

УДК 595.798: 591.563 (477.75)

**БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ ОСЫ *KATAMENES FLAVIGULARIS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE) В КРЫМУ****А. В. Фатерыга, С. П. Иванов**

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского,  
пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 95007, АР Крым, Украина  
E-mail: fater\_84@list.ru; spi2006@list.ru

Принято 1 июня 2009

**Биология гнездования осы *Katamenes flavigularis* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму. Фатерыга А. В., Иванов С. П.** — Гнезда *Katamenes flavigularis*, Blüthgen, 1951 располагаются в углублениях камней и могут содержать от 1 до 9 ячеек. Ячейки имеют куполообразную форму, располагаются в одной плоскости и прилегают друг к другу, имея общие боковые стенки. Ячейки строятся из небольших камешков, которые прикрепляются к субстрату и друг к другу с помощью земляной замазки. Горлышки ячеек изготавливаются из чистой замазки. После запечатывания на ячейку наносится сверху дополнительный слой замазки. По окончании строительства всех ячеек гнездо покрывается дополнительным слоем из камешков и земляной замазки. Верхний слой общего покрытия гнезда состоит из чистой замазки. Яйцо подвешивается на нити к задней стенке ячейки сразу после завершения ее строительства перед началом провиантирования. Самки охотятся на гусениц голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). В каждую ячейку помещается от 6 до 11 гусениц. В качестве инквилинов отмечены мухи *Amobia signata* (Diptera, Sarcophagidae) и осы-блестянки *Stilbum calens*, *Chrysis* (*Tetrachrysis*) sp. и один неопределенный вид (Hymenoptera, Chrysididae). *Leucospis gigas* Fabricius (Hymenoptera, Leucospidae) зарегистрирован как паразитоид. Общая гибель потомства в гнездах составила 38,2%.

Ключевые слова: *Katamenes flavigularis*, строение гнезд, состав провизии, гнездостроительная и охотничья активность, паразиты.

**Nesting Biology of the Wasp *Katamenes flavigularis* (Hymenoptera, Vespidae) in Crimea. Fateryga A. V., Ivanov S. P.** — The nests of *Katamenes flavigularis*, Blüthgen, 1951 were placed in concavities of stones and contained from 1 to 9 cells. The cells were dome-shaped and placed in the same plane; they joined to each other and had the common lateral walls. The cells were built by females with using pebbles attached to substrate and with each other by clay soil mastic. The collar of the cell was made only from mastic. After the cell had been completed and sealed it was covered by female with additional layer of mastic. As all cells had been built the nest was covered by additional layer of pebbles and mastic. The outer layer of the general nest cover was made from pure mastic. An egg was attached to the rear cell wall by a filament after the cell had been completed and before provisioning. Females were hunting for the blue caterpillars (Lepidoptera, Lycaenidae). They stored from 6 to 11 caterpillars in each cell. Flies *Amobia signata* (Diptera, Sarcophagidae) and gold-wasps *Stilbum calens*, *Chrysis* (*Tetrachrysis*) sp. and one unidentified species (Hymenoptera, Chrysididae) were recorded as inquilines. *Leucospis gigas* Fabricius (Hymenoptera, Leucospidae) was registered as the parasitoid. The general posterity mortality averaged 38.2%.

Key words: *Katamenes flavigularis*, nest construction, foodstuffs composition, nest-building and hunting activity, parasites.

**Введение**

*Katamenes* Meade-Waldo, 1910 — сравнительно небольшой (около 20 видов) род одиночных складчатокрылых ос, распространенный в степных и пустынных регионах Палеарктической и отчасти Эфиопской зоогеографических областей (Giordani Soika, 1958; van der Vecht, Fischer, 1972; Курзенко, 1981). Все представители рода — крупные ярко окрашенные осы, сооружающие оригинальные гнездовые постройки на поверхности камней и скал.

В Украине род *Katamenes* представлен двумя видами. Из них *Katamenes sesquicinctus* (Lichtenstein, 1796) распространен от Ирана до Северного Китая и Монголии (Курзенко, 1995), приводится для Крыма и Донецкой обл. (Курзенко, 1978; Амолин, Ефетов, 2001; Фатерыга, 2005). Один из младших синонимов

этого вида (van der Vecht, Fischer, 1972) описан из Крыма как *Katamenes tauricus* de Saussure, 1855<sup>1</sup>. Второй вид — *Katamenes flavigularis* (Blüthgen, 1951) распространен в Восточном Средиземноморье (Gusenleitner, 1999). В пределах Украины этот вид встречается только в Крыму (Курзенко, 1978; Иванов и др., 2004)<sup>2</sup>.

Биология большинства видов рода *Katamenes* не изучена, либо изучена слабо. Кроме того, в результате путаницы в названиях часто невозможно понять, к какому именно виду относятся те или иные сведения о гнездовании, особенно приведенные в старых работах (например, Фабр, 1898). Цель настоящей работы — изучить особенности биологии гнездования *K. flavigularis* в Крыму, в частности выявить распространение вида в пределах полуострова, динамику сезонного и суточного лета, строение гнезд и поведение самок при их строительстве, состав провизии в ячейках, видовой состав паразитов и процент гибели потомства.

