

УДК 595.797 (571.5/6)

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РОЮЩИХ ОС
(HYMENOPTERA, SPHECIDAE) ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И
ДАЛЬНОГО ВОСТОКА РОССИИ**

П.Г. Немков

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке к настоящему времени обнаружено 319 видов сфецид из 59 родов. В литературе имеются данные об отдельных чертах биологии 137 видов этих ос из 318, обитающих в данном регионе. Автором проведены полевые и лабораторные наблюдения, касающиеся тех или иных аспектов жизнедеятельности 78 видов сфецид. В данной статье обобщены и проанализированы данные о преимагинальном развитии роющих ос, сезонной и суточной активности, питании имаго, приготовлении гнезд различных типов, провиантировании гнезда и откладке яйца самками, поведении самцов, паразитах и хищниках этих ос. Большинство видов сфецид Восточной Сибири и Дальнего Востока имеют 2 генерации на юге региона и 1 генерацию в более северных районах. Максимальной численности во всех районах роющие осы достигают во второй половине июля. Имаго питаются главным образом на представителях сем. *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae* и *Liliaceae*, причем отдают явное предпочтение сельдерейным (*Apiaceae*). Роющие осы охотятся на пауков (29 видов ос) и насекомых из 10 отрядов: *Hymenoptera* являются жертвами 98 видов ос, *Diptera* — 92, *Lepidoptera* — 24 (гусеницы — 17, имаго — 7), *Coleoptera* — 23, *Orthoptera* — 16, *Hymenoptera* — 10, *Heteroptera* — 9, *Thysanoptera* — 4, *Psocoptera* — 4, *Ephemeroptera* — 1. Девять видов сфецид из родов *Nysson* и *Nippononysson* являются первичными клептопаразитами близкородственных ос из трибы *Gorytini*.

Роющие осы — одно из крупнейших семейств жалящих перепончатокрылых, включающее около 8000 видов мировой фауны, относящихся к 230 родам (Bohart, Menke, 1976). В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке к настоящему времени обнаружено 319 видов сфецид из 59 родов (Немков, 1993).

Характерной биологической особенностью роющих ос является забота о потомстве, заключающаяся в приготовлении самками специальных гнезд и снабжении их провизией для личинок: парализованными или, иногда, убитыми насекомыми и пауками. Охотясь на различных насекомых, в том числе и на опасных вредителей сельского и лесного хозяйства, осы играют важную роль в регуляции их численности. Сфециды имеют важное практическое значение как опылители цветковых растений; некоторые орхидные, например, опыляются исключительно роющими осами. Кроме того, сфециды представляют большой интерес для этологии, зоопсихологии и даже кибернетики, так как в процессе эволюции у них выработался уникальный по сложности комплекс родо-видоспецифичных поведенческих актов, связанных с заботой о потомстве. Роющие осы, как правило, ведут одиночный образ жизни, но отдельные их виды демонстрируют те или иные формы пресоциального поведения, изучение которого дает много ценной информации для решения вопроса происхождения общественного образа жизни у насекомых.

Специально биология роющих ос в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке ранее не изучалась. В литературе имеются данные об отдельных чертах биологии 137 видов этих ос, обитающих в данном регионе. Нами проведены полевые и лабораторные наблюдения, касающиеся тех или иных аспектов жизнедеятельности 78 видов сфецид.

Преимагинальное развитие. Яйцо 1–3 мм, беловатое или желтоватое, слабо изогнутой продолговатой формы, заметно утолщающееся к заднему концу (рис. 1, 1), имеет плотный хорион. Инкубационный период 1–4 дня. Личинка гименоптероидного типа: веретеновидной формы, голая, безногая, с мягкими непигментированными покровами (Evans, 1959). Ее тело состоит из головной капсулы и 13 сегментов (рис. 1, 2, 3). Вылупившаяся из яйца личинка 1-го возраста прогрызает покровы хозяина (обычно, мягкую соединительную мембрану между склеритами) и начинает поедать его внутренние ткани и гемолимфу. Личинка питается 1–2 недели, линяя за это время 4–5 раз (Фабр, 1914; Olberg, 1959). Уничтожив запас провизии, личинка плетет кокон и проводит в нем в состоянии покоя (предкуколки) некоторое время — от 1–4 недель у первой генерации бивольтинных видов, до 10–11 месяцев у моновольтинных и второй генерации бивольтинных видов,

