнезда и вестибулем и длиной занятой полости гнезда исследуемых видов. Описана структура коконов и конечных пробок гнезд изученных видов. Показано различие в эволюции инстинктов построения гнезд у членов подродов *Pareuodynerus* и *Euodynerus* s. str. и роль адаптации к гнездовой тенантности в эволюции инстинктов построения гнезд видов *Eu. dantici* и *Eu. disconotatus*.