## Материал и методы

Исследования проводили в 2002–2008 гг. Гнездование ос изучали в пяти пунктах Крыма: окр. Симферополя, гора Чатырдаг, гора Демерджи, Ялтинский горно-лесной природный заповедник в окр. пос. Качивели и урочище Лисья бухта близ Карадагского природного заповедника. Всего исследовано 20 гнезд, содержащих 69 ячеек. Из них 2 гнезда обнаружены во время их строительства, остальные — полностью отстроенными или брошенными. Проведено 34 часа наблюдений за гнездовой активностью самок (окр. Качивели), в ходе которых проводили хронометрирование отдельных актов гнездостроительной деятельности ос, отмечали особенности поведения при выполнении тех или иных работ. Отстроенные гнезда вместе с субстратом (камнем), доставляли в лабораторию, где их подвергали разбору и взвешиванию отдельных элементов строения на торсионных и аналитических весах. Если камень, на котором располагалось гнездо, был слишком большим, разбор гнезд проводили на месте, при этом содержимое ячеек также доставлялось в лабораторию для исследования преимагинальных фаз ос, состава провизии и гнездовых паразитов. Распространение, биотопическая приуроченность и фенология лёта *K. flavigularis* в Крыму изучались по коллекционным сборам объемом 115 экз. (61 ♂, 54 ♀).

## Результаты

Биотопическая приуроченность и фенология. Область распространения *K. flavigularis* в Крыму охватывает всю горную часть полуострова, включая зону предгорных лесостепей, горных лесов северного и южного макросклонов и южный берег. В зоне горных лесов вид встречается редко — отмечены единичные экземпляры, собранные на полянах и вблизи выступов скал. Несколько чаще вид встречается в предгорной Лесостепи. Наиболее обычен *K. flavigularis* на южном берегу Крыма и на яйлах — плоских горных вершинах, покрытых степной и лугово-степной растительностью<sup>3</sup>. Места гнездования вида приурочены к участкам, где имеются выходы скальных пород, осыпи, отдельно лежащие камни (рис. 1, 1, 2). Самки строят гнезда как на небольших камнях, едва выступающих из травы, так и на массивных скальных выступах. Три гнезда обнаружены на каменистом морском пляже в 3–4 м от кромки воды, а одно — на одиночной скале среди моря, отстоящей от берега примерно на 25 м.

Лёт имаго *K. flavigularis* в Крыму длится с последней декады мая до первой декады сентября. Самцы появляются в среднем на 5 сут раньше самок. По результатам анализа изношенности крыльев коллекционных экземпляров и наблюдениям за развитием потомства в гнездах установлено наличие у данного вида одного поколения в году. Растянность лёта имаго объясняется разницей климатических условий в местах обитания: на яйлах лёт длится с начала июля до начала сентября, а на южном берегу — с конца мая до середины августа. Питание взрослых

<sup>1</sup> Синонимия этих двух таксонов вызывает большие сомнения. Н. В. Курзенко (личное сообщение) считает, что, скорее всего, экземпляры из Украины относятся не к *K. sesquicinctus*, а к другому виду — *Katamenes dimidiatus* (Brullé, 1832).

<sup>2</sup> К виду *K. flavigularis* следует относить также указания для Крыма *Katamenes arbustorum* (Panzer, 1799) (Тобиас, Курзенко, 1978; Амолин, 2003) и *Katamenes arbustorum tabidus* (Eversmann, 1854) (Kostylev, 1928). Указания *K. flavigularis* для юго-востока Украины (Амолин, 2007) следует относить ко второму виду.

<sup>3</sup> Интересно отметить, что область распространения второго вида *Katamenes* в Крыму охватывает всю равнинную часть полуострова и почти не перекрывается с областью распространения *K. flavigularis*.