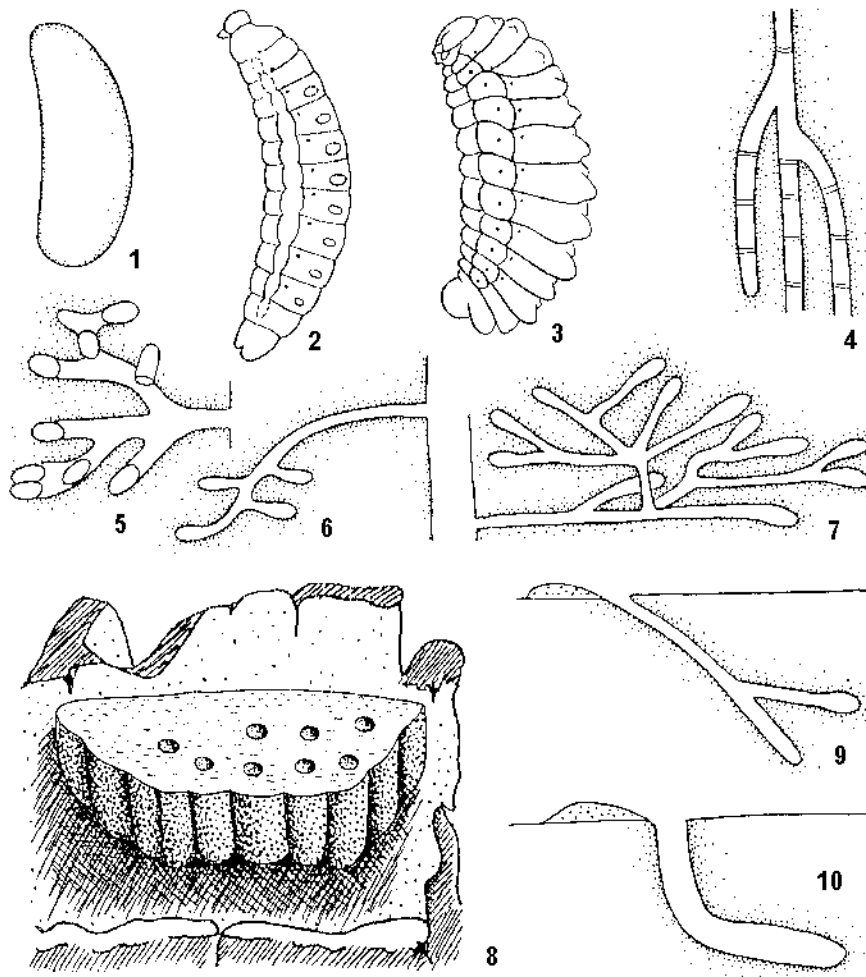


Рис. 1. Яйцо, личинки и гнезда роющих ос.

1 — яйцо *Oxybelus bipunctatus* Oliv.; 2, 3 — личинки: 2 — *Diodontus* sp., 3 — *Mellinus arvensis* L.; 4–10 — гнезда: 4 — *Pempredon* sp., 5 — *Crossocerus walkeri* Shuck., 6 — *Philanthus triangulum* F., 7 — *Ectemnius cavifrons* Thomson, 8 — *Sceliphron* sp., 9 — *Vembix rostrata* L., 10 — *Prionyx mocsaryi* Kohl.
(По: Фабр, 1914; Казенас, 1972; Evans, 1959; и ориг.)

которые в этом состоянии зимуют, превращаясь в куколку лишь весной следующего года. У гнездящихся в грунте ос кокон крепкий, инкрустированный песчинками, овально-сферической формы. А у сфецид, уст-

раивающих гнезда в древесине, он обычно более мягкий, кожистый, иногда с вкраплениями оставшихся от съеденных жертв кусочками хитина, цилиндрической или наперстковидной формы. Продолжительность стадии куколки от 1 недели до 2 месяцев. Взрослая оса, вышедшая из куколки, остается в коконе некоторое время до затвердевания покровов, после чего прогрызает его стенку и вылезает наружу. Самцы обычно появляются на 3–7 дней раньше самок.

Сезонная активность. Роющие осы — теплолюбивые насекомые и в изучаемом регионе встречаются лишь с поздней весны до ранней осени. Зарегистрированы следующие даты самой ранней и самой поздней поимки этих ос: в г. Ангарске Иркутской обл. — 5 июня (*Diodontus minutus* F.) и 17 сентября (*Tachysphex pompiliformis* Pz.), а в окрестностях г. Владивостока — 3 мая (*Lindeniuss panzeri* Vander Linden) и 8 октября (*Mellinus arvensis* L.) соответственно, хотя в 1989 году здесь несколько самцов *Carinostigmus filippovi* Guss. было отловлено 13 апреля, во время необычайно сильной для этого времени года оттепели. Большинство видов сфецид Восточной Сибири и Дальнего Востока имеют 2 генерации на юге региона и 1 генерацию в более северных районах. Максимальной численности во всех районах роющие осы достигают во второй половине июля.

Суточная активность. Максимально активны сфециды в теплую, солнечную, безветренную погоду. Во время дождя или сильного ветра осы скрываются в различных убежищах: на нижней поверхности листьев растений, под камнями, в различных трещинах, расщелинах и т.п. Самки, строящие или провиантирующие гнезда, обычно переживают непогоду в них. Мы наблюдали в Приморье, как во время внезапно начавшегося дождя, вслед за самками *Rhopalum clavipes* L., гнездившимися в ходах ксилофагов в древесном стволе, в эти же ходы стали заползать и самцы того же вида, летавшие неподалеку. В соседних, более крупных отверстиях прятались самки *Crossocerus vagabundus* Pz. и *Ectemnius dives* Lep. et Brullé. Аналогичной была реакция на дождь самцов и самок *Lestica camelus* Ev. в Иркутской обл.

