

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2011

вып. XXII

УДК 595.797 (591.4)

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ РОЮЩИХ ОС ПОДСЕМЕЙСТВА BEMBICINAE (HYMENOPTERA, CRABRONIDAE)

П.Г. Немков

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток.
E-mail: nemkov@ibss.dvo.ru

Приводится обзор морфологических особенностей роющих ос подсемейства Bembicinae, основанный на изучении обширного коллекционного материала. Сравнение признаков генерализованных и продвинутых родов позволило выявить две эволюционные тенденции: во-первых, постепенное удлинение ротовых органов, позволяющее имаго питаться на цветках с длинным венчиком, а во-вторых, приобретение осами более обтекаемой каплевидной формы тела, приспособленной к быстрому полету.

Bembicinae – второе по числу видов (после Crabroninae) подсемейство роющих ос (Crabronidae), насчитывающее в современной фауне 1710 видов из 81 рода (Pulawski, 2010). Кроме того, к этому подсемейству относятся один ископаемый род *Biamogorytes* Nemkov, 1990 и три ископаемых вида: *B. handlirschi* Nemkov, 1990 (верхний олигоцен), *Gorytes archoryctes* (Cockerell, 1922) (эоцен) и *Psammaecius sepultus* (Cockerell, 1906) (нижний олигоцен). Осы подсемейства Bembicinae встречаются на всех континентах, но их наибольшее таксономическое разнообразие отмечено в Палеарктической, Неарктической и Неотропической областях (Bohart, Menke, 1976).

Осы подсемейства Bembicinae гнездятся в земле, роют неглубокие норки с одной или несколькими ячейками в конце главного хода. Охотятся на различных насекомых, главным образом на прямокрылых, равнокрылых и двукрылых. Добыча парализуется уколами жала в нервные узлы и помещается в гнездо в качестве корма для личинок. Отдельные роды являются первичными клептопаразитами в гнездах других роющих ос.

Особенности морфологии роющих ос подсемейства Bembicinae ранее специально не изучались, но в некоторых работах (Handlirsch, 1887-1895, Bohart,

Menke, 1976, Bohart, 2000, Nemkov, Ohl, 2011) затрагивались отдельные стороны этого вопроса.

Материалом для работы послужили коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета (Москва), Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), Института зоологии НАН Казахстана (Алматы), Калифорнийской академии наук (Сан-Франциско), Музея энтомологии Бохарта (Дэвис) и др. Изучены представители почти всех родов *Bembicinae*. В работе использована терминология Бохарта и Менке (Bohart, Menke, 1976).

ПОДСЕМЕЙСТВО ВЕМБИЦИНАЕ LATREILLE, 1802

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

Подсемейство включает трибы *Alyssontini*, *Nyssonini* и *Bembicini*, последняя состоит из восьми подтриб (Nemkov, Ohl, 2011).

Триба *Alyssontini* Dalla Torre, 1897

Состав: *Alysson* Panzer, 1806, *Analysson* Krombein, 1985, *Didineis* Wesmael, 1852.

Триба *Nyssonini* Latreille, 1804

Состав: *Acanthostethus* Smith, 1869, *Antomartinezius* Fritz, 1955, *Brachystegus* A. Costa, 1859, *Cresson* Pate, 1938, *Epinysson* Pate, 1935, *Foxia* Ashmead, 1898, *Hovanysson* Arnold, 1945, *Hyponysson* Cresson, 1882, *Idionysson* Pate, 1940, *Losada* Pate, 1940, *Metanysson* Ashmead, 1899, *Neonysson* Bohart, 1968, *Nippononysson* Yasumatsu et Maidl, 1936, *Nursea* Cameron, 1902, *Nysson* Latreille, 1802, *Perisson* Pate, 1938, *Zanysson* Rohwer, 1921.

Триба *Bembicini* Latreille, 1802

Подтриба *Heliocausina* Handlirsch, 1925

Состав: *Acanthocausus* Fritz et Toro, 1977, *Heliocausus* Kohl, 1892, *Tiguiipa* Fritz et Toro, 1976.