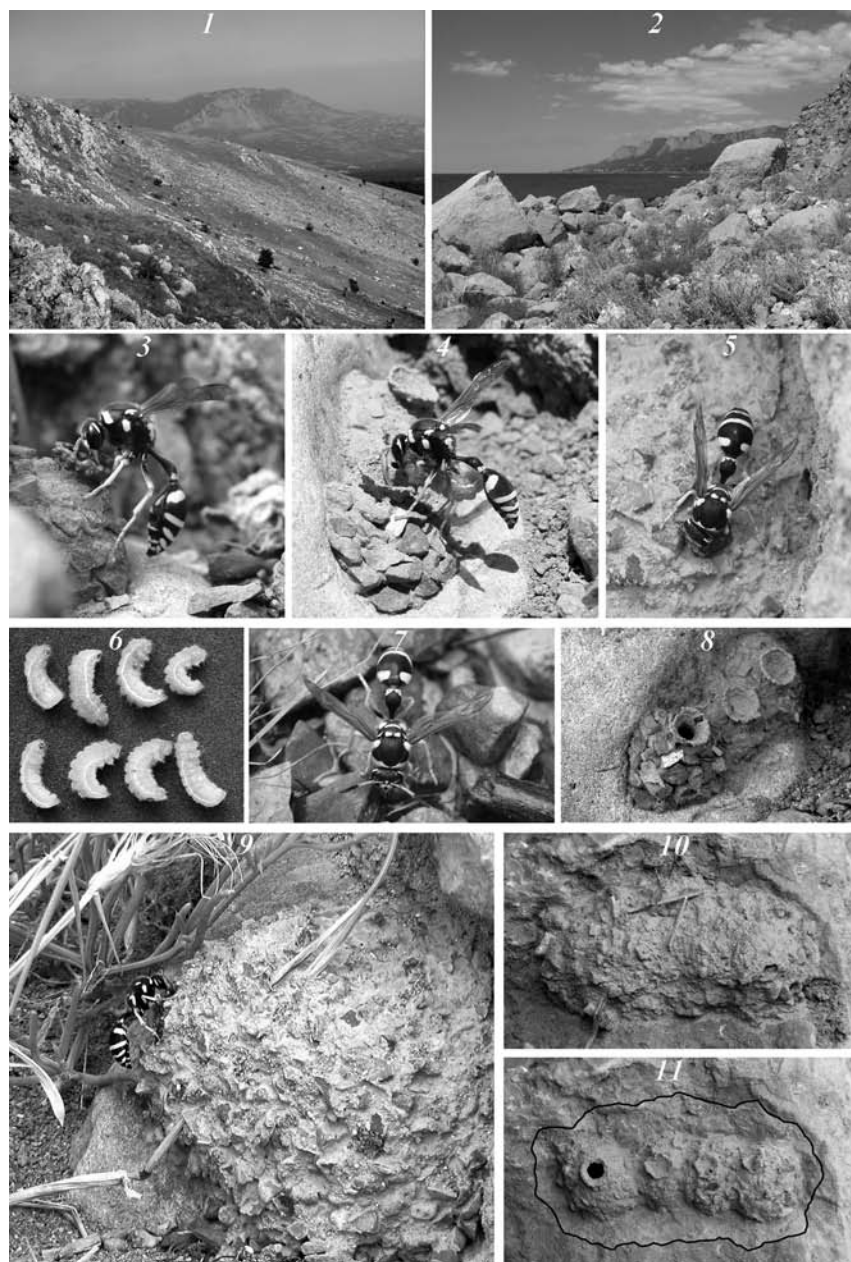


Рис. 1. Гнездование *Katamenes flavigularis*: 1 — станция гнездования на южном склоне Чатырдагской яйлы; 2 — станция гнездования на берегу моря в окрестностях поселка Качивели; 3 — самка, занятая строительством горлышка ячейки; 4 — самка, укладывающая в ячейку гусеницу голубянки; 5 — самка, занятая строительством общего покрытия гнезда; 6 — гусеницы голубянок, извлеченные из одной ячейки; 7 — самка, занятая сбором воды; 8 — одно из гнезд на стадии строительства третьей ячейки, две предыдущие уже запечатаны и покрыты дополнительным слоем замазки; 9 — наиболее крупное из обнаруженных гнезд; 10 — полностью отстроенное гнездо; 11 — то же гнездо с удаленным общим покрытием (его границы отмечены черным контуром), пробка одной из ячеек вскрыта осой-блестяночкой *Stilbum calens* при попытке выхода на свободу после отрождения.

Fig. 1. Nesting of *Katamenes flavigularis*: 1 — nesting station on the south slope of Chatyrdag mountain pasture; 2 — nesting station on the sea coast near Katsyveli village; 3 — female building the collar of the cell; 4 — female putting blue caterpillar into the cell; 5 — female building the general cover of the nest; 6 — blue caterpillars taken out from one cell; 7 — female collecting water; 8 — a nest on the stage of the third cell building; two previous cells have been already sealed and covered by additional mastic layer; 9 — the largest of the found nests; 10 — a completed nest; 11 — the same nest, general cover was moved off (its borders are marked by black contour), the seal of one cell was opened by gold-wasp, *Stilbum calens* trying to come out after eclosion.

ос отмечено на резеде желтой (*Reseda lutea*), льнянке обыкновенной (*Linaria maeditica*), пахучке обыкновенной (*Clinopodium vulgare*) и чабреце (*Thymus* sp.).

Последовательность действий при строительстве гнезд. Строительство гнезда начинается осой с подготовки субстрата. Все изученные гнезда *K. flavigularis* располагались в небольших углублениях камней, в которых, как правило, скапливается некоторое количество земли. Найдя подходящее углубление, самка приступает к его очистке. Она соскребает землю мандибулами и исследует поверхность с помощью антенн. Когда поверхность субстрата подготовлена, оса улетает за порцией строительного материала. Наши наблюдения проведены на берегу моря, где строительный материал в виде глинистой земли и мелких камешков можно было найти повсюду, и самки собирали его, как правило, в 10–20 см от гнезда. На яйлах, где *K. flavigularis* гнездится на участках, покрытых травой, гнезда обнаружены в 50–100 м от дороги, на которой осы собирали строительный материал.

Сбор строительного материала происходит следующим образом. Оса садится на поверхность земли и, увлажняя ее выделяемой изо рта жидкостью, с помощью ротовых органов и передних ног формирует комочек замазки. Затем, держа его в челюстях и освободив передние ноги, она в течение 1–3 с выбирает небольшой камешек, берет его передними ногами и летит к будущему гнезду (участки сбора замазки и камешков находятся на расстоянии 5–10 см друг от друга). Прилетев к камню, самка в нужном месте ставит на него камешек и сразу начинает прикреплять его замазкой. Голова осы в это время направлена внутрь ячейки, так что замазка оказывается с внутренней стороны стенки ячейки, а камешек — с наружной. При укладке камешка он придерживается передними ногами, а нанесение и разглаживание замазки происходит с помощью ротовых органов. Средние и задние ноги выполняют функцию опоры.

