

УДК 595.798:591.563 (477.75)

© 2004 г. С. П. ИВАНОВ, А. В. ФАТЕРЫГА

БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ *ANCISTROCERUS NIGRICORNIS* (CURTIS, 1826) (HYMENOPTERA: VESPIDAE: EUMENINAE) В КРЫМУ

Подсемейство одиночных складчатокрылых ос-эуменин (Eumeninae) — самое крупное в семействе веспид (Vespidae). Оно включает около 9 000 видов из более чем 200 родов (Курзенко, 1995). Процветание эуменин обеспечивается их высокой приспособленностью к среде обитания, экологической пластичностью, исключительным разнообразием гнездового поведения. Осы-эуменины строят гнёзда всех основных типов, располагая их в виде свободных ячеек на поверхности субстрата, в земляных норках или в готовых полостях (Курзенко, 1980). Эти особенности делают ос-эуменин привлекательными объектами изучения. Исследования в области биологии ос-эуменин охватывают целый ряд различных аспектов. Традиционно внимание уделяется стациальной приуроченности видов, их трофическим связям, фенологии и суточной активности (Blüthgen, 1961; Moczar, 1974; Haeseler, 1978, 1998; Schljachtenok, Gusenleitner, 1996). Классические исследования Ж. А. Фабра положили начало изучению инстинктов ос, лежащих в основе охотничьих и строительных навыков (Малышев, 1911; 1952; Аренс, 1924; Smith, 1978; Brooke, 1981; Cowan, 1983; Godfrey, Hilton, 1983; Mander, 1999; Амолин, Иванов, 2002). Осуществляются попытки выявить систему спаривания отдельных видов и механизмы регуляции соотношения полов в потомстве (Smith, Alcock, 1980; Brooke, 1981; Godfrey, Hilton, 1983; Longair, 1981). С практической точки зрения большой интерес представляют работы по привлечению ос в искусственные гнездовые конструкции (Малышев, 1952; Казенас, 1976; Мариковская, 1982; Godfrey, Hilton, 1983; Мариковская, Есенбекова, Казенас, 2001).

Для ос рода *Ancistrocerus* Wesmael 1836 характерны все три вышеперечисленных типа гнездования (Курзенко, 1980), однако большинство видов сооружают линейные гнёзда в готовых полостях. Несмотря на широкое распространение этого рода и относительно высокую встречаемость многих видов, сведения об их биологии носят отрывочный характер. Известны данные о биотопическом распределении представителей этого рода (Haeseler, 1978; Schljachtenok, Gusenleitner, 1996), трофических связей отдельных видов (Haeseler, 1998), краткие описания строения гнёзд (Казенас, 1982; Godfrey, Hilton, 1983), а также сведения о видовой (а чаще родовой) принадлежности жертв (Blüthgen, 1961). По литературным данным (Малышев, 1911; Blüthgen, 1961; Schneider, Leclercq, 1987) *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis 1826) строит линейные гнёзда в различных полостях в древесине, камнях, металле, в сухих стеблях растений, в сотах медоносной пчелы и в искусственных гнездовых конструкциях. В Центральной Европе этот вид в течение сезона даёт два поколения; зимуют оплодотворенные самки (Blüthgen, 1961). Детальное изучение особенностей гнездования этого вида не проводилось.

Цель настоящей работы — изучить особенности гнездования одиночной складчатокрылой осы *A. nigricornis*, включая закономерности строения и состава гнёзд, а также установить характер распространения вида в Крыму, фенологию и трофические связи.

Объекты и методика исследований. Распространение, относительная численность и фенология лёта *A. nigricornis* оценивались по результатам анализа коллекционных сборов авторов, фондовой коллекции Таврического национального университета им. В. И. Вернадского, а также некоторых частных коллекций. Всего было изучено 158 экземпляров ос этого вида, собранных в Крыму с 1950 по 2003 год.

Наблюдения за гнездованием ос проводились в южном пригороде Симферополя в мае 2003 года. Гнездящиеся самки *A. nigricornis* были замечены во время просмотра ульев Фабра. Ульи предназначались для разведения диких пчел *Osmia rufa* (L.) и представляли собой компактные пучки стеблей тростника, связанные между собой и укрепленные на высоте 1 м над землей под кронами деревьев. Ульи были выставлены в старом полузаброшенном саду, площадью 1 га, в котором произрастали, в основном, черешневые и вишнёвые деревья 30-летнего возраста. В процессе наблюдений проводилась запись времени вылетов и прилётов самок, отмечалась цель каждого вылета, фиксировались изменения погоды.

По мере того как гнёзда запечатывались самками, они извлекались из ульев и вскрывались. Вскрытые гнёзда зарисовывались, измерялись и разбирались на ячейки; отдельные элементы гнёзд взвешивались. Измерения производились с помощью линейки и штангенциркуля, взвешивание — на торсионных весах. В гнёздах, содержащих яйца и провизию, подсчитывалось число жертв в каждой ячейке, производились измерения размеров яиц, наблюдения за развитием потомства и за временем выплода ос. Промеры яиц осуществлялись с помощью мерной линейки бинокля МБС-9.

Определение ос производилось по таблицам В. И. Тобиаса и Н. В. Курзенко (1978), Н. В. Курзенко (1995) и Й. Гузенляйтнера (Gusenleitner, 1995). Строение, состав гнёзд и наблюдения за ходом развития потомства проведены на 18 гнёздах, извлеченных из ульев Фабра и гнёзд-ловушек, установленных в различных пунктах Крыма. 9 гнёзд не вскрывались и были использованы для оценки возможности повторного заселения ульев. Следует отметить, что в 2003 году в Крыму наблюдалось необычно активное заселение гнёзд-ловушек и ульев Фабра самками ос *A. nigricornis* первого поколения. В этот год удалось собрать 27 гнёзд данного вида, что в несколько раз больше, чем за весь предыдущий 10-летний период наблюдений.

Распространение, численность и сезонная активность вида.

A. nigricornis — широко распространённый палеарктический вид. Его ареал включает Европу, Ближний Восток (до Ирана), Северную Африку, Восточную Азию (Gusenleitner, 1995). В Украине он отмечен в лесостепной зоне (Ларионов, Сенчило, 2000) и Харьковской области (Амолин, 2002). В пределах Крыма, по нашим данным, распространён по всей горной зоне, включая предгорную лесостепь, горные леса северного и южного макросклонов, яйлы и Южный берег Крыма. Кроме того, этот вид зарегистрирован в одном из пунктов северной части степного Крыма (2 ♀♀, Раздольненский район, с. Кропоткино, 12.05.1977, С. П. Иванов). Приурочен к лесным стациям, также встречается в зелёной зоне городов и на территориях поселений сельского типа. Массовый вид. По численности занимает первое место среди прочих крымских видов рода *Ancistrocerus*.