Подтриба *Exeirina* Dalla Torre, 1897

Состав: *Argogorytes* Ashmead, 1899, *Clitemnestra* Spinola, 1851, *Exeirus* Shuckard, 1838, *Neogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976, *Olgia* Radoszkowski, 1877, *Paraphilanthus* Vardy, 1995.

Подтриба *Gorytina* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845

Состав: *Afrogorytes* Menke, 1967, *Allogorytes* Bohart, 2000, *Arigorytes* Rohwer, 1912, *Aroliagorytes* Bohart, 2000, *Austrogorytes* Bohart, 1967, †*Biamogorytes* Nemkov, 1990, *Eogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976, *Epigorytes* Bohart, 2000, *Gorytes* Latreille, 1805, *Hapalomellinus* Ashmead, 1899, *Harpactostigma* Ashmead, 1899, *Harpactus* Shuckard, 1837, *Hoplisoides* Gribodo, 1884, *Lestiphorus* Lepeletier

de Saint Fargeau, 1832, *Leurogorytes* Bohart, 2000, *Liogorytes* Bohart, 1967, *Megistommum* W. Schulz, 1906, *Oryttus* Spinola, 1836, *Psammaecius* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832, *Psammaletes* Pate, 1936, *Sagenista* Bohart, 1967, *Saygorytes* Nemkov, 2007, *Stenogorytes* Schrottky, 1911, *Stethogorytes* Bohart, 2000, *Tretogorytes* Bohart, 2000, *Trichogorytes* Rohwer, 1912, *Xerogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976.

Подтриба *Spheciina* Nemkov et Ohl, 2011

Состав: *Ammatomus* A. Costa, 1859, *Kohlia* Handlirsch, 1895, *Sphecius* Dahlbom, 1843, *Tanyoprymnus* Cameron, 1905.

Подтриба *Handlirschiina* Nemkov et Lelej, 1996

Состав: *Handlirschia* Kohl, 1897, *Pterygorytes* Bohart, 1967.

Подтриба *Stizina* A. Costa, 1859

Состав: *Bembecinus* A. Costa, 1859, *Stizoides* Guérin-Méneville, 1844, *Stizus* Latreille, 1802.

Подтриба *Stictiellina* Bohart et Horning, 1971

Состав: *Chilostictia* Gillaspay, 1983, *Glenostictia* Gillaspay in Gillaspay, Evans, Lin, 1962, *Microstictia* Gillaspay, 1963, *Steniolia* Say, 1837, *Stictiella* J. Parker, 1917, *Xerostictia* Gillaspay, 1963.

Подтриба *Bembicina* Latreille, 1802

Состав: *Bembix* Fabricius, 1775, *Bicyrtes* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845, *Carlobembix* Willink, 1958, *Editha* J. Parker, 1929, *Hemidula* Burmeister, 1874, *Microbembex* Patton, 1979, *Rubrica* J. Parker, 1929, *Selman* J. Parker, 1929, *Stictia* Illiger, 1807, *Trichostictia* J. Parker, 1929, *Zyzzyx* Pate, 1837.

Предполагаемые филогенетические отношения между трибами и подтрибами (Nemkov, Ohl, 2011) представлены на рис. 1. Принято считать (Bohart, Menke, 1976 и др.), что представители подтриб *Stictiellina* и *Bembicina* являются наиболее продвинутыми среди *Bembicinae*, а *Spheciina*, *Handlirschiina* и *Stizina* – это переходные группы между генерализованными и продвинутыми таксонами подсемейства.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Стройные или коренастые осы. Длина тела 5–40 мм, хотя большинство видов имеют средние размеры – 10–20 мм. Окраска разнообразная, от полностью темной до светлой, но обычно темная со светлыми пятнами и перевязями. Крылья, как правило, прозрачные, у отдельных видов сильно затемненные. Опушение редкое, не скрывающее скульптуру, за исключением *Trichogorytes*, тело которого покрыто очень густыми волосками.

Голова

Голова гипогнатическая, если смотреть спереди – округлая, сверху – широко поперечная, уже груди, но шире переднеспинки.