В течение дня активность различных видов сфецид изменяется сходным образом: первые осы появляются в местах гнездования в 9–10 часов, после чего количество активных особей быстро увеличивается, достигая максимума в 12–15 часов, потом довольно медленно уменьшается до 21–22 часов. В качестве типичного примера можно привести наши наблюдения над *Oxybelus bipunctatus* Oliv. в Приморском крае (рис. 2). Позднее 22 часов ни одной активной осы замечено не было. Не зарегистрированы случаи поимки сфецид светоловушкой. На ночь роющие осы, как правило, устраиваются в различных укрытиях, естественных или приготовленных ими. Самки

ственных или приготовленных ими. Самки часто ночуют в незаконченных гнездах, одновременно обеспечивая защиту себе и своему будущему потомству. Самцы *Vembix* роют себе для этой цели небольшие норки в песке. А самцы *Ammophila* и некоторых других родов подсем. Sphecinae проводят ночь в состоянии оцепенения, ухватившись челюстями и передними ногами за стебли и ветки растений (Olberg, 1959; Казенас, 1972; наши наблюдения над *Ammophila pubescens* Curtis и *A. sabulosa* L.).

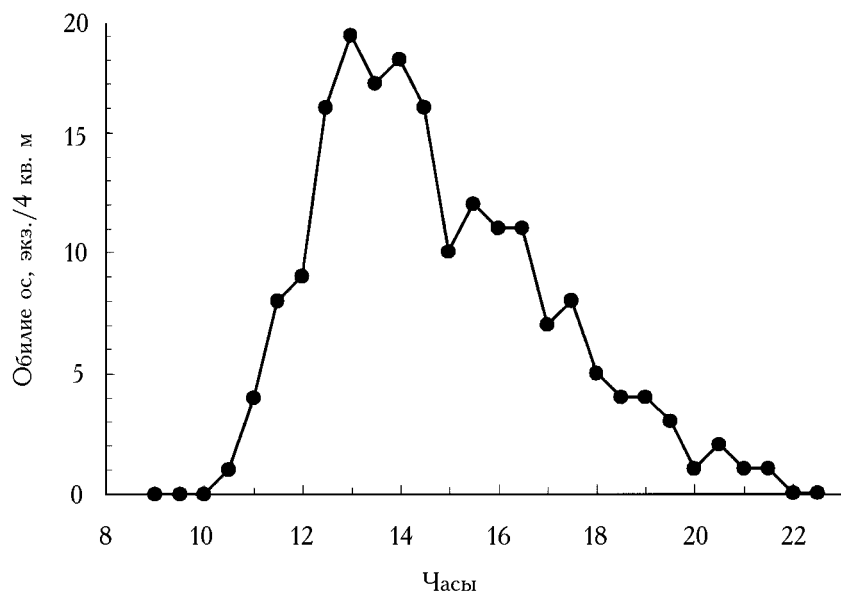


Рис. 2. График дневной активности *Oxybelus bipunctatus* Oliv. на гнездовом участке в окрестностях с. Каменушки Приморского края 3.VIII.1982 г.

Питание имаго. Продолжительность жизни имаго составляет 1—2 месяца. Резервных запасов тела хватает осе лишь на 1—2 недели (по нашим наблюдениям в лаборатории, при оптимальных условиях содержания, но без подкормки *Passaloecus monilicornis* Dhlb. и *Mellinus arvensis* L. погибали в среднем через 8 дней). Поэтому для поддержания своей жизнедеятельности сфециды вынуждены изыскивать источники дополнительного питания, самым доступным из которых является цветочный нектар. Палеарктические виды роющих ос посещают цветковые растения более 30 семейств (Olberg, 1959; и др.). В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке эти осы питаются главным образом на представителях сем. Apiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Polygonaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Lamiaceae и Liliaceae, причем отдают явное предпоч-

тение сельдерейным (Ariaceae). Например, 7.VII.1983 в окрестностях Ангарска на цветущем борщевике *Heracleum* sp. нами за 2 часа было собрано более 80 экземпляров сфецид, относящихся к 17 видам подсем. Pemphredoninae, Nyssoninae, Crabroninae и Philanthinae. Среди роющих ос очевидно нет монофагов или узких олигофагов, т.к. они посещают практически все цветущие растения, нектарники которых доступны для их ротовых органов.

Сфециды охотно питаются падью, выделяемой равнокрылыми. Отмечены даже случаи, когда осы активно отгоняли от питающихся на растениях тлей их покровителей — муравьев-"пастухов" (наши наблюдения за *Gorytes fallax* Handl.). Пьют роющие осы и сладкий сок деревьев, особенно березовый и кленовый, вытекающий из различных механических повреждений коры. Самки *Philanthus triangulum* поедают нектар, который выдавливают из зобика пойманных ими рабочих особей медоносной пчелы *Apis mellifera* L. (Фабр, 1914).

Кроме углеводной пищи имаго сфецид факультативно используют и гемолимфу насекомых, пойманных ими для выкармливания личинок. Так, виды рода *Pryonix* прокалывают своими удлинёнными ротовыми органами шейную мембрану уже парализованных ими саранчовых и пьют вытекающую жидкость (Steiner, 1983). Охотящиеся на гусениц самки *Amphiphila* и *Podalonia* слизывают гемолимфу, вытекающую из места укола жалом или рта жертвы (Olberg, 1959; наши наблюдения за *Podalonia affinis* Kirby). Высасывание тлей взрослыми особями отмечено для представителей родов *Passaloecus* и *Pemphredon* (Bohart, Menke, 1976).