Осы *A. nigricornis* появляются в природе раньше всех остальных представителей подсемейства Eumeninae. Уже с первых чисел апреля на цветках тёрна, яблони, груши и других растений семейства Rosaceae можно встретить отдельных самок, численность которых достигает максимума к началу мая. Отсутствие самцов в этот период позволяет предположить, что лёт этого вида начинают перезимовавшие и уже оплодотворенные осенью самки последнего поколения предыдущего года. Это предположение подтверждают данные фенограммы лёта *A. nigricornis* в Крыму (рис. 1). Из фенограммы следует, что в течение одного сезона в Крыму летают самки четырёх и самцы трёх поколений этого вида. Последнее поколение самок на фенограмме представлено небольшим числом экземпляров, поскольку их лёт продолжается недолго, и после копуляции с самцами они сразу уходят на зимовку. Малочисленность (по сравнению с самками) самцов в сборах и отсутствие самцов в период, соответствующий лёту второго поколения самок, на фенограмме, по-видимому, объясняется особенностями методики их сбора. Отлов самцов в природе в основном проводился на цветущей растительности, в то время как самок — еще и у источников воды. Реальное соотношение полов *A. nigricornis* в природе, видимо, приближается к равновесному, о чём свидетельствуют наши данные (они приведены ниже), полученные по результатам вскрытия гнёзд.

Своеобразной особенностью лёта *A. nigricornis* в Крыму является то, что самки первого (перезимовавшего) поколения встречаются по всей территории распространения этого вида на полуострове, а самки второго, третьего и четвёртого поколений, период гнездования которых приходится на тёплое и сухое время года, встречаются только в более-менее мезофитных стациях. По этой причине *A. nigricornis* с конца мая почти полностью исчезает из некоторых районов Крыма. Так, например, осы второго и последующих поколений не отмечены нами в предгорной части Симферопольского района, в районе Ялты, в природном заповеднике «Мыс Мартьян», в Карадагском природном заповеднике, хотя осы первого поколения в данных пунктах встречаются регулярно и довольно часто. Исчезая из вышеперечисленных пунктов, *A. nigricornis* продолжает встречаться до конца лета в Ялтинском горно-лесном заповеднике (ущелье Уч-Кош, Ялтинская яйла, склоны горы Лапата), в горах по руслу реки Биюк-Карасу (Белогорский район) и других подобных местах. Возможно, что сезонное перераспределение ос *A. nigricornis* в пределах территорий предгорного и горного Крыма лишь опосредованно связано с микроклиматическими условиями стаций. Действительная причина — поиск самками второго поколения биотопов с достаточной плотностью гусениц, необходимых для выкармливания личинок.

Мобильность самок в ходе выбора места гнездования и ориентация их в первую очередь на поиск мест, богатых добычей для прокорма личинок, возможно, является причиной того, что самки *A. nigricornis* не проявляют филопатричности (привязанности к месту выплода). Ни в одном из случаев нами не было зарегистрировано повторное заселение ульев Фабра или гнёзд-ловушек.

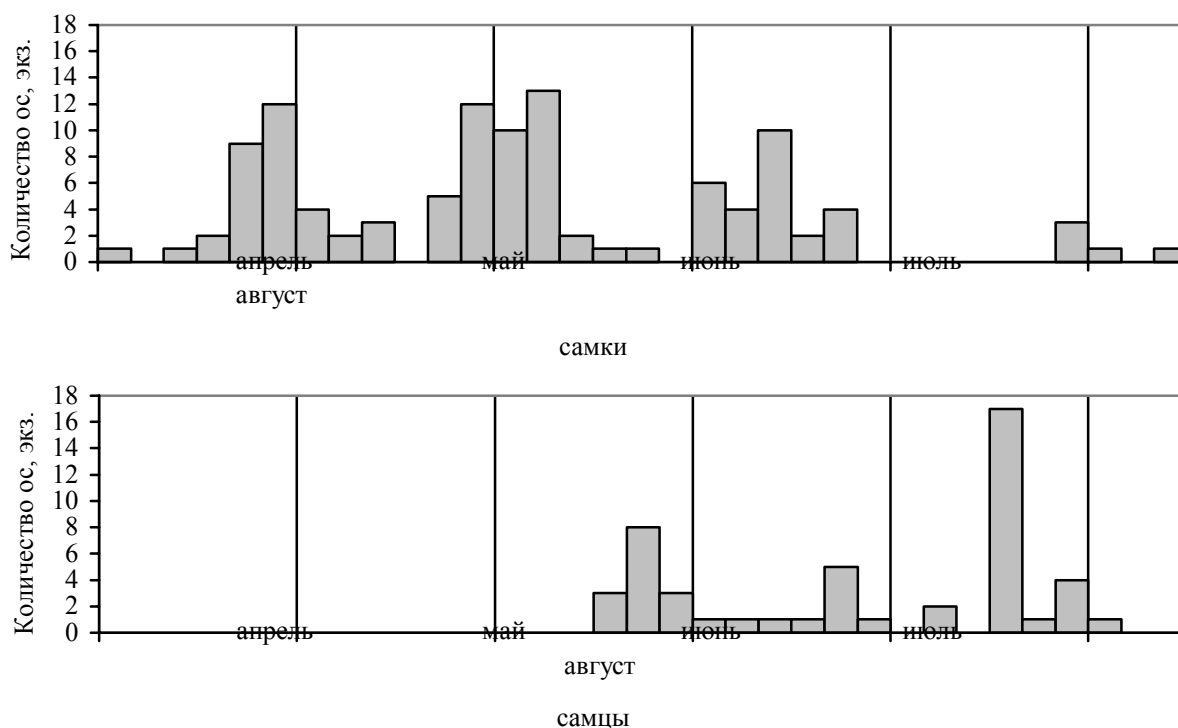


Рис. 1. Фенология лёта *A. nigricornis* в Крыму.

Заселение гнезд, суточная активность, бюджет времени. В естественных условиях гнездование *A. nigricornis* было отмечено нами в вертикально стоящих надломленных стеблях тростника и в ходах жуков-ксилофагов в древесине. Гнёзда-ловушки (пучки полых стеблей тростника) и ульи Фабра самки этих ос заселяют редко и, видимо, только в тех местах, где не хватает естественных полостей для устройства гнёзд.

При заселении ульев Фабра осы охотно используют не только крайние трубки, но и трубки, расположенные в центре улья. Это свидетельствует о хороших ориентационных способностях *A. nigricornis*. Выбор гнездовой трубки в пределах улья происходит относительно быстро — около получаса. Осы способны заселять трубки разной длины и диаметра без очевидного предпочтения. Единственное замеченное нами предпочтение — выбор самками трубок с косым срезом входной части определенной ориентации. В ульях Фабра использовались косо срезанные стебли тростника. При анализе заселённых трубок оказалось, что осы преимущественно заселяли тростинки, у которых плоскость среза обращена вверх или вниз, и почти не заселяют тростинки, у которых плоскость среза обращена вправо или влево.