Лоб занимает большую часть передней поверхности головы. Снизу он ограничен наличником, с боков – внутренними краями глаз, сверху – теменем, передняя граница которого условно проходит на уровне переднего глазка. Размеры и форма лба у разных родов и даже видов в пределах одного рода (например, *Gorytes*) сильно варьируют в зависимости от формы внутренних краев глаз. Продольная лобная линия, если имеется, в виде тонкой бороздки. Налобник хорошо выражен. Усиковые ямки расположены в нижней части лба вплотную к верхнему краю наличника или на некотором расстоянии от него, иногда значительном.

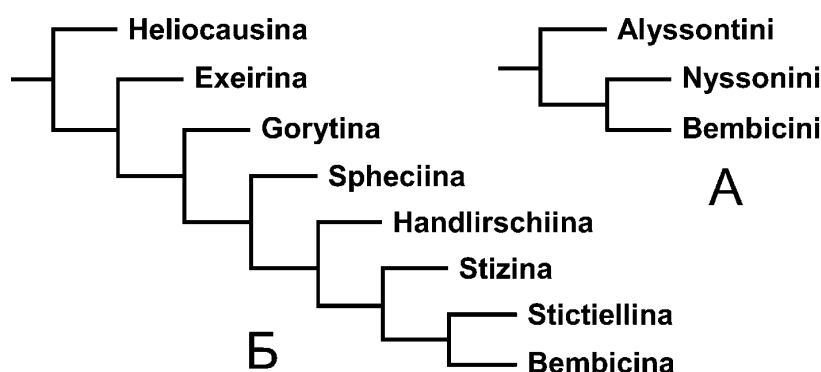


Рис. 1. Кладограммы триб подсем. Vembicinae (А) и подтриб трибы Vembicini (Б).

Темя обычно выпуклое или уплощенное, у *Heliocausina*, *Stictiellina* и *Vembicina* с более или менее глубокими боковыми вдавлениями.

Виски (см. сбоку) довольно узкие, не шире глаза. Окципитальный киль не замкнутый в кольцо, подковообразный. Щеки низкие, не выше ширины основания мандибулы. Мандибулярные гнезда открытые.

Глаза крупные. Их внутренние края без вырезки, сходятся книзу или приблизительно параллельные, кроме *Heliocausina*, у которых они явственно сходятся кверху.

Глазки хорошо развитые, у *Heliocausina*, *Stictiellina* и *Vembicina* в той или иной степени деформированные.

Наличник простой, не разделенный на среднюю и боковые лопасти продольными перегибами, более или менее выпуклый, иногда с тупым продольным килем в верхней части. Его передний край посередине прямой, выпуклый или вогнутый, без сильных вырезок и зубцов (у некоторых *Nysson* есть пара небольших бугорков).

Верхняя губа у генерализованных родов короткая и малозаметная. У *Spheciina*, *Handlirschiina* и *Stizina* она заметно выступающая, длиной приблизительно в половину своей ширины. А у *Stictiellina* и *Vembicina* верхняя губа необычайно удлиненная, не короче, а у некоторых родов значительно длиннее своей ширины. В обычном состоянии она подогнута под грудь и не мешает движению осы.

Мандибулы без вырезки на внутреннем крае, на вершине однозубые, у некоторых родов с одним или несколькими преапикальными зубцами.

Лабимаксиллярный комплекс короткий, за исключением *Stictiellina* и *Bembicina*, у которых он удлинён пропорционально необычайно длинной верхней губе. Щупиковая формула обычно 6–4, но у некоторых родов *Stictiellina* и *Bembicina* она редуцированная до 5–3, 4–2, 3–2, 3–1.

Усики 12-члениковые у самок и 13-члениковые у самцов. Жгутик усика обычно нитевидный, слабо утолщающийся к вершине, реже (у *Ammatomus* и *Tanypromtus*) булабовидный. У самцов некоторых родов базальные и медиальные членики жгутика с тилоидами, а апикальные – модифицированные, с различными выступами и вырезками.