Строительство ячейки ведется в следующей последовательности действий. Прежде всего, самка выкладывает первый ряд камешков, составляющих основание стенок ячейки, в виде более или менее правильного кольца или полукольца. Количество камешков в первом ряду и степень его замкнутости зависит от формы углубления в камне и его наклона относительно горизонта. Далее самка переходит к укладке второго и последующих рядов, в каждом из которых количество камешков уменьшается. В результате этого стенки ячейки все больше наклоняются внутрь, а ее полость, в конце концов, приобретает куполообразную форму. Всего на строительство одной ячейки уходит в среднем  $26,7 \pm 1,3$  камешков. Камешки, уложенные в нижние ряды крупнее (средняя масса  $42,2 \pm 5,2$  мг), чем камешки, уложенные в середине ( $31,8 \pm 3,5$  мг) и на верхушке ячейки ( $22,4 \pm 4,4$ ). Это означает, что оса при выборе камешков оценивает их размер, выбирая наиболее подходящие для каждого ряда кладки. Внутренняя поверхность стенок ячейки более выровнена по сравнению с внешней благодаря тому, что оса в момент укладки камешка в стенку совмещает его плоскость, обращенную внутрь ячейки, с плоскостями уже уложенных камешков и тщательно заделывает щели между камешками земляной замазкой.

После почти полного смыкания стенок ячейки в ее верхней части самка начинает приносить только замазку, из которой строится горлышко ячейки. При строительстве горлышка самка разглаживает замазку изнутри мандибулами, а снаружи придерживает ее передними ногами (рис. 1, 3). На строительство горлышка уходит 5–7 порций замазки. После приноса каждых 5–10 порций замазки, как при укладке камешков, так и при строительстве горлышка, оса улетает к ближайшему ручью для пополнения запасов воды, которую она набирает в зобик (рис. 1, 7).

Закончив строительство горлышка ячейки, самка откладывает яйцо. При откладке яйца оса вводит в ячейку конец метасомы и замирает на некоторое время,

изредка вздрагивая. Яйцо (рис. 2, 1) размером 3,6 x 1,1 мм подвешивается на нити длиной около 1 мм в 4–5 мм от входа в ячейку на ее заднюю стенку. После откладки яйца самка улетает на охоту. Жертвами *K. flavigularis* являются гусеницы бабочек-голубянок (рис. 1, б). Останки гусениц этого семейства обнаружены во всех гнездах. В каждую ячейку оса заготавливает от 6 до 11 жертв (в среднем  $8,4 \pm 0,9$ ). Подлетев к гнезду с гусеницей, самка садится на ячейку и начинает проталкивать жертву в горловину ячейки мандибулами, все время придерживая ее передними ногами (рис. 1, 4). Закончив снабжение ячейки провизией, оса запечатывает ее двумя порциями замазки. После этого самка покрывает замазкой наружные стенки ячейки, так что камешки становятся почти не видными (рис. 1, 8). Затем самка, как правило, приступает к строительству следующей ячейки, располагая ее рядом с предыдущей.

Отстроив последовательно несколько ячеек, оса покрывает гнездо общим куполом (рис. 1, 5, 9), состоящим также как и ячейки из камешков и замазки. Для общего покрытия ячеек выбираются более крупные камешки. Средняя масса камешков покрытия в двух изученных гнездах составила  $52,1 \pm 1,3$  мг и  $83,8 \pm 51,1$  мг. Нижний слой общего покрытия гнезда состоит почти исключительно из камешков, а наружный — из чистой земляной замазки (рис. 1, 10).

Показатели гнездостроительной активности. Показатели гнездостроительной активности *K. flavigularis* представлены в таблице 1. Как видно из данных таблицы, строительные работы ведутся довольно быстро. Продолжительность актов по сбору и укладке строительного материала в целом подчиняется нормальному распределению (средние величины примерно равны трем стандартным отклонениям). Наибольшее отклонение от нормального распределения характерно для продолжительности охоты на гусениц. На поимку и доставку одной жертвы у ос уходит от 6 мин до почти 1,5 ч. Такой большой разброс значений этого показателя связан, несомненно, с трудностями обнаружения гусениц и существенным влиянием фактора случайности во время охоты. Кроме того, именно во время охоты самки чаще всего отвлекаются на питание нектаром, посещая цветки растений. Большой разброс в продолжительности времени укладки гусениц в ячейку, возможно, связан с разницей в размерах жертв — крупные гусеницы вводятся через узкое горлышко медленнее, чем мелкие. С чем связан большой разброс продолжительности времени откладки яйца, неясно. Продолжительность времени работ по постройке ячейки и покрытию ее замазкой определяется величиной площади стенок, которая в свою очередь зависит от размеров и формы углубления, в котором располагается ячейка.

Самки ос обычно активны с 8 до 19 ч. За один день при хорошей погоде и удачной охоте им удается построить и снабдить провизией одну ячейку.