Особенности суточной активности *A. nigricornis* представлены на хронограмме (рис. 2). Экстраполяция этих данных на целые сутки позволяет заключить, что общее время лёта самок в течение дня составляет не менее 11 ч 35 мин. Начало активной работы в гнёздах с 6.50, конец — 18.25 (время солнечное).

За один день оса может успеть построить и загрузить провизией до трёх ячеек. Яйца могут быть отложены в любое время дня. Продолжительность откладки яйца удалось проследить только в одном случае, она составила 107 секунд. Яйцо откладывается сразу после окончания строительства перегородки или через некоторое, иногда довольно продолжительное, время. Однако если яйцо отложено, самка незамедлительно приступает к заготовке провизии. Из рисунка видно, что строительные работы занимают небольшую долю общего бюджета времени самок — около 30 минут на каждую перегородку. Продолжительность времени заготовки провизии в ячейку варьирует в зависимости от количества жертв. Как правило, начав охоту на гусениц, самки продолжают эту работу непрерывно, а закончив её, сразу же переключаются на строительство перегородки, которое также проводят без перерыва. Однако после окончания строительства самки могут позволить себе продолжительный отдых, в течение которого они довольно часто посещают гнездо без видимой цели, в некоторых случаях во время такого отдыха оса ограничивается редкими визитами в гнездо (рис. 2). Смысл таких перерывов и посещений остается

неясным. 11 мая в гнезде самки № 1 в 9 ч 40 мин по нашей неосторожности при измерении глубины гнезда была сломана почти готовая перегородка. Самка, обнаружив это, возобновила охоту, принесла ещё одну гусеницу, и только после этого принялась за восстановление перегородки. Большинство самок ночуют внутри гнёзд. При этом самки располагаются в глубине полости гнезда головой к выходу. Иногда самки ночуют вне гнезда.

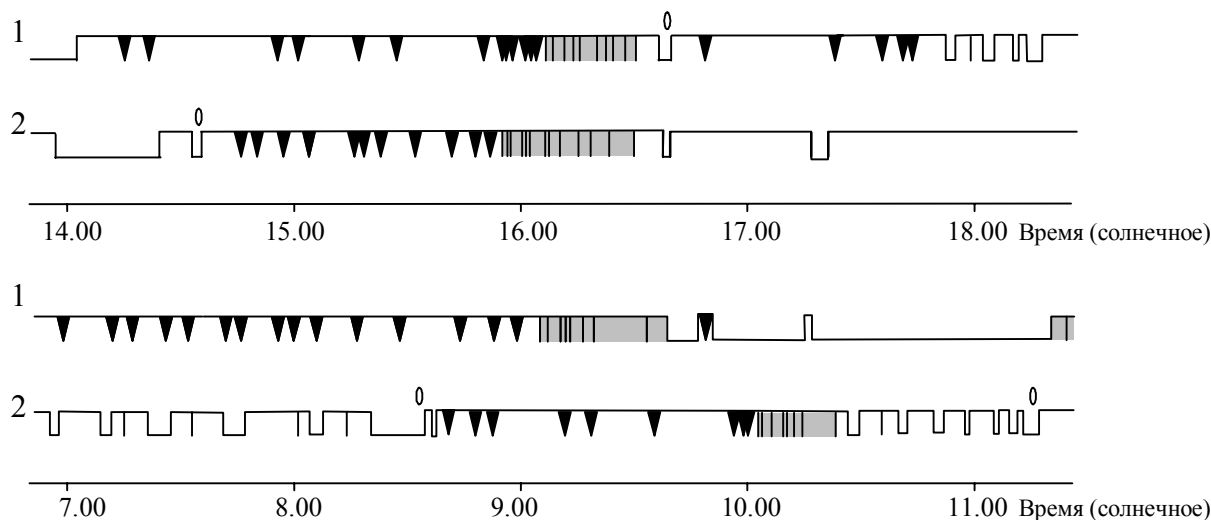


Рис. 2. Хронограмма активности двух самок *A. nigricornis* с 14 ч 11 мая (вверху) до 11 ч 30 мин 12 мая (внизу): r — момент вылета из гнезда; γ — момент прилёта в гнездо; ▼ — доставка гусеницы; ■ — строительство перегородок; 0 — откладка яйца.

Трофические связи и паразиты. Питание взрослых ос отмечено нами на цветках тёрна (*Prunus stepposa* Kotov), груши лохолостной (*Pyrus elaeagrifolia* Pall.), яблони ранней (*Malus praecox* (Pall.) Borkh.), дорикниума травянистого (*Dorycnium herbaceum* Vill.), иван-чая (*Chamaerion angustifolium* (L.) Cholub.), горца змеиноного (*Polygonum bistorta* L.), душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.), мяты длиннолистной (*Mentha longifolia* (L.) L.), бодяка полевого (*Cirsium arvense* (L.) Scop.), володушки высокой (*Bupleurum exaltatum* M. B.), гладыша щетинистоволосистого (*Laserpitium hispidum* Bieb.), мелколепестника едкого (*Erigeron acris* L.) и жабрицы камеденосной (*Seseli gummiferum* Pall. ex Smith.).

Самки *A. nigricornis* заготавливали для своих личинок гусениц бабочек почковой вертуни (*Recurvaria nanella* Den. et Schiff.) из семейства выемчатокрылых молей (Gelechiidae), встречавшихся на растущих вблизи ульев вишнёвых деревьях (*Cerasus* sp.). Гусеницы *R. nanella* имели характерный красно-зелёный цвет и небольшие размеры (длиной около 7 мм). В трёх ячейках одного гнезда, кроме того, были найдены более крупные гусеницы, светло-зелёные с белыми продольными полосками, нами не идентифицированные. Необходимо отметить, что их количество было вдвое меньшим, чем в ячейках, содержащих гусениц почковой вертуни. Это означает, что при заготовке провизии самка *A. nigricornis* ориентируется не на число жертв, а на их вес, либо на степень заполненности ячейки.