Приготовление гнезда. Сфециды Восточной Сибири и Дальнего Востока устраивают гнезда до поиска добычи. Исключением являются некоторые виды родов *Podalonia* и *Sphex*, охотящиеся до строительства гнезда, и клептопаразиты — представители трибы Nyssonini.

Гнезда роющих ос (рис. 1, 4–10) могут быть одно- или многоячейковые. Последние делятся, в зависимости от взаимного расположения ячеек, на линейные, ветвистые, линейно-ветвистые и кучевые (Малышев, 1931). В изучаемом регионе встречаются гнезда всех этих разновидностей, хотя линейно-ветвистые довольно редки, их делают лишь несколько видов из триб Pemphredonini и Crabronini, а свободные кучевые гнезда лепят только 2 вида рода *Sceliphron* и *Pison koreense* Rad.

Место расположения и строение гнезда постоянны не только у всех видов, но часто и у подродов, родов, триб и даже подсемейств сфецид. Поэтому обычно можно легко предугадать — какое гнездо имеет тот или иной вид (если это не известно), пользуясь сведениями о близкородственных таксонах сфецид. По месту расположения все гнезда можно разделить на следующие типы:

I. Подземные гнезда.

1А. Подземные гнезда в естественных полостях. — Некоторые виды роющих ос (особенно гнездящиеся в плотном грунте) факультативно используют покинутые гнезда других жалящих перепончатокрылых и другие подходящие по форме и размеру полости. Не замечено, чтобы какой-либо вид постоянно гнезился таким способом.

1Б. Подземные гнезда, вырытые самками в грунте. — Большинство видов (53,5%) сфецид изучаемого региона имеет гнезда этого типа.

II. Надземные гнезда.

2А. Надземные гнезда в естественных полостях. — Ряд видов (14,2%) восточносибирских и дальневосточных сфецид устраивает гнезда в ходах ксилофагов в древесине, пустотелых стеблях растений, старых галлах орехотворок и т.п. Причем представители родов *Chalybion*, *Isodontia* и *Hoplammophila* не ограничиваются пустотами в растительных тканях, используя для гнездования любые подходящие для этого полости, такие как щели в камнях, пустоты в швах кирпичной кладки стен домов, покинутые лепные гнезда *Sceliphron*.

2Б. Надземные гнезда, изготовленные самками в растительных тканях или ином субстрате. — Некоторые виды роющих ос выгрызают гнезда в гнилой древесине, в стеблях и ветках растений с мягкой сердцевинной. Известны случаи приготовления осами гнезд в выветренном растворе швов каменных домов и плитах из полистирола. Без тщательных наблюдений в природе бывает трудно разграничить гнезда типов 2А и 2Б, т.к. самки склонны занимать уже существующие полости в субстрате, в той или иной степени обустривая их сообразно своим потребностям. Поэтому, помимо гнезд от начала и до конца изготовленных осами, к типу 2Б отнесены и гнезда видов, для которых отмечена деятельность, направленная на изменение формы или объема гнездовой полости: приготовление дополнительных отнорков или ячеек в субстрате, обмазывание стенок ячеек глиной и т.п. Всего к этому типу относятся гнезда 28,9% видов сфецид региона.

2В. Свободные лепные гнезда из глины. — В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке лишь *Sceliphron deforme* Smith, *S. destillatorum* Illiger и *Pison koreense* Rad. (0,9% видов региона) лепят гнезда из влажного глинистого грунта, который самки берут с берегов различных водоемов. Эти гнезда состоят из нескольких десятков (от 20 до 80) примыкающих друг к другу ячеек, объединенных общей глиняной оболочкой, которой самка покрывает гнездо после завершения провиантирования всех ячеек.