Таблица 1. Показатели гнездостроительной активности самок *Katamenes flavigularis*

Table 1. Nest-building activity indexes of *Katamenes flavigularis* females

Показатель	n	min	max	$\bar{x} \pm S_x$ , (p = 0,05)	$\sigma$
Сбор и доставка камешка с порцией замазки, с	28	40	119	$65,7 \pm 5,9$	16,0
Укладка камешка и замазки в стенку ячейки, с	28	47	141	$77,8 \pm 7,5$	20,2
Сбор и доставка порции замазки, с	43	15	110	$51,7 \pm 5,5$	18,5
Укладка порции замазки в горловину ячейки, с	15	45	137	$86,6 \pm 15,2$	30,1
Укладка порции замазки в покрытие ячейки, с	28	27	120	$65,5 \pm 7,1$	19,1
Охота и доставка гусеницы, мин	21	6	84	$37,1 \pm 9,8$	22,9
Укладка гусеницы в ячейку, с	11	15	70	$34,8 \pm 11,3$	19,1
Откладка яйца, с	3	35	110	$68,3 \pm 43,2$	38,2
Строительство всей ячейки, мин	3	70	109	$101,7 \pm 32,5$	28,7
Покрытие запечатанной ячейки слоем земли, мин	3	42	68	$51,0 \pm 16,7$	14,7

Минимальное время гнездостроительного цикла составило 9 ч. При неблагоприятных погодных условиях продолжительность строительства и провиантирования ячейки растягивается до нескольких дней. Общая продолжительность времени, которое уходит на строительство одного гнезда, зависит от количества ячеек. Каждая самка за один сезон гнездования способна, очевидно, отстроить и снабдить провизией несколько гнезд.

Строение и состав гнезд. Полностью отстроенное гнездо *K. flavigularis* выглядит как комок земли, прилепленный к камню (рис. 1, 10), и напоминает гнезда некоторых видов ос рода *Sceliphron* Klug, 1801 (Hymenoptera, Sphecidae). Ячейки всегда располагаются в одной плоскости, мозаично или в один ряд. Количество ячеек в гнездах колеблется от 1 до 9, в среднем  $4,4 \pm 2,0$ . Количество ячеек в гнезде, видимо, определяется размерами углубления в камне, на котором они выстраиваются. Единственное из законченных одна ячейковых гнезд размещалось в углублении, которое не могло вместить больше одной ячейки, при условии их расположения в одной плоскости. Наиболее крупное из обнаруженных гнезд, состоящее из 9 ячеек, имело ширину 8,5 см (рис. 1, 9) и общую массу строительного материала 84,0 г. Ячейки одного гнезда отличаются своими размерами и формой. Диаметр внутренней полости (у основания ячейки) колеблется от 11 до 16 мм (в среднем  $14,1 \pm 0,8$ ). Основание первой ячейки, как правило, имеет форму относительно правильного круга. Каждая следующая ячейка примыкает к предыдущей боком, поэтому первый ряд камешков в ее основании, как правило, имеет форму незамкнутого кольца.

Общее покрытие гнезда представляет собой самостоятельный слой, легко отделяемый от стенок ячеек (рис. 1, 11), а в отдельных местах даже отстоящий от них на некотором расстоянии. В составе строительного материала общего покрытия камешки занимают в среднем 61,4% (по массе), а в составе ячеек — 48,6%. В двух гнездах из 4 и 9 ячеек на покрытие ушло 183 и 702 камешка соответственно. Замаска, идущая на строительство ячеек и общего покрытия, различается по составу используемой для ее приготовления отрываваемой жидкости. Об этом свидетельствуют результаты проведенного нами специального испытания. Стенки ячеек при погружении в воду, хотя и намокают, но не растворяются и восстанавливают свою прочность после высыхания. Материал общего покрытия гнезда при помещении в воду быстро разрушается с образованием мутной взвеси. Кроме того, нами отмечено, что после зимы общее покрытие гнезд часто бывает полностью смыто дождевой водой, при этом ячейки всегда остаются целыми.

Кокон, который личинка сплетает после окончания питания, плотно облегает внутренние стенки ячеек, и тем самым придает им дополнительную прочность. В нижней части ячейки кокон двухслойный. В этом месте между его слоями помещаются несъеденные головные капсулы жертв и их экскременты. Экскременты личинки осы помещаются внутри кокона. Предкуколки *K. flavigularis* имеют изогнутое тело (рис. 2, 2), позволяющее им поместиться внутри кокона. Они очень мягкие, неподвижные, лимонно-желтого цвета. В состоянии предкуколки осы проводят зимнюю диапаузу и окукливаются весной следующего года.

Гнездовые паразиты. В гнездах *K. flavigularis* обнаружено 6 видов различных паразитов (табл. 2). Из них *Leucospis gigas* Fabricius, 1793 (Hymenoptera, Leucospidae) является паразитоидом, развивающимся на предкуколках ос. Муха *Amobia signata* (Meigen, 1824) (Diptera, Sarcophagidae) принадлежит к очень опасным инквилинам. Заражение гнезд происходит, по-видимому, в период провиантирования ячеек. Личинки этой мухи съедают запасенных осой гусениц и при этом способны в поисках пищи пробуривать стенки соседних ячеек. Этот инквилин, однако, был обнаружен только в одном гнезде, в количестве 26 пупариев. Несколько чаще гнезда поражались тремя видами инквилинов из семейства ос-блестянок