Грудь (мезосома)

Грудь, как и у других жалящих перепончатокрылых, включает в себя помимо трех истинных грудных сегментов (передне-, средне- и заднегруды) еще и первый брюшной сегмент, получивший название промежуточного, или проподоума.

Переднегрудь состоит из переднеспинки (пронотума), задняя часть которой образует поперечный валик (воротничок), проплевр, к которым снизу причленяются тазики передних ног, и сильно редуцированного простернума, представленного маленькой четырехлучевой пластинкой у основания передних тазиков. Воротничок переднеспинки у генерализованных родов сравнительно толстый, сверху округленный, отделенный от щита среднеспинки поперечным вдавлением, у продвинутых – довольно тонкий, сверху заостренный, плотно прижатый к щиту.

Среднегрудь состоит из среднеспинки (мезонотума) и среднегрудки, которая, в связи с редукцией стернита, образована только мезоплеврами. Низ среднегруды с углублением для тазиков передних ног. Средние тазики причленяются в задней части низа среднегруды.

Среднеспинка состоит из щита (скутума) и щитика (скутеллюма). По краям боковых поверхностей щита и щитика имеются углубления, к которым причленяются крылья. Щит хорошо развитый. Адмедиальные борозды обычно разделены широким промежутком, но у *Afrogorytes* и *Stictiellina* они тесно сближенные. Косой киль имеется у всех, кроме *Alyssontini*, *Heliocausina* и *Exeirina*. Аксиллы маленькие (кроме *Saygorytes*). Тегулы небольшие, чешуйковидные. Передний скутеллярный шов у многих генерализованных родов ямчатый, у остальных – гладкий. У самок *Neogorytes*, большинства *Argogorytes* и некоторых *Spheci* в центре щитика имеется небольшая, густо опушенная ямка, которая предположительно выполняет сенсорные функции. У *Spheciina*, *Stizina*, *Stictiellina* и *Bembicina* задний край щитика образует тонкий пластинчатый вырост, закрывающий задний скутеллярный шов и достигающий заднеспинки.

Мезоплевры более или менее выпуклые. Омаулюс есть у всех родов, кроме *Handlirschiina*, *Stictiellina*, *Bembicina*, некоторых *Heliocausina* (*Acanthocausus*, *Heliocausus*), *Gorytina* (*Hapalomellinus*, *Psammaecius*) и *Spheciina* (*Ammatomus*). Субомаулюс развит только у *Nyssonini* и *Psammaecius*. Ацетабулярный киль

есть у Nyssonini, Exeirina (кроме *Clitemnestra*, *Exeirus*, *Olgia*), Gorytina (кроме *Aroliagorytes*, *Austrogorytes*, *Lestiphorus*, *Liogorytes*, *Orytus*, *Psammaecius* и некоторых видов *Gorytes*) и *Spheci*us. Эпистернальный шов имеется (кроме Nyssonini, *Allogorytes*, *Handlirschia*, *Bembecinus*), причем у большинства генерализованных родов он идет сверху вниз почти вертикально, а у продвинутых – загибается кзади, к мезоплевре и сливается с задним остатком скробального шва. Стернаулюсы есть только у Gorytina (кроме *Trichogorytes*, некоторых видов *Gorytes* и *Lestiphorus*).

Заднегрудь развита значительно слабее остальных отделов груди. Она состоит из заднеспинки (метанотума) и заднегрудки, образованной метаплеврами слившимися с метастернумом. Метанотум имеет форму узкого, немного изогнутого четырехугольника. Метаплевры более или менее сужаются книзу или с приблизительно параллельными боковыми краями, только у *Afrogorytes* они расширяются книзу.

Срединное поле промежуточного сегмента, или метапостнотум, морфологически относится к заднегрудки, но функционально является частью проподоума, плотно срастаясь с ним. Обычно оно треугольное, реже полуэллиптическое, у большинства генерализованных родов ограничено глубокой бороздой, у продвинутых – тонким швом.

