

УДК 595.798:591.563

**ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О БИОЛОГИИ ОДИНОЧНОЙ  
ОСЫ *EUODYNERUS FASTIDIOSUS* (DE SAUSSURE)  
(HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE)**

© 2020 г. А. В. Фатерыга

Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал  
Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН  
ул. Науки, 24, пгт Курортное, Феодосия, 298188 Россия  
e-mail: fater\_84@list.ru

Поступила в редакцию 24.04.2019 г.  
После доработки 20.01.2020 г.  
Принята к публикации 20.01.2020 г.

Биология *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) изучена в Крыму. Исследовано 1 гнездо в старой норе *Cicadatra querula* (Pallas) и 13 гнезд в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp. Гнезда содержали 1–4 ячейки, разделенные перегородками из земляной замазки, получаемой осами путем смешивания сухой земли с водой. В части гнезд боковые стенки ячеек также были покрыты земляной замазкой. Самки ос охотились на гусениц семейств Pyralidae, Crambidae и Hesperidae; в каждую ячейку они запасали 2–11 гусениц. Питание имаго зарегистрировано на цветках растений семейств Аросунасеae и Plumbaginaceae. Вид дает 2 поколения в году, зимовка происходит на стадии предкуколки. Зарегистрированы драки между гнездящимися самками, существенно замедляющие темп гнездостроения. В гнездах обнаружены наездники *Melittobia acasta* Walker и осы-блестянки *Chrysis sexdentata* Christ. Репродуктивный успех составил 38 %. Обсуждается роль квартирантства (заселения гнезд других видов ос и пчел) в эволюции гнездостроительного поведения ос рода *Euodynerus*.

*Ключевые слова:* Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae, *Euodynerus fastidiosus*, строение гнезд, трофические связи, гнездостроительная активность, квартирантство.

DOI: 10.31857/S0367144520010074

*Euodynerus* Dalla Torre – крупный космополитный род одиночных ос подсем. Eumeninae. В мировой фауне насчитывается более 100 видов этого рода, из которых 44 отмечены в Палеарктике (Антропов, Фатерыга, 2017; Ma et al., 2017). В составе рода выделяют 3 подрода: *Euodynerus* s. str., распространенный всесветно, *Pareuodynerus* Blüthgen, обитающий в Голарктической, Афротропической и Ориентальной областях, и *Incolepipona* Giordani Soika, включающий 1 ориентальный вид (J. M. Carpenter, in litt.). С территории России известно 12 видов рода *Euodynerus*: 8 видов *Euodynerus* s. str. и 4 вида *Pareuodynerus* (Антропов, Фатерыга, 2017; Фатерыга, Мокроусов, 2019). Большинство представителей номинативного подрода встречается в России только на юге европейской части, Северном Кавказе и в Крыму, лишь *Eu. (Eu.) dantici* (Rossi) обитает также на Урале, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Некоторые виды

подрода *Pareuodynerus* распространены еще шире, например, *Eu. (P.) quadrifasciatus* (Fabricius) отмечен по всей территории страны.

Подавляющее большинство видов рода *Euodynerus*, в том числе все изученные представители подрода *Pareuodynerus*, гнездятся в готовых полостях: полых стеблях растений, ходах насекомых-ксилофагов, полостях в искусственных гнездовых конструкциях. Самка осы разделяет полость гнезда на ячейки перегородками, изготовленными из грязи: земляной замазки, получаемой путем смешивания сухой земли с водой (с добавлением слюны). Характерная особенность гнезд представителей подрода *Pareuodynerus* – наличие промежутков между ячейками и дифференциация перегородок на более массивное дно ячейки и более тонкую ее крышку (Фатерыга, 2012б). Наиболее подробно исследована биология североамериканского вида *Eu. (P.) foraminatus* (de Saussure) (Rau, 1932; Medler, 1964; Krombein, 1967; Cowan, 1981, 1986) и палеарктического *Eu. (P.) posticus* (Herrich-Schäffer) (Blüthgen, 1951; Polidori et al., 2011; Фатерыга, 2012а; Иванов и др., 2015). Гнездование видов подрода *Euodynerus* s. str. более разнообразно. Большинство его представителей также гнездятся в готовых полостях, но их гнезда обычно не содержат промежутков между ячейками и все перегородки в гнезде (за исключением донной перегородки и конечной пробки) одинакового строения (Фатерыга, 2012б). Наиболее подробно исследована биология *Eu. dantici*, часто заселяющего полости в искусственных гнездовых конструкциях (Фатерыга, 2012б; Buyanjargal, Abasheev, 2015). Для данного вида также характерно квартирантство – устройство гнезд в старых (покинутых) ячейках гнезд других видов перепончатокрылых, например, пчел *Megachile (Chalicodoma) parietina* (Geoffroy) (Hymenoptera, Megachilidae) (Blüthgen, 1961) или ос рода *Sceliphron* Klug (Hymenoptera, Sphecidae) (Амолин, 2009). Еще чаще квартирантство встречается у также палеарктического *Eu. (Eu.) disconotatus* (Lichtenstein) (Фатерыга, 2012б) и у североамериканского *Eu. (Eu.) hidalgo* (de Saussure) (Isely, 1914; Rau, 1943). По мнению автора, оно оказало существенное влияние на эволюцию гнездостроительного поведения подрода *Euodynerus* s. str. (Фатерыга, 2012б), хотя случаи гнездования в покинутых ячейках гнезд других видов отмечены и у представителей подрода *Pareuodynerus* (Rau, 1944). Квартирантство обнаружено также у североамериканского *Eu. (Eu.) auranus* (Lichtenstein), гнездо которого было найдено в старом гнезде *Bembix pruinosa* Fox (Hymenoptera, Crabronidae) в песчаной почве (Evans, 1978). При этом у самок *Eu. auranus* на передних базитарзусах развиты особые щетинки, образующие подобие грабеля, что рассматривается как адаптация к гнездованию в песчаной почве (Buck et al., 2008). Отдельные представители номинативного подрода гнездятся в ходах, самостоятельно выгрызаемых в почве с использованием воды. К ним относятся североамериканские виды *Eu. (Eu.) annulatus* (Say) (= *Odynerus arvensis* de Saussure) и *Eu. (Eu.) crypticus* (Say) (= *O. dorsalis* auct.). Самки *Eu. annulatus* при этом строят из земли входную трубку