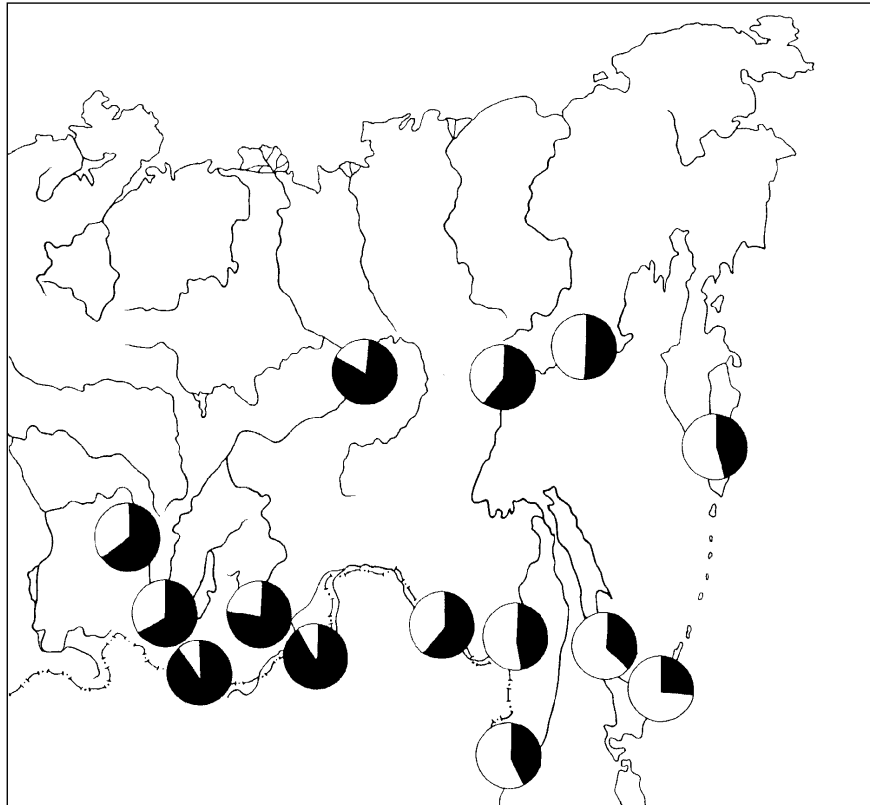


Рис. 3. Соотношение видов роющих ос, устраивающие надземные (светлый сектор) и подземные (темный сектор) гнезда, в различных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока

В различных районах изучаемого региона соотношение видов ос, строящих подземные и надземные гнезда, разное, причем в прибрежных районах Дальнего Востока (кроме Магаданской обл. и севера Хабаровского края) преобладают сфециды, строящие надземные гнезда, а на остальной территории региона наблюдается обратная картина (рис. 3). Данное явление можно объяснить исходя из различий в природно-климатических условиях этих мест, т.к. по нашим наблюдениям имеется положительная корреляция между относительным обилием гнездящихся в надземных гнездах видов роющих ос, с одной стороны, и среднегодовым количеством осадков и средней многолетней температурой января в этом районе, с другой.

Постройке гнезда предшествует выбор осой места, которое должно отвечать ряду требований: обеспечивать оптимальные для развития личинок условия температуры и влажности (для гнезд всех типов), иметь естественные полости нужной формы и объема (для гнезд типа 1А и 2А) или субстрат с подходящими физико-механическими свойствами (для гнезд типа 1Б и 2Б), быть защищенным от воздействия атмосферных осадков (что особенно важно для гнезд типа 2В) и т.д. Следствием столь высоких требований является очень плотное заселение роющими осами различных таксонов всех пригодных для этого мест. Так, в небольшом заброшенном песчаном карьере на окраине г. Ангарска гнездились 27 видов сфецид из 6 подсемейств, а на одиноко стоящем сухом стволе кедровой сосны *Pinus sibirica* в бухте Кадильной на оз. Байкал нами обнаружено 12 видов роющих ос из подсем. Pemphredoninae и Crabroninae. Очевидно, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке именно отсутствие пригодных для гнездования мест является основным фактором, препятствующим широкому расселению многих видов сфецид.

Подземное гнездо (рис. 1, 6, 9, 10) состоит из вертикального или наклонного тоннеля, длина которого обычно составляет 5–25 см, (у отдельных видов может достигать 2 м и более) и 1 или нескольких ячеек — слегка расширенных по сравнению с тоннелем камер, соединенных с ним коротким отнорком. При рытье такого гнезда роющие осы обычно пользуются мандибулами для рыхления грунта и передними ногами, снабженными тарзальным гребнем из жестких щетинок, для удаления из гнезда разрыхленной земли. Если гнездо строится в легком грунте, то мандибулы могут вообще не использоваться. Самки многих гнездящихся в земле видов сфецид имеют широкое и плоское пигидиальное поле, которым они выталкивают частицы субстрата из норки. Самки *Ammophila* и *Belomicrus* выносят грунт из гнезда с помощью псаммофора — своеобразной "корзины" из рядов щетинок, расположенных на передних ногах и нижней поверхности головы.

При строительстве наземного гнезда в растительных тканях (рис. 1, 4, 5, 7) сфециды выгрызают мандибулами частицы субстрата и выталкивают их наружу пигидиальным полем, которое у этих ос обычно узкое, продольно вогнутое. Свободные гнезда из влажной глины (рис. 1, 8) самки *Sceliphron* лепят с помощью мандибул.

Провиантирование гнезда и откладка яйца. После того как 1-я (или единственная) ячейка приготовлена, самка улетает на охоту. Многие гнездящиеся в земле осы на время своего отсутствия засыпают вход в гнездо песком или мелкими камешками.

Добычей роющих ос являются насекомые, относящиеся к 17 отрядам, и пауки (Bohart, Menke, 1976). Сфециды Восточной Сибири и Дальнего Востока охотятся на пауков (29 видов ос) и насекомых из 10 отрядов: Homoptera являются жертвами 98 видов ос, Diptera — 92, Lepidoptera — 24 (гусеницы — 17, имаго — 7), Coleoptera — 23, Orthoptera — 16, Hymenoptera — 10, Heteroptera — 9, Thysanoptera — 4, Psocoptera — 4, Ephemeroptera — 1 (рис. 4).