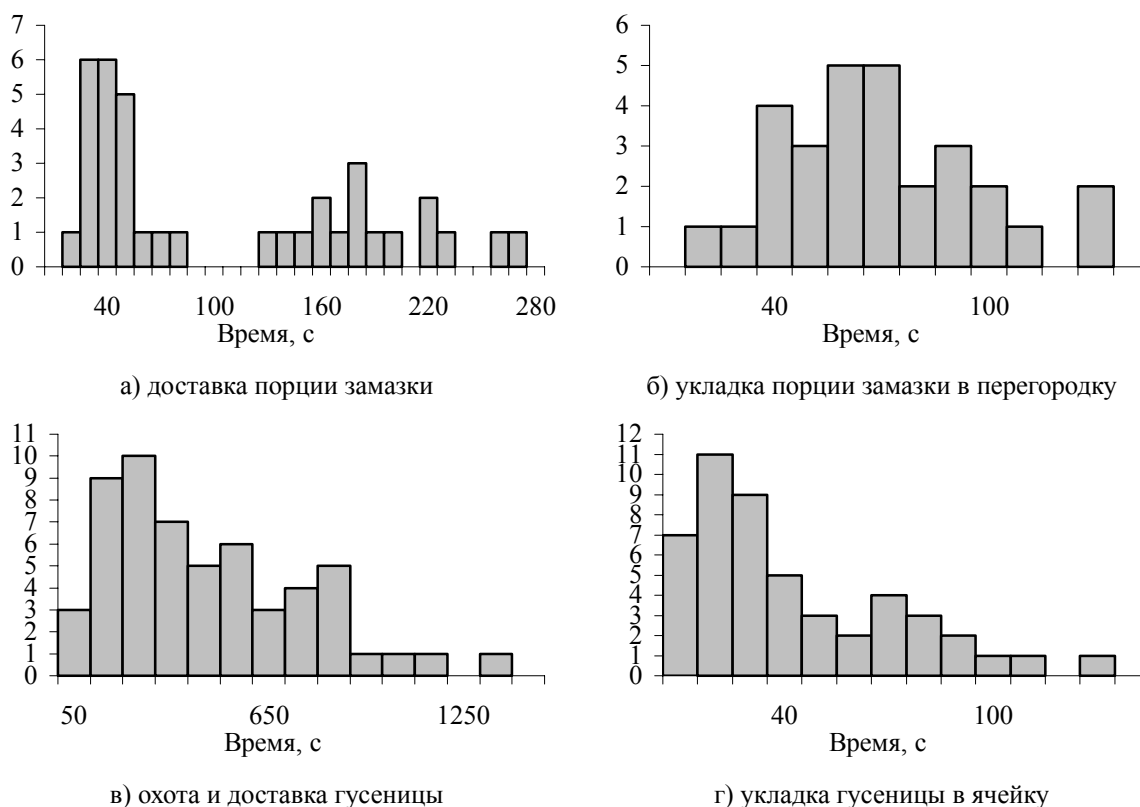
Гнёзда *A. nigricornis* поражались двумя видами насекомых — эулофидами *Melittobia acasta* Walker, поражающими личинок, и осами-блестянками *Chrisis cerastes* Abeille, питающимися как личинками ос, так и заготовленными осами гусеницами. Нами также наблюдалась кража гусениц и одного яйца из ячеек гнезд *A. nigricornis* муравьями *Formica imitans* Ruzsky.

Гнездостроительное поведение. В качестве строительного материала для гнёзд осы использовали земляную замазку. Как правило, самка берет землю для приготовления замазки в одном и том же месте. Нам часто приходилось наблюдать как оса, присев на участок твёрдой сухой земли, выделяет капельку жидкости и тут же, замесив небольшой комочек замазки, улетает в гнездо. Материал перегородок, после его затвердевания, не растворяется в воде, и после высыхания восстанавливает свою первоначальную прочность. Из этого следует, что при замешивании замазки самка добавляет в землю не только воду, но и клеящее вещество, нерастворимое в воде после высыхания. Исключение составляет материал пробки гнезда, которая, в отличие от перегородок, хорошо растворяется в воде.

Т а б л и ц а . Время, затраченное самками *A. nigricornis* на работы по устройству гнёзд

Вид работ	n	min – max	x или $x \pm \Delta x$	As
Доставка порции земли, с	37	15 — 266	101,4	—
Укладка порции земли в перегородку, с	33	16 — 126	$60,4 \pm 5,10$	0,36
Охота и доставка гусеницы, с	53	9 — 1376	$413,6 \pm 38,50$	0,90
Укладка гусеницы в ячейку, с	54	6 — 122	$35,5 \pm 5,10$	1,14

На строительство одной перегородки осы используют от 9 до 14 порций замазки (в среднем — 10,5). При строительстве первые порции земли укладываются по спирали, сначала в виде валика по окружности канала, с последующим наращиванием его высоты и утончением до смыкания краёв в центре. Последующие порции замазки идут на утолщение стенки перегородки, сглаживание и закругление углов между перегородкой и стенкой ячейки. Готовая к откладке яйца и загрузке провизии ячейка не имеет порога, встречающегося в гнёздах некоторых видов диких пчел-мегахилид (Гутбир, 1915; Иванов, 2001). Затраты времени на отдельные акты по строительству ячеек приведены в таблице и на рисунке 3.



Р и с . 3 . Гистограммы распределения продолжительности интервалов времени, затрачиваемого самками *A. nigricornis* на работы по устройству гнёзд.

Обращает на себя внимание двувершинность распределения времени доставки порции замазки. Мы объясняем это тем, что часть вылетов за замазкой самки совмещают с пополнением запаса воды. Естественно, что такие вылеты занимают большее время. Соотношение числа коротких и продолжительных вылетов позволяет заключить, что одной порции воды хватает на приготовление двух, а иногда и трёх порций замазки.

Как отмечалось выше, после строительства перегородки сразу же следует откладка яйца. Яйцо подвешивается на короткой и упругой нити в верхней части ячейки в дальнем её конце (ближе к перегородке), а в редких случаях — на саму перегородку (3 случая из 58).

Для откладки яйца самка разворачивается в ячейке головой к выходу. Если трубка слишком узкая, самка выходит из гнезда, разворачивается снаружи и заходит в нее задним концом тела. Затем она помещается на «потолке» ячейки вверх ногами. В трубках большого диаметра самка располагается не вдоль ячейки, а с небольшим, но явным отклонением, иногда — почти поперёк продольной оси ячейки. В результате этого, яйца в 19 случаях из 22 были отложены справа от вертикальной оси ячейки, если смотреть со стороны входного отверстия (рис. 4 а). На рисунке тёмным цветом выделена область откладки яиц на стенке ячейки и изображено яйцо, отложенное в крайне правом положении.