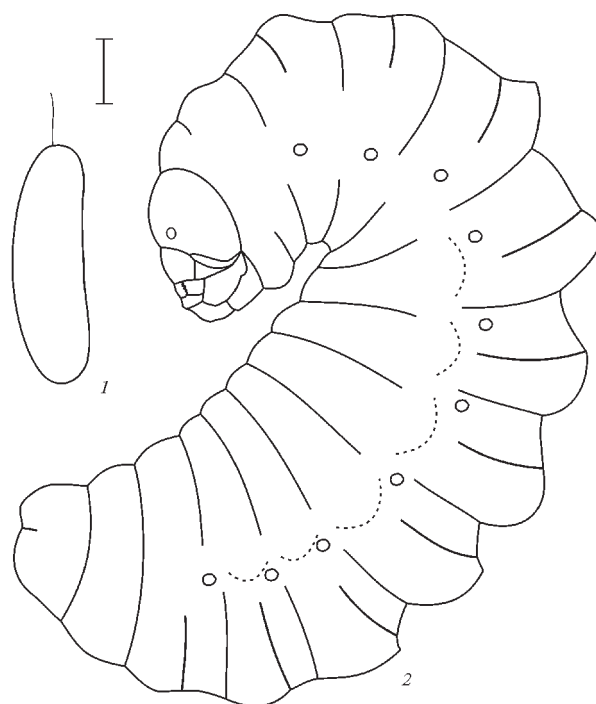


Рис. 2. Преимагинальные стадии *Katamenes flavigularis*: 1 — яйцо; 2 — предкуколка. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 2. Immature instars of *Katamenes flavigularis*: 1 — egg; 2 — prepupa. Scale bar — 1 mm.

Таблица 2. Зараженность гнезд и ячеек *Katamenes flavigularis* паразитами

Table 2. Damage rate of the *Katamenes flavigularis* nests by parasites

Вид паразита	Всего поражено		Доля поражения, %	Пункты находок
	гнезд	ячеек		
<i>Leucospis gigas</i> Fabricius, 1793	1	1	1,4	Лисья бухта
<i>Amobia signata</i> (Meigen, 1824)	1	5	7,2	Лисья бухта
<i>Stilbum calens</i> (Fabricius, 1781)	2	6	8,7	окр. пгт Кацивели, Лисья бухта
<i>Chrysis</i> ( <i>Tetrachrysis</i> ) sp.	2	2	2,9	окр. Симферополя
Chrysididae gen. sp.	1	2	2,9	г. Демерджи
Tachinidae gen. sp.	4	7	10,1	окр. пгт Кацивели, Лисья бухта
Гибель личинки по неизвестным причинам	3	3	4,3	окр. пгт Кацивели, Лисья бухта, Симферополь
Всего пораженных	10	26	38,2	Все, кроме г. Чатырдаг

(Hymenoptera, Chrysididae). Один из них остался не определенным даже до рода, так как были найдены только его пустые коконы, из которых уже вышли имаго. Все обнаруженные паразиты свободно выходили только из недостроенных гнезд. Если же гнездо имело общее покрытие, они, как правило, не могли покинуть его и гибли, преодолев только стенку ячейки (рис. 1, II).

Во многих гнездах обнаружены также пупарии и погибшие взрослые особи мух-тахин (Diptera, Tachinidae). Очевидно, они попали в ячейки осы вместе с жертвами — гусеницами голубянок. Обычно в одной ячейке осы находилось не более одной особи этих мух, в редких случаях — две. Формально, мухи-тахины не принадлежат к паразитам *K. flavigularis*, однако, несмотря на это, их присутствие в ячейках всегда вызывало гибель потомства осы. Общая гибель потомства составила 38,2%. В

одном из пунктов (г. Чатырдаг) все обнаруженные гнезда (три гнезда с 16 ячейками) оказались свободными от паразитов. Наибольшее поражение ячеек зарегистрировано в урочище Лисья бухта близ Карадагского природного заповедника.

### Обсуждение

Разнообразие гнездовых построек ос подсемейства Eumeninae чрезвычайно велико. Большинство этих ос заселяют готовые полости, часть видов гнездится в почве, часть — строят свободные ячейки, прикрепляя их к растениям или к поверхности камней (Малышев, 1966; Spradbery, 1973; Iwata, 1976; Cowan, 1991). Особенности строения гнезд ос рода *Katamenes* впервые были отмечены Ж. А. Фабром (1898). К ним можно отнести четко выраженную куполообразную форму ячеек и использование камешков как основного материала для их строительства. Эти характерные черты присущи и гнездам *K. flavigularis*. Специфической особенностью гнезд *K. flavigularis* является общее покрытие, пока, кроме этого вида, отмеченное только у *K. arbustorum* (Blüthgen, 1961). На наш взгляд, такое покрытие аналогично конечным пробкам гнезд многих видов складчатокрылых ос, гнездящихся в готовых полостях. Во-первых, покрытие и конечная пробка гнезд выполняют одну и ту же функцию — обеспечивают дополнительную защиту гнезда. Во-вторых, покрытие строится не как обмазка ячеек, а как самостоятельный слой, то есть является, подобно пробке гнезда, его самостоятельным структурным элементом. И наконец, покрытие гнезд *K. flavigularis* легко разрушается водой, так же, как и конечные пробки гнезд других складчатокрылых ос, в отличие от строительного материала стенок и пробок их ячеек (Иванов, Фатерыга, 2003, 2006). Если придерживаться гипотезы происхождения свободных ячеек гнезд ос-эвменин от ячеек гнезд, которые строились в готовых полостях (Курзенко, 1980; Иванов, Фатерыга, 2007), то можно предположить, что инстинкт строительства общего покрытия гнезда у *K. flavigularis* берет свое начало от инстинкта строительства конечной пробки гнезда предка ос рода *Katamenes*. То есть покрытие гнезд *Katamenes* следует считать гомологом конечной пробки гнезд складчатокрылых ос, заселяющих готовые полости.