Самки ловят свою добычу на листьях и других вегетативных частях растений, на поверхности земли, иногда в полете. Представители рода *Podalonia*, охотящиеся на гусениц совок (Noctuidae), выкапывают их из земли (Olberg, 1959; Казенас, 1972; наши наблюдения за *P. affinis* Kirby). Пойманную добычу осы обычно парализуют одним или несколькими уколами жала в определенные точки тела, как правило, вблизи основных нервных узлов жертвы. Обработанные таким образом членистоногие теряют способность двигаться, но остаются живыми, и поэтому, с одной стороны, не могут сбросить или каким-то образом повредить нежную и слабую личинку осы, а с другой, остаются свежими до завершения ее питания. Некоторые сфециды трибы Pemphredonini, охотящиеся на тлей, для достижения эффекта парализации сдавливают мандибулами своих жертв в области шеи (Iwata, 1975). Снабжают свои гнезда убитыми насекомыми лишь отдельные виды *Bembix*, *Philanthus* и, вероятно, некоторые представители трибы Pemphredonini. Осы иногда отрывают у своей жертвы длинные придатки тела (усики, крылья, ноги) перед транспортировкой ее к гнезду. В изучаемом регионе постоянно это делают лишь 2 вида: *Isodontia nigella* Smith откусывает усики у Tettigoniidae (Iwata, 1976), а *Crossocerus vagabundus* Pz. — ноги и иногда крылья у Nematocera (наши наблюдения).

К гнезду своих жертв сфециды доставляют различными способами, которые можно разделить на следующие основные типы (Evans, 1962):

I. Мандибулярный способ. — Оса удерживает добычу жвалами.

1А. Оса тащит добычу пешком, двигаясь брюшком вперед. — Применяют только представители подсем. Ampulicinae, которые в нашем регионе не встречаются.

1Б. Оса тащит добычу пешком, двигаясь головой вперед. — Характерен для видов из примитивных родов подсем. Sphesicinae и Larrinae (в изучаемом регионе к ним относятся — *Palmodes*, *Prionyx*, *Hoplantophila*, *Podalonia*, *Tachytes*, *Tachysphex*, *Lyroda*, некоторые виды *Ammophila*).

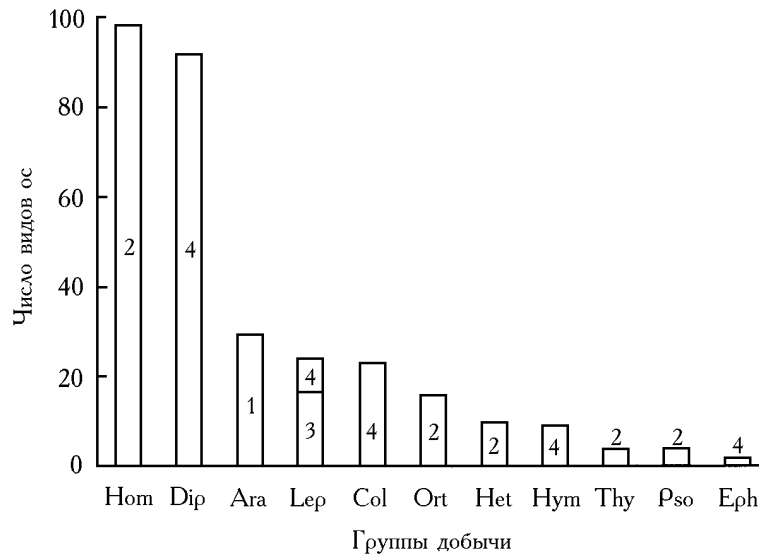


Рис. 4. Распределение видов сфецид по группам добычи.

Группы добычи: 1 — пауки, 2 — личинки и имаго насекомых с неполным превращением, 3 — личинки насекомых с полным превращением, 4 — имаго насекомых с полным превращением; Ara — Aranei, Col — Coleoptera, Dip — Diptera, Eph — Ephemeroptera, Het — Hymenoptera, Hom — Homoptera, Lep — Lepidoptera, Ort — Orthoptera, Pso — Psocoptera, Thy — Thysanoptera.

1В. Оса переносит добычу по воздуху, удерживая ее мандибулами и иногда передними (или передними и средними) ногами. — Таким способом в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке переносят своих жертв виды Pemphredoninae, Astatinae, Sceliphirini, Miscophini, Palarini, Alyssonini, а также отдельные виды *Ammophila*.

II. Педальный способ. — Оса переносит добычу по воздуху, удерживая ее только ногами.

2А. Оса переносит добычу по воздуху, удерживая ее или средними, или задними, или одновременно средними и задними ногами. — Этот способ переноски добычи в нашем регионе используют представители Mellininae, Philanthinae, Goritini, Stizini, Bembicini и подавляющее большинство видов Crabroninae.

2Б. Жертва находится позади осы, которая держит ее только задними ногами. — Применяют только некоторые виды *Oxybelus*, но представители этого рода в изучаемом регионе таким способом переноски не пользуются (наши наблюдения).

III. Абдоминальный способ. — Оса переносит добычу пешком или в полете, удерживая ее какими-либо придатками брюшка.

3А. Добыча накалывается на жало, которое у сфецид, использующих такой способ транспортировки жертв, снабжено зазубринами и загнуто кверху. — Применяют все виды рода *Oxybelus*, встречающиеся в регионе (наши наблюдения), и *Crossocerus elongatulus* Vander Linden (Iwata, 1976).