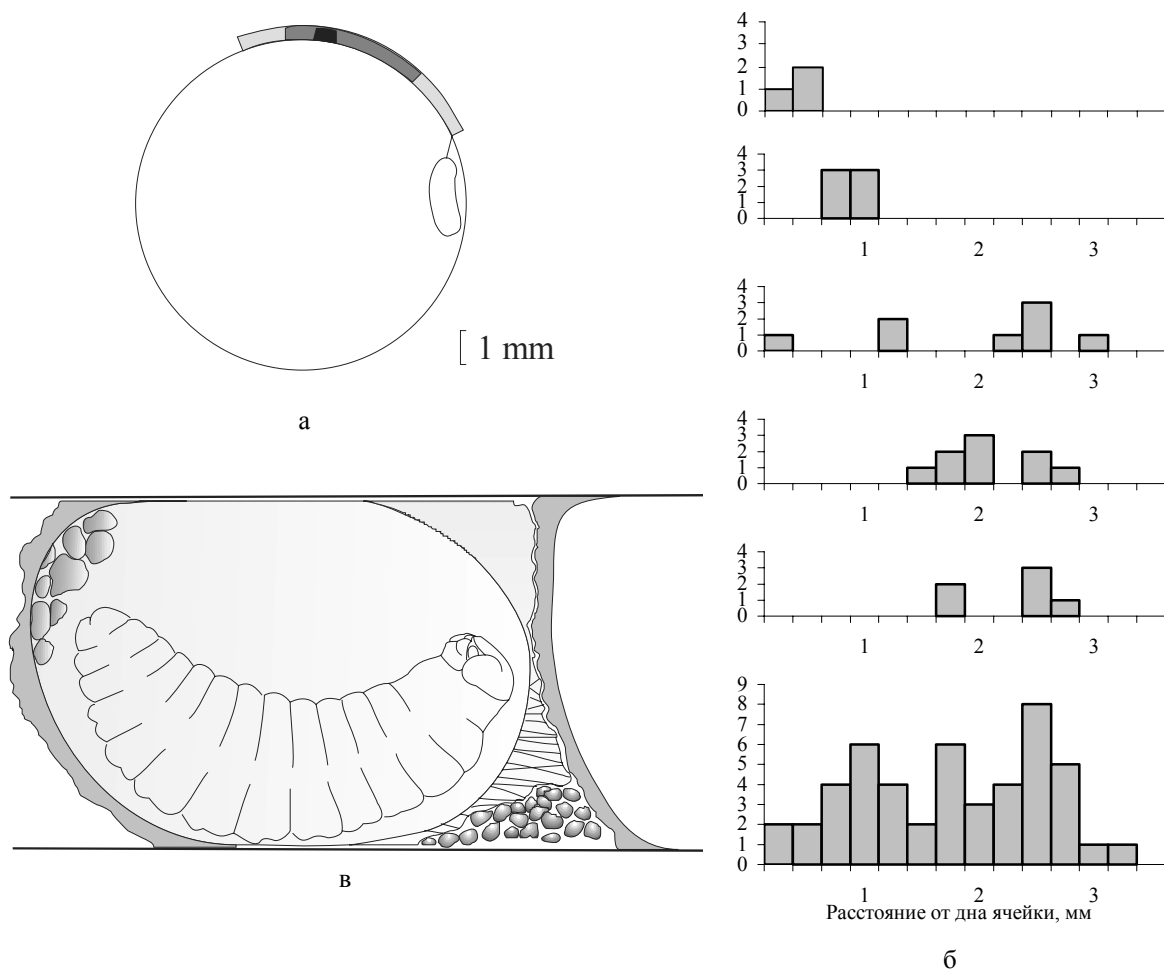


Рис. 4. Положение яйца и предкуколки *A. nigricornis* в ячейке: а — положения яйца, б — гистограммы распределения расстояния от плоскости дна ячейки до точки прикрепления яйца в гнёздах 5 самок (нижняя гистограмма — суммарно), в — положение предкуколки.

В большинстве случаев место прикрепления яйца отстоит от задней стенки ячейки на некоторое расстояние. Величина этого расстояния сильно варьирует, хотя каждая самка придерживается примерно одного и того же места откладки яйца на стенке или потолке ячейки (рис. 4 б). В одном из гнёзд были сделаны промеры яиц. Все измеренные яйца, как выяснилось впоследствии, имели женский пол, но разделились на два размерных класса. При почти одинаковой ширине (0,70–0,75 мм) яйца, в первых трёх ячейках гнёзда имели длину 2,35–2,45 мм, а в трёх последних — 2,05–2,10 мм. Средний размер яйца составил 2,18×0,72 мм (n = 6). Нить подвески длиной 0,25–0,35 мм (в среднем — 0,3 мм, n = 5).

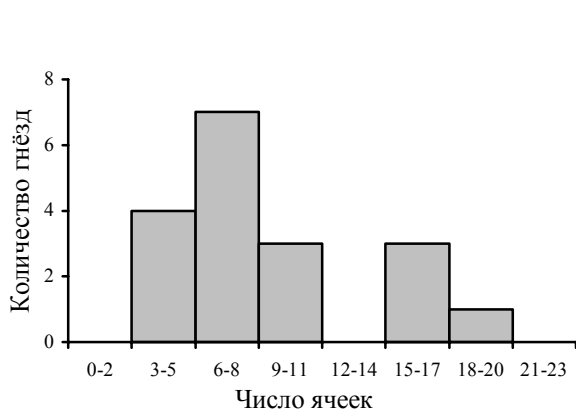
После откладки яйца самка сразу же начинается провиантирование ячейки. Затраты времени на добычу и укладку жертвы в ячейку и характер распределения величины этих двух показателей приведены в таблице и на рисунке 3. Асимметричность распределения времени, затрачиваемого на доставку гусеницы, видимо, связана с превратностями охоты. Асимметричность гистограммы распределения времени укладки гусеницы, по нашему мнению определяется тем, что в некоторые прилеты самка задерживается в гнезде на большее время, при этом она ощупывает и перекладывает гусениц, уплотняет их укладку.

Параметры гнездовых полостей, строение и состав гнёзд, строение кокона. Самки *A. nigricornis* устраивали гнёзда в полостях стеблей тростника длиной 111–281 мм, в среднем — 187,4 мм ($n = 17$). При этом, в самых длинных полостях осы закладывают первую ячейку, отступив от дна трубки на некоторое расстояние, максимум 112 мм. Внутренний диаметр гнездовых полостей — 5,6–10,2 мм. Предпочтение осами тростинок определённого диаметра не было исследовано, так как ульи Фабра были изготовлены преимущественно из толстых стеблей, предназначенных для пчёл.

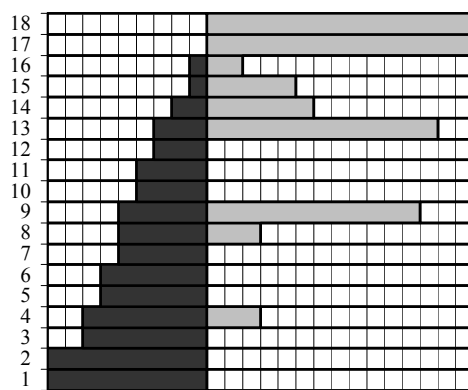
Во всех гнёздах после первой перегородки (дна гнёзда) следует непрерывный ряд ячеек, занимающих в среднем 84,3 мм длины трубки. После ряда ячеек следует пустое пространство — вестибуль протяженностью в среднем 90,0 мм ($n = 16$).