Общее покрытие гнезд *K. flavigularis* помимо придания гнезду устойчивости от механических повреждений эффективно выполняет функцию его защиты от хищников и паразитов. Даже если они успевают проникнуть в гнездо до завершения постройки покрытия и отложить свои яйца, как это делают, например, обнаруженные нами инквилины, ячейки гнезд *K. flavigularis* становятся для них смертельной ловушкой. Кроме того, общее покрытие хорошо маскирует гнездо. Под ним скрываются характерные выпуклости боковых стенок ячеек и горловины, более всего выдающие присутствие гнезда. Эффект маскировки усиливается тем, что в состав покрытия оса включает стебли растений, нависающие над гнездом (рис. 1, 9). Аналогичное общее покрытие имеют гнезда ос из близкого к *Katamenes* рода *Delta*. Покрытие гнезд *Delta campaniforme* (Fabricius, 1775) состоит из двух слоев, из которых наружный — рыхлый и непрочный, также выполняет в основном маскировочную функцию (Jayakar, Spurway, 1968).

Выявленные нами особенности гнездования *K. flavigularis* позволяют отметить некоторые важные отличия гнездостроительных и охотничьих инстинктов этого вида от также обитающего в Крыму вида *K. sesquicinctus*. Во-первых, *K. sesquicinctus*, в отличие от *K. flavigularis*, заготавливает для своих личинок гусениц совок (Амолин, Ефетов, 2001). Во-вторых, самки этого вида никогда не строят общего покрытия гнезд, ограничиваясь лишь покрытием ячеек относительно тонким слоем замазки. Еще одно отличие состоит в том, что гнезда *K. sesquicinctus* чаще всего располагаются на абсолютно ровной поверхности камня, а не в более или менее выраженных углублениях. Необходимость углубления (гомолога полости) и наличие общего покрытия (гомолога конечной пробки) в гнездах *K. flavigularis* и отсутствие этих



признаков гнезд у *K. sesquicinctus* позволяют высказать предположение о большей эволюционной продвинутости вида *K. sesquicinctus* по сравнению с *K. flavigularis*.

Стоит отметить, что некоторые одиночные пчелы также строят ячейки своих гнезд, используя камешки (Eickwort, 1975). Но в отличие от *Katamenes*, пчелы сначала строят ячейку из пластических материалов, а затем используют камешки для ее наружной облицовки. При этом каждый из этих двух видов строительного материала укладывается в стенку последовательно и отдельно. В частности, так ведет себя, например, пчела *Megachile (Chalicodoma) lefebvrei* Lepelletier, 1841, гнездящаяся в Крыму (Иванов, 1993). Самка сначала полностью возводит стенки ячейки из земляной замазки, а затем покрывает их слоем камешков, каждый из которых укладывается на комочек предварительно принесенной растительной замазки.

Ранее, в ходе исследования строения гнезд некоторых видов диких пчел-жильцов (по терминологии Мальшева) подсемейства Megachilinae и одиночных ос-жильцов подсемейства Eumeninae, нами уже были отмечены элементы параллелизма в развитии их гнездостроительных инстинктов (Иванов, Фатерыга, 2007). В случае с *K. flavigularis* обращено внимание на сходство в строении его гнезд с пчелой *M. lefebvrei*, строящей свободные гнезда. Обнаруженное сходство, так же, как и выявленное ранее сходство гнезд ос- и пчел-жильцов, является следствием параллельного развития строительных инстинктов в сходных условиях гнездования. При этом очень похожая гнездовая конструкция у ос и у пчел возводится с помощью совершенно разных приемов и с использованием разных (отчасти) строительных материалов.

## Выводы

Оса *K. flavigularis* в Крыму обитает в горной части полуострова, преимущественно на южном берегу и яйлах. Вид дает одно поколение в году. Самцы опережают появление самок на 5 сут. Период лёта на яйлах длится с начала июля до начала сентября, на южном берегу — с конца мая до середины августа. Зимуют предкуколки в гнездах.

Самки устраивают гнезда в неглубоких углублениях отдельно лежащих камней, на скалах, каменистых осыпях и морских берегах. Ячейки куполообразной формы, располагаются в одной плоскости, прилегая боками друг к другу. Стенки ячеек строятся из небольших камешков, скрепленных земляной замазкой. Горлышки ячеек изготавливаются из чистой замазки. Каждая ячейка после запечатывания обмазывается дополнительным слоем чистой земляной замазки. Законченное гнездо покрывается отдельным слоем общего покрытия, состоящим из камешков и замазки. Полностью отстроенные гнезда содержат от 1 до 9 ячеек.

Яйцо откладывается до провиантирования и подвешивается на нити к задней стенке ячейки. Самки охотятся на гусениц голубянок, которых заготавливают по 6–11 в каждую ячейку.