3Б. Добыча удерживается особым захватом, образованным выростами пигидия и гипопигия. — Этот уникальный способ транспортировки добычи используют только североамериканские сфециды родов *Clypeadon* и *Listropiga*, охотящиеся на муравьев.

По возвращении к гнезду самка вносит в него добычу, причем различные виды сфецид делают это различными способами. Представители примитивных родов роющих ос, транспортирующие своих жертв способами 1А и 1Б, обычно без добычи входят в норку, там разворачиваются и затаскивают добычу внутрь гнезда, двигаясь брюшком вперед. Остальные сфециды сразу входят в гнездо с добычей, не оставляя ее у входа.

В каждой ячейке оса определенного вида обычно запасает приблизительно одинаковое (но различное у разных видов) количество жертв, которое обратно пропорционально отношению массы жертвы к массе осы. В Восточной Сибири и на Дальнем Востоке число запасаемых в ячейке экземпляров добычи колеблется от 1 (у представителей примитивных родов Sphecinae и Larrinae) до 100 и более (у отдельных видов Pemphredonini и Crabronini), но у подавляющего большинства видов региона лежит в интервале от 5 до 25. Для будущих самцов обычно заготавливается несколько меньше пищи, чем для самок.

Яйцо самка откладывает, как правило, на первую или последнюю принесенную в ячейку жертву. К. Ивата (Iwata, 1976) различает 13 способов откладки яйца роющими осаами, 11 из которых (все, кроме способов "*Dolichurus*" и "*Larra*") встречаются у сфецид региона. Причем осы, запасаящие для питания своих личинок систематически и морфологически сходную добычу, обычно откладывают яйцо одним и тем же способом, независимо от степени их родства, и наоборот, близкородственные виды откладывают яйцо разными способами, если их добыча различается.

Полностью провиантированную ячейку с отложенным в нее яйцом самка закрывает пробкой (в случае разветвленного гнезда) или перегородкой (в случае линейного гнезда), обычно состоящей из материала субстрата, в котором размещено гнездо. Лишь немногие виды сфецид для этой цели используют посторонний материал: влажную глину, смолистые и латексоподобные выделения растений, различные растительные волокна, застывающий на воздухе секрет собственных слюнных желез и т. д.

Закончив провиантирование всех ячеек, которых в одном гнезде у различных видов роющих ос может быть от 1 до нескольких десятков, самка тщательно запечатывает вход в гнездо, обычно используя при этом тот же материал, что и для изготовления пробок или перегородок, закрывающих вход в ячейки. Гнездящиеся в земле сфециды часто маскируют вход различными камешками, веточками, травинками. На этом все работы в данном гнезде заканчиваются, и оса приступает к строительству нового.

Представители рода *Bembix* и некоторые виды рода *Ammophila* провиантируют гнезда так называемым прогрессивным способом: приносят жертв в ячейку постепенно, по мере поедания их личинкой (Фабр, 1914; Olberg, 1959; наши наблюдения за *Bembix rostrata* L.). Отдельные виды *Ammophila* ухаживают одновременно за несколькими гнездами с питающимися личинками разных возрастов.

Весь цикл работ по строительству и провиантированию гнезда занимает у разных видов сфецид от 20—30 минут (в случае 1-ячейкового гнезда с 1 экземпляром добычи) до нескольких суток.

Клептопаразитические роющие осы. 9 видов роющих ос изучаемого региона, относящихся к родам *Nysson* и *Nippononysson* трибы *Nyssolini*, являются первичными клептопаразитами (по: Gauld, Bolton, 1988), т. е. самки этих видов не строят и не провиантируют своих гнезд, а откладывают яйца в гнезда близкородственных им сфецид из трибы *Gorytini*. Происходит это следующим образом. Горитины обычно гнездятся на открытых, хорошо прогреваемых солнцем участках земли небольшими колониями, которые сохраняются на одном и том же месте длительное время (например, одна колония *Harpactus tumidus* Pz. возле г. Ангарска наблюдалась нами в течении 9 лет). В местах гнездовых скоплений горитин почти всегда присутствуют несколько самок ниссоин. Оса-клептопаразит отыскивает гнездо, которое провиантируется осой-хозяином, и во время ее отсутствия откладывает свое яйцо на один из первых экземпляров добычи, принесенным хозяином в ячейку. Если вход в гнездо засыпан (некоторые виды *Gorytini* временно закры-

вают его на время охоты), то ниссонины раскапывают его. Хотя яйцо клептопаразита откладывается несколько позже, чем яйцо осы-хозяина (горитины откладывают его на первую принесенную в ячейку жертву), но инкубационный период развития у ниссонин меньше. Поэтому личинка клептопаразита вылупляется раньше и сразу устремляется на поиски яйца осы-хозяина. Найденное яйцо она съедает, и лишь после этого начинает питаться запасенной в ячейке пищей — мелкими цикадками (Bohart, Menke, 1976; Iwata, 1976; наши наблюдения за *Nysson maculosus* Gmelin и *N. spinosus* Forster).