В 3 гнёздах из 18 ряд ячеек с провизией и потомством прерывался пустой ячейкой. В одном случае пустая ячейка оказалась в 2 раза длиннее предыдущей и по середине разделялась пополам двумя поперечными валиками замазки. В двух других случаях пустые ячейки существенно не отличались от соседних по длине и располагались в одном случае среди ячеек самок, в другом — самцов. В одном из гнёзд самка, отложив яйцо в последней ячейке и снабдив её двумя крупными гусеницами, не запечатала её, а сразу приступила к строительству последней перегородки. Последняя ячейка, таким образом, заняла весь вестибуль гнезда. Личинка в этой ячейке погибла в процессе развития.

Гнезда *A. nigricornis* содержали ячейки в числе от 3 до 19 (в среднем — 9, $n = 18$). Большинство гнёзд содержали 6–8 ячеек (рис. 5 а).



а) распределение гнёзд по числу ячеек



б) размещение полов в 18-ти гнёздах, гнёзда совмещены по перегородке, разделяющей ячейки с будущими самками (■) и самцами (■), и размещены снизу вверх в последовательности убывания в гнезде числа ячеек с самками

Рис. 5. Состав гнёзд *A. nigricornis*.

Размещение полов в гнёздах очень неравномерное (рис. 5 б). 9 гнёзд содержали только ячейки с самками, 2 гнезда — только с самцами. Общее соотношение полов по данным вскрытия 18 гнёзд близко к единице ($78 ♀♀ : 74 ♂♂$). Интересно отметить, что гнёзда с большим числом ячеек (от 15 и больше) содержали преимущественно самцов ($8 ♀♀ : 55 ♂♂$), а остальные гнёзда — самок ($77 ♀♀ : 19 ♂♂$). Во всех гнёздах со смешанным составом ячейки с самками располагались в начале ряда, а затем следовали ячейки с самцами. Только в одном из гнёзд обнаружено нарушение этой последовательности: $♀♀♀♀♀♀♀♂♀♂$. Можно с уверенностью сказать, что это нарушение — результат ошибки самки, которая в ячейку, предназначенную для самца (если судить по числу гусениц), отложила оплодотворенное яйцо.

В течение периода гнездования каждая самка последовательно закладывает несколько гнёзд. Первые гнёзда, как правило, содержат только ячейки с самками, последующие гнёзда имеют смешанный состав или содержат только самцов.

Длина ячеек *A. nigricornis* не зависит от диаметра гнездовой полости, то есть они относятся к ячейкам монолинейного типа (Иванов, 2000). Однако при переходе от ряда самок к ряду самцов длина ячеек скачкообразно уменьшается (рис. 6 а). Средняя длина ячеек самок составляет 10,5 мм ($n = 78$), самцов — 5,8 мм ($n = 56$).

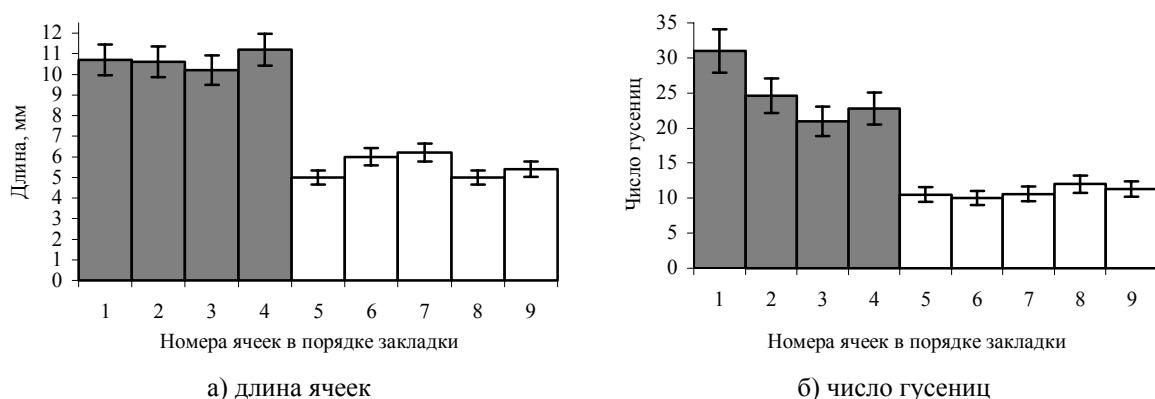


Рис. 6. Параметры ячеек гнёзд *A. nigricornis*: ■ — ячейки с самками, □ — ячейки с самцами.

Вес перегородок в отдельных гнёздах может сильно варьировать (рис. 7 а). Однако усреднение данных по всем гнёздам позволило установить определённые закономерности изменения веса перегородок в гнёздах и построить графическую модель строения гнезда *A. nigricornis* (рис. 7 б). Большинство гнёзд начинается с перегородки, которую можно назвать дном гнезда. Эта перегородка отличается от последующих перегородок только тем, что она может отсутствовать в гнёздах, где первая ячейка закладывается у самого дна гнездовой трубки. Её функции в этих случаях выполняет перегородка междуузлия стебля тростинки. Далее следуют перегородки между ячейками (на модели гнезда приведены данные среднего веса 9 последовательных перегородок). Закономерных и достоверных изменений веса этих перегородок в последовательном ряду ячеек не обнаружено. Средний вес всех перегородок между ячейками — 89,5 мг ($n = 67$). Перегородки, разделяющие вестибюль гнезда, имеют в полтора раза больший вес, чем перегородки ячеек (средний вес — 126,9 и 136,8 мг, $n = 5$), а последняя перегородка и пробка гнезда — в 2 раза, средний вес соответственно — 203,6 мг ($n = 10$) и 198,5 мг ($n = 4$). Перегородки вестибюля могут располагаться в любой его части. Отмечен также случай их расположения вплотную к последней перегородке. Иногда перегородки вестибюля отсутствуют, или имеется лишь одна.