Промежуточный сегмент (проподоум) – истинный 1-й сегмент брюшка, слившийся с грудью, представлен видоизмененным тергитом. Спиракулярная борозда имеется у многих генерализованных родов, а у продвинутых родов она отсутствует. У *Handlirschia*, *Bembecinus* и *Bicyrtes* задняя поверхность вдавленная, у остальных родов она уплощенная или выпуклая. Заднебоковые углы проподоума у Alyssontini, Nyssonini (кроме *Nippononysson*) и *Heliocausina* с более или менее развитыми зубцами.

Крылья

Крылья хорошо развитые. Стигма у генерализованных родов средних размеров, а у *Handlirschiina*, *Stizina*, *Stictiellina* и *Bembicina* маленькая, короче диаметра переднего глазка. Субмаргинальных ячеек три, кроме некоторых родов Nyssonini, у которых 1-я и 2-я (*Acanthostethus*, *Metanysson*, *Nippononysson*, *Nursea*) или 2-я и 3-я (*Huponysson*) ячейки слитые. У продвинутых родов 1-я субмаргинальная ячейка заметно шире, чем у генерализованных. У Alyssontini, большинства родов Nyssonini, *Exeirus* и отдельных видов *Bembecinus* 2-я субмаргинальная стебельчатая. Обе возвратные жилки, как правило, впадают во 2-ю субмаргинальную ячейку, кроме отдельных представителей Alyssontini, Nyssonini и *Clitemnestra*. Югальная лопасть заднего крыла обычно довольно крупная, за исключением *Austrogorytes* и некоторых видов *Gorytes*, у которых она заметно меньше тегулы.

Ноги

Ноги немодифицированные или слабо модифицированные, состоят из таза, вертлуга, бедра, голени и 5-члениковой лапки с аролием и парой простых коготков на вершине последнего членика. У самок многих генерализованных

родов аролии передних (реже, передних и средних) ног заметно увеличенные по сравнению с аролиями остальных ног. Лапки передних ног самок с гребнем более или менее длинных щетинок, кроме *Nyssonini*, *Argogorytes* и *Neogorytes*. Средние голени обычно с двумя шпорами, но у некоторых родов и видов одна или обе шпоры отсутствуют. У *Alyssontini* и некоторых *Nyssonini* вершина задних бедер снаружи с небольшой ложкообразной лопастью.

Брюшко (метасома)

Брюшко подвижно сочленено с грудью, с шестью видимыми сегментами у самок и семью у самцов, за исключением *Hoplisoides*, *Liogorytes* и некоторых видов *Gorytes*, у самцов которых 7-й сегмент скрыт под 6-м. У продвинутых родов брюшко сидячее, а стебельчатое брюшко имеют отдельные представители генерализованных родов. На 2-м стерните самцов встречаются различные выступы: поперечный киль у *Helioscausina*, продольный медиальный вырост у *Steniolia*, *Rubrica* и некоторых видов *Glenostictia*, *Bembix* и *Microbembex*, пара субапикальных зубцов у *Chilostictia* и отдельных видов *Stictiella*. Стридуляционный орган обнаружен на 3-м стерните у самцов и самок некоторых видов *Paraphilanthus*, *Gorytes*, *Oryttus*, *Ammatomus*, *Tanyoprymnus* и *Pterygorytes*, однако этот вопрос требует дальнейшего изучения. У самцов *Allogorytes* и *Arigorytes* 3–5-й стерниты покрыты очень густыми короткими волосками, а у самцов *Argogorytes*, *Neogorytes*, *Olgia*, *Eogorytes*, *Xerogorytes* и некоторых видов *Gorytes* – с перевязью из отстоящих щетинок по заднему краю. У самок генерализованных родов 6-й тергит с пигидиальным полем разнообразной формы, а у продвинутых родов оно слабо выражено или отсутствует. У самцов различных родов 8-й стернит на вершине простой или с одним, двумя или тремя зубцами. Гениталии самцов с вольселлой разделенной на куспис и дигитус у всех родов, кроме *Alyssontini*, *Nyssonini* и *Ammatomus*.