В Крыму гнезда *K. flavigularis* поражаются паразитоидом *L. gigas* и четырьмя видами инквилинов (муха *A. signata* и три вида ос-блестянок), а также мухами-тахинами, попадающими в гнезда вместе с жертвами. Общая гибель потомства в гнездах составляет 38,2%.

Авторы признательны Н. В. Курзенко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток) за помощь в определении ос рода *Katamenes* из Украины и Ю. Г. Вербесу (Институт защиты растений УААН, Киев) за определение двукрылых.

Амолин А. В. Складчатокрылые осы подсемейства Eumeninae Крыма // Тез. доп. VI з'їзду Україн. ентомол. т-ва. — Ніжин, 2003. — С. 5.

Амолин А. В. Анализ фауны ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) Юго-Восточной Украины // Исследования по перепончатокрылым насекомым : Сб. науч. работ. — М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. — С. 112–122.

- Амолин А. В., Ефетов К. А. Новые сведения о провизии, запасаемой осой *Katamenes sesquicinctus* (Hymenoptera, Vespidae) для питания собственных личинок // Вестн. зоологии. — 2001. — 35, № 5. — С. 8.
- Иванов С. П. Гнездование пчел-каменщиц, обнаруженное в Крыму // Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем: Сб. материалов межресп. науч.-практич. конф. — Краснодар, 1993. — Ч. 1. — С. 91.
- Иванов С. П., Амолин А. В., Фатерыга А. В. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae, Eumeninae) Карадагского природного заповедника и Восточной части Южного берега Крыма: видовой состав и структура биоразнообразия // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природн. заповедника. — Симферополь: СОНАТ, 2004. — Кн. 1. — С. 307–322.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биология гнездования *Ancistrocerus nigricornis* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму // Изв. Харьков. энтомол. об-ва. — 2003 (2004). — 11, вып. 2. — С. 154–163.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В. Биология гнездования одиночной складчатокрылой осы *Syneuodynerus egregius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму // Вестн. зоологии. — 2006. — 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) // Исследования по перепончатокрылым насекомым: Сб. науч. работ. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. — С. 205–218.
- Курзенко Н. В. Обзор одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР: Дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1978. — 339 с.
- Курзенко Н. В. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) // Параллелизм и направленность эволюции насекомых. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 88–114.
- Курзенко Н. В. Обзор родов одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР // Перепончатокрылые Дальнего Востока. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 81–112.
- Курзенко Н. В. Семейство Vespidae — Складчатокрылые осы // Определитель насекомых Дальнего Востока России. — СПб.: Наука, 1995. — Т. 4: Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. — Ч. 1. — С. 295–324.
- Мальшев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. — М.; Л.: Наука, 1966. — 329 с.
- Тобиас В. И., Курзенко Н. В. Семейство Eumenidae // Определитель насекомых Европейской части СССР. — М.; Л.: Наука, 1978. — Т. 3: Перепончатокрылые. — Ч. 1. — С. 152–173.
- Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых / Пер. с франц. — СПб.: Изд-во А. Ф. Маркса, 1898. — 590 с.
- Фатерыга А. В. Крымские виды одиночных складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae, Eumeninae), рекомендуемые для внесения в Красную книгу Украины // Рідкісні та зникаючі види комах і концепції Червоної книги України (За матер. доп. наук. конф.). — К., 2005. — С. 118–121.
- Blüthgen P. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptera) // Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie. — 1961. — N 2. — S. 1–252.
- Cowan D. P. The solitary and presocial Vespidae // The Social Biology of Wasps. — Ithaca; London: Cornell University Press, 1991. — P. 33–73.
- Eickwort G. C. Nest building behavior of mason bee *Hoplitis anthocopoides* (Hymenoptera: Megachilidae) // Zeitsch. Tierpsychol. — 1975. — 37. — P. 237–254.
- Giordani Soika A. Notulae vespilogicae. V. Biogeografia e sistematica del sottogenere *Katamenes* (M. W.) // Boll. Mus. Civ. Stor. Nat. Venezia. — 1958. — 11. — P. 57–68.
- Gusenleitner J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 11: Die Gattungen *Discoelius* Latreille 1809, *Eumenes* Latreille 1802, *Katamenes* Meade-Waldo 1910, *Delta* Saussure 1855, *Ischnogasteroides* Magretti 1884 und *Pareumenes* Saussure 1855 // Linzer Biol. Beitr. — 1999. — 31, H. 2. — S. 561–584.
- Iwata K. Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera. — New Dehly: Amerind Publishing Company, 1976. — 536 p.
- Jayakar S. D., Spurway H. The nesting activities of the vespoid potter wasp *Eumenes campaniformis* esuriens (Fabr.) compared with the ecological similar sphecoid *Sceliphron madraspatanum* (Fabr.) (Hymenoptera) // J. Bombay Nat. Hist. Soc. — 1968. — 65, N 1. — P. 148–181.
- Kostylev G. Materialien zur Kenntnis der Vespidenfauna der östlichen Krim // Entomol. Mitt. — 1928. — 17, N 6. — S. 398–407.
- Spradbery J. P. Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps. — Washington: University of Washington Press, 1973. — 408 p.
- Vecht J. van der, Fischer F. C. J. Palaeartic Eumenidae // Hymenopterorum Catalogus. — 1972. — Pars 8. — P. 1–199.