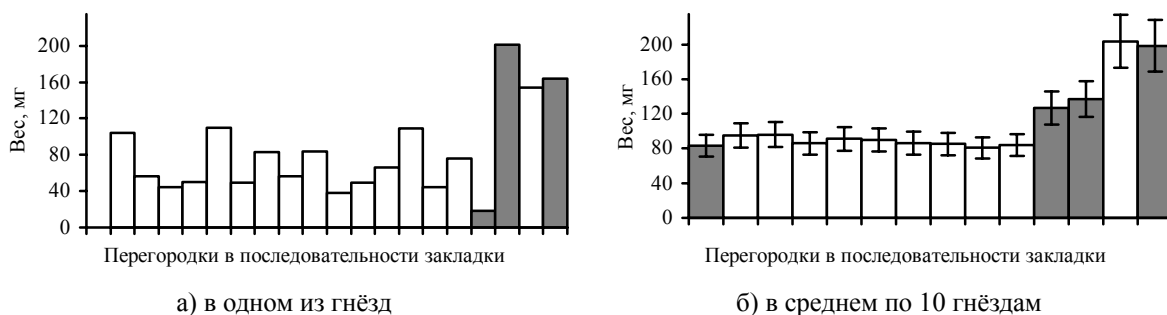


Рис. 7. Вес перегородок в гнёздах *A. nigricornis*: □ — вес перегородок между ячейками и последняя перегородка перед пробкой гнезда, ■ — дно гнезда (если оно имеется), перегородки вестибюля гнезда и конечная пробка.

Форма перегородок сильно варьирует от почти плоских до сильно дугообразно изогнутых. Со стороны будущей ячейки они более гладкие, края их сильно размазаны по стенкам тростинки (рис. 4 в). Иногда (в трубках большого диаметра) перегородки располагаются не строго поперёк канала трубки. В этом случае они имеют не круглую, а овальную форму, при этом иногда они могут быть углообразно изогнуты. Конечная пробка гнезда выполнена по особой технологии — она составлена из отдельных кусочков замазки, образующих ажурный узор.

В ячейки, предназначенные для самок, оса заготавливает от 13 до 42 гусениц почковой вертуни (в среднем — 25,1, $n = 45$), для самцов — от 7 до 16 гусениц (в среднем — 11,6, $n = 32$). Количество гусениц, как правило, максимально в первой ячейке гнезда (рис. 6 б). В ряду последующих ячеек количество гусениц меньше. В гнёздах с разнополым составом ячеек при переходе к ячейкам самцов наблюдается резкое уменьшение числа гусениц. Закономерных изменений количества гусениц в ряду последовательных ячеек самок или самцов не выявлено.

Кокон *A. nigricornis* состоит из двух полупрозрачных слоёв беловатой пленки. Наружный слой плотно прилегает к стенкам ячейки и покрывает собранные на её дне (чаще в передней части) и скреплённые нитями останки гусениц и их экскременты (рис. 4 в). Внутренний слой кокона в дальней (задней) части ячейки, как правило, повторяет её форму и сливается здесь с наружным слоем. В передней части ячейки, а иногда и с одного из её боков, внутренний кокон отходит от стенок, плавно закругляется и не повторяет форму ячейки. Пространство между наружным и внутренним слоями кокона отчасти заполнено тонкими шелковыми нитями. После окончания плетения кокона личинка выделяет экскременты. Они располагаются в определенном месте на стенке кокона (рис. 4 в) в виде отдельных комочков или ровного слоя.

Развитие и отрождение потомства. Полное развитие самок проходит за 36 суток, самцов — за 33 суток. При этом у самок на развитие яйца при естественной температуре уходит около 3 суток, на питание личинки — 4–5 суток, пауза между окончанием питания и плетением кокона — 1 сутки, пауза между плетением кокона и превращением в куколку — 9 суток, на развитие куколки уходит около 18 суток. Данные по продолжительности отдельных фаз развития самцов получить не удалось.

Питающаяся личинка *A. nigricornis* окрашена в зелёный цвет. После окончания питания она теряет пигментацию и становится бледно-жёлтой. Такой же цвет имеет куколка.

Осам *A. nigricornis* свойственна протерандрия. Выход самцов из ячеек разобранных гнёзд наблюдался с 9 по 23 июня, самок — с 14 по 27 июня. Относительно поздний выход потомства из гнёзд по сравнению с обычными сроками выхода второго поколения *A. nigricornis* в природе (см. фенограмму на рис. 1) объясняется необычно поздними сроками наступления весны в Крыму в 2003 году.

Отрождение потомства происходило неравномерно — треть всех ос (10 ♂♂ и 21 ♀♀) вышли в один день — 16 июня. Выход взрослых ос одного пола из одного гнезда совершался либо одновременно, либо с разницей в 1–2 суток без определенного порядка. В гнёздах со смешанным составом полов самцы выходят, в среднем, на 3 дня раньше, чем самки. Обеспечивается ли протерандрия *A. nigricornis* меньшим весом самцов, аналогично механизму обнаруженному у пчёл-листорезов (Иванов, 1981), или ранний выход самцов детерминирован исключительно их половой принадлежностью, определить пока не удалось. Добавление гусениц в 2 ячейки с развивающимися личинками самцов привело к увеличению их окончательного веса до величины веса личинок самок. Отрождение этих самцов произошло в сроки выхода самок. В то же время, 4 самки, развившиеся из личинок небольшого веса, равного обычному весу самцов, вышли вместе с остальными самками, имеющими нормальный вес. Малый вес этих самок в двух случаях — результат экспериментального вмешательства, а в двух других — результат ошибки самки, которая загрузила ячейку небольшим числом гусениц, но отложила оплодотворенное яйцо.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Ю. И. Будашкину — за определение видовой принадлежности гусениц-жертв *A. nigricornis*; А. Н. Килимнику — за определение осыблестянки-паразита *A. nigricornis*; А. Г. Радченко — за определение видовой принадлежности муравья-похитителя яиц и гусениц из гнёзд *A. nigricornis*; В. Г. Кобечинской — за помощь в определении растений; С. А. Мосякину — за предоставление коллекционных сборов ос; Й. Гузенляйтнеру (J. Gusenleitner, Австрия) — за предоставление определительных ключей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амолин А. В. К изучению фауны одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Харьковской области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона: Межвед. сб. науч. работ. — Донецк: ДонНУ, 2002. — Вып. 2. — С. 89–95.
- Амолин А. В., Иванов С. П. О гнездовании *Discoelius dufourii* Lep. (Hymenoptera: Vespidae) в Крыму // Вісн. Донецького ун-ту. — 2002. — Вип. 2. — С. 340–343.
- Аренс Л. Е. К биологии и систематике *Pterocheilus chevrieanus* Sauss. (Hymenoptera, Vespidae) // Русск. энтомол. обозрение. — 1924. — Т. XVIII. — С. 175–180.
- Гутбир А. О классификации и развитии гнёзд ос и пчёл // Тр. Русск. энтомол. о-ва. — 1915. — Т. 41, № 7. — С. 1–57.
- Иванов С. П. О некоторых закономерностях отрождения пчёл-мегахилид // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания: Сб. науч. тр. — К.: Наукова думка, 1981. — С. 99–100.
- Иванов С. П. Возникновение и развитие гнёздостроительных инстинктов пчёл-мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) // Учен. зап. Таврич. нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология». — Симферополь: ТНУ, 2000. — Т. 13 (52), № 2. — С. 42–56.
- Иванов С. П. Стратегия выбора и использования полости гнезда дикими пчелами (Apoidea, Megachilidae) // Учен. зап. Таврич. нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология». — Симферополь: ТНУ, 2001. — Т. 14 (53), № 1. — С. 89–94.
- Казенас В. Л. Гнёзда ос (Hymenoptera, Sphecidae, Vespidae) в стеблях шиповника и в тростниковых трубочках в Северном Прибалхашье. — Алма-Ата, 1976. — 7 с.
- Курзенко Н. В. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) // Параллелизм и направленность эволюции насекомых. — Владивосток, 1980. — С. 88–114.
- Курзенко Н. В. Подсемейство Eumeninae // Определитель насекомых Дальнего Востока России: В 6-ти тт. / Под ред. П. А. Лера. — СПб.: Наука, 1995. — Т. IV: Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые, ч. 1. — С. 295–324.