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

Если проследить изменения морфологических признаков от генерализованных к продвинутым родам, можно обнаружить две отчетливых эволюционных тенденции.

Во-первых, удлинение верхней губы и лабиомаксиллярного комплекса, особенно выраженное в подтрибах *Stictiellina* и *Bembicina*. Удлинение ротовых органов у продвинутых родов позволяет им расширить спектр кормовых растений имаго за счет использования цветков с глубоким венчиком, нектарники которых недоступны для короткоязычковых ос.

Во-вторых, приобретение продвинутыми родами более обтекаемой каплевидной формы тела, приспособленной к быстрому полету. Этому способствуют ряд морфологических изменений: подгибающаяся под грудь верхняя губа, укороченные виски, тонкий воротничок переднеспинки, позволяющей голове плотно прижиматься к груди, пластинчатый вырост заднего края щитика, прикрывающий задний скутеллярный шов, отсутствие большинства швов и килей на мезоплеврах и скробальной борозды на промежуточном сегменте,

сидячее брюшко с широким основанием, плавно сужающееся к вершине, и сглаженная скульптура тела. Уменьшение размера птеростигмы и увеличение ширины 1-й субмаргинальной ячейки, следствием чего является смещение 2-й и 3-й субмаргинальных ячеек к вершине крыла, вероятно также являются приспособлениями к быстрому полету.

Изменчивость прочих признаков, таких как форма глаз и глазков, наличие зубцов на внутреннем крае мандибул, число члеников лабиальных и максиллярных щупиков, модификация члеников жгутика, длина и густота гребня щетинок на передних лапках, форма пигидиального поля и др., очевидно не имеет эволюционной направленности.

Благодарности

Автор искренне признателен А.С. Лелею за ценные замечания. Работа выполнена при поддержке грантов Президиума ДВО РАН № 09-III-A-06-174 и № 09-I-П23-09.

ЛИТЕРАТУРА

- Bohart R.M.* A review of Gorytini in the Neotropical Region (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicinae) // Contributions on Entomology, International. 2000. Vol. 4. P. 111–259.
- Bohart R.M., Menke A.S.* Sphecid Wasps of the World. A generic revision. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, 1976. 695 p.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1887. Bd 95. S. 246–421, Taf. I–V.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen II // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1888a. Bd 96. S. 219–311, Taf. I–II.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen III // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1888b. Bd 97. S. 316–565, Taf. I–III.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen IV // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1889. Bd 98. S. 440–517, Taf. I–II.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen V // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1890. Bd 99. S. 77–166, pl. I.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen VI // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1892. Bd 101. S. 25–205, Taf. I–III.
- Handlirsch A.* Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen VII. (Schluss) // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1893. Bd 102. S. 657–942, Taf. I–VII.
- Handlirsch A.* Nachträge und Schlusswort zur Monographie der mit *Nysson* und *Bembex* verwandten Grabwespen // Sitz. math.-nat. Cl. kais. Akad. Wiss. (Abth. I). 1895. Bd 104. S. 801–1079, Taf. I–II.
- Nemkov P.G., Ohl M.* A cladistic analysis and reclassification of the tribe Bembicini (Hymenoptera: Crabronidae: Bembicinae) // Zootaxa. 2011. No 2801. P. 27–47.
- Pulawski W.J.* Catalog of Sphecidae sensu lato. California Academy of Sciences, Golden Gate Park, San Francisco, California, USA. 2010 Available from: http://research.calacademy.org/ent/catalog_sphecidae/ (accessed 9 November 2010).

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE DIGGER WASPS OF THE
SUBFAMILY BEMBICINAE (HYMENOPTERA, CRABRONIDAE)

P.G. Nemkov

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy
of Sciences, Vladivostok, Russia

The review of morphological features of digger wasps of the subfamily Bembicinae based on the study of vast collection materials is given. A comparison of characters of generalized and advanced genera allow to recognize two evolutionary trends: firstly, the gradual mouthparts lengthening which permit to imago in feeding on long-corona flowers, and secondly, the obtaining by wasps of streamline drop-shaped body form adapted to fast flight.