Поведение самцов. Самцы роющих ос практически постоянно присутствуют в местах гнездования самок. Обычно они перелетают с места на место в поисках самки. Встретив ее, самец, как правило, делает попытку спариться с ней. Самцы многих видов сфецид в пределах гнездовой колонии занимают определенную территорию, которую охраняют от вторжения других самцов своего вида и иных сходных с ними по размеру насекомых. Самцы отдельных видов *Oxybelus*, *Pison* и *Trypoxylon* охраняют отдельное конкретное гнездо, провиантируемое в это время самкой, с которой они пытаются спариться всякий раз, когда та прилетает к гнезду. Поскольку самцы обычно атакуют всех сходных с ними по размеру насекомых, а многие гнездовые паразиты сфецид имеют именно такие размеры, то при наличии охраняющего гнездо самца доля зараженных ячеек значительно снижается (Peckham, 1977). Охрана гнезда самцами, очевидно, эволюционировала как стратегия спаривания и лишь вторично приобрела защитную функцию (Brockmann, Grafen, 1989). В изучаемом регионе наиболее сильно территориальное поведение развито у самцов родов *Bembix*, *Oxybelus*, *Philanthus*, *Cerceris*.

Паразиты и хищники. Гнездовыми паразитами роющих ос являются перепончатокрылые сем. Chrysididae, Mutillidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Torymidae, а также двукрылые сем. Sarcophagidae, Bombiliidae и Anthomyidae. На имаго сфецид паразитируют веерокрылые сем. Stylopidae. Специализированных хищников роющих ос нет, но на них могут охотиться различные хищные насекомые (ктыри, жуужелицы, муравьи, сфециды родов *Philanthus* и *Palarus* и другие), пауки, птицы, ящерицы и т.п.

ЛИТЕРАТУРА

Казенас В.Л. Роющие осы (Hymenoptera, Sphecidae) Юго-Восточного Казахстана // Насекомые аридных областей СССР и сопредельных стран. Л., 1972. С. 93–186. (Труды Всесоюзн. энтомол. о-ва. Т. 55).

Мальшиев С.И. Наставление к изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых. Л., 1931. 81 с.

Немков П.Г. Роющие осы (Hymenoptera, Sphecidae) Восточной Сибири и Дальнего Востока. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб, 1993. 20 с.

Фабр Ж.-А. Инстинкт и нравы насекомых. СПб, 1914. 590 с.

Brockmann H.J., Grafen A. Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera, Sphecidae) // Anim. Behav. 1989. Vol. 37, 2. P. 232–235.

Bohart R.M., Menke A.S. Sphecid wasps of the world: A generic revision. Berkeley, Los Angeles, London, 1976. 695 p.

Evans H.E. Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae). Part V: Conclusion // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1959. Vol. 85, 2. P. 137–191 + pl. 18–24.

Evans H.E. The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps // Evolution. 1962. Vol. 16, 4. P. 468–483.

Gauld I., Bolton B. (eds). The Hymenoptera. N. Y., 1988. 332 p.

Iwata K. Evolution of instinct: Comparative ethology of Hymenoptera. New Dehli, 1976. 535 p.

Peckham D.J. Reduction of miltogrammine cleptoparasitism by male *Oxybelus subulatus* (Hymenoptera, Sphecidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1977. Vol. 70, 6. P. 823–828.

Olberg G. Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). Berlin, 1959. 401 S.

Steiner A.L. Use of the proboscis for prey-piercing and sucking by sphecid wasps of the genus *Prionyx* (Hymenoptera, Sphecidae), a case of convergent evolution // Pan-Pacif. Entomol. 1983. Vol. 58, 2. P. 129–134.

**BIOLOGICAL PATTERNS OF DIGGER WASPS (HYMENOPTERA,
SPHECIDAE) OF EASTERN SIBERIA
AND RUSSIAN FAR EAST**

P. G. Nemkov

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

Summary

Three hundreds nineteen species of digger wasps in 59 genera are distributed in Eastern Siberia and Russian Far East. There are biological data about 137 of them and personal field and laboratory observations under 78 species of sphecid wasps from this area. The following data are summarized and analyzed in this paper: preimaginal development, seasonal and daily activity, feeding of adults, constructing of different nest types, provisioning of nests and laying of eggs by females, behavior of males, digger wasp's predators and parasites. Most of Siberian and Fareastern sphecids have two generations per year in the South regions and one generation in the North regions. Maximal quantity of sphecids is at the end of July. The adult wasps visit mainly the flowers of Apiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Polygonaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Lamiaceae and Liliaceae, but prefer Apiaceae. In the maritime zones of the Far East the species which construct non-ground nests prevail over the ground-nesting ones whereas in Eastern Siberia is the opposite situation. The digger wasps of Siberia and Far East are hunting on spiders (29 species of the wasps) and insects: Homoptera — for 98 species of the wasps, Diptera — 92, Lepidoptera — 24, Coleoptera — 23, Orthoptera — 16, Hymenoptera — 10, Heteroptera — 9, Thysanoptera — 4, Psocoptera — 4, Ephemeroptera — 1. Finally, nine species from genera *Nyssus* and *Nippononyssus* are primary cleptoparasites of related wasps from the tribe Gorytini.