- Ларионов С. Л., Сенчило О. О.* Видовой состав та живлення на квітах ос надроддини Vespoidea (Hymenoptera) району Середнього Придніпров'я // Вестн. зоології. — 2000. — Отд. вып. 14. — С. 56–61.
- Мальшиев С. И.* К биологии одинокеров и их паразитов // Тр. Русск. энтомол. о-ва. — 1911. — Т. 40, № 2. — С. 1–58.
- Мальшиев С. И.* Гнездовые повадки реликтовой осы дисцелии *Discoelius zonalis* Panz. (Hymenoptera, Vespidae) // Энтомол. обозрение. — 1952. — Т. XXXII. — С. 183–191.
- Мариковская Т. П.* Пчелиные — опылители сельскохозяйственных культур. — Алма-Ата: Наука, 1982. — 115 с.
- Мариковская Т. С., Есенбекова П. А., Казенас В. Л.* Сохранение разнообразия жалящих перепончатокрылых (Hymenoptera) в антропогенных биотопах Юго-Восточного Казахстана с помощью искусственных приманочных гнездилищ // Структура та функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах: Тези I міжнарод. наук. конф., Дніпропетровськ, 17–20 вересня 2001 р. — Дніпропетровськ, 2001. — С. 80–82.
- Тобиас В. И., Курзенко Н. В.* Сем. Eumenidae // Определитель насекомых европейской части СССР / Под общ. ред. Г. С. Медведова: В 5-ти тт. — Л.: Наука, 1978. — Т. III: Перепончатокрылые, ч. 1. — С. 152–173.
- Blüthgen P.* Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptera). — Berlin: Akademie Verlag, 1961. — 247 s.
- Brooke M.* The nesting biology and population dynamics of the Seychelles potter wasp *Eumenes alluaudi* Perez // Ecol. Entomol. — 1981. — Vol. 6, № 4. — P. 365–377.
- Cowan D.* Hypotheses on cell provisioning in eumenid wasps // Biol. J. Linn. Soc. — 1983. — Vol. 20, № 3. — P. 245–247.
- Godfrey S., Hilton D.* Nesting biology of solitary wasps and bees in the Eastern Township Region, Quebec // Can. Field-Natur. — 1983. — Vol. 97, № 1. — P. 1–8.
- Gusenleitner J.* Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 4: Die Gattung *Ancistrocerus* Wesmael 1836 mit einem Nachtrag zum Teil 1: Die Gattung *Leptochilus* Saussure // Linzer biol. Beitr. — 1995. — Bd. 27, Hf. 2. — S. 753–775.
- Haeseler V.* Flugzeit, Blütenbesuch, Verbreitung und Häufigkeit der solitären Faltenwespen im Norddeutschen Tiefland (BRD) — (Vespoidea: Eumenidae) // Schr. Naturwiss. Ver. Schleswig. — Holstein. — 1978. — Bd. 48. — S. 63–131.
- Haeseler V.* *Ancistrocerus oviventris* (Wesmael 1836) eine weitere Nectar raubende Solitere Faltenwespe (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae) // Faun.-Ökol. Mitt. — 1998. — Bd. 7, Hf. 7–8. — S. 259–266.
- Longair R.* Sex ratio variations in xylophilous aculeate Hymenoptera // Evolution. — 1981. — Vol. 35, № 3. — P. 507–600.
- Mander D.* Nestbauten der Schornstein-Lehmwespe *Odynerus spinipes* in Buntsandstein und Quartär in Eifel, Soarland und Pfalz // Dendrocopos. — 1999. — Bd. 26, № 2. — S. 216–234.
- Moczar L.* The activity periods of the population of *Paragymnomerus spiricornis* (Spinola) (Hymenoptera: Eumenidae) // Acta biol. Szeged. — 1974. — Vol. 20, № 1–4. — P. 157–159.
- Schlachtenok A. S., Gusenleitner J.* Zur Kenntnis der Eumenidae Weißrußlands (Belorußlands) (Hymenoptera aculeata, Eumenidae) // Linzer biol. Beitr. — 1996. — Bd. 28, № 1. — S. 57–64.
- Smith A.* An investigation of the mechanisms underlying nest construction in the mud wasp *Paralastor* sp. (Hymenoptera: Eumenidae) // Anim. Behav. — 1978. — Vol. 26, № 1. — P. 232–240.
- Smith A., Alcock J.* A comparative study of the mating system s of Australian eumenid wasps (Hymenoptera) // Z. Tierpsychol. — 1980. — Bd. 53, Hf. 1. — S. 41–60.
- Schneider N., Leclercq J.* Nidification d'une quepe solitaire (Hym. Eumenidae) dans un rayon d'une dabeille sociale (Hym. Apidae) // Entomologiste. — 1987. — Vol. 43, № 5. — P. 269–270.

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

Поступила 12.12.2003

UDC 595.798:591.563 (477.75)

S. P. IVANOV, A. V. FATERYGA

**THE NESTING BIOLOGY OF
ANCISTROCERUS NIGRICORNIS (CURTIS, 1826)
(HYMENOPTERA: VESPIDAE: EUMENINAE) IN CRIMEA**

Tauric National University

SUMMARY

Ancistrocerus nigricornis has three generations in Crimea. The impregnated females hibernate. In Fabre-type beehives *A. nigricornis* occupy tubes various by length and diameter. Nests contain from 3 to 19 cells. In half of the nests female cells were found only. In the nests with the mixed structure the female cells precede cells with males. A part of the nests (10 %) contained only male cells. Common sex ratio in the nests was close to equilibrium (78 ♀♀ : 74 ♂♂). Into future female cells twice more food has been loaded. At transition to male cells sharp reduction of cell length was marked. According to the nest elements weighting a graphic model of the nest structure and content was constructed. The data on chronometry of separate nest building and cell providing acts were resulted. *Melittobia acasta* Walker and *Chrisis cerastes* Abeille were marked as nest parasites.

7 figs, 1 tab, 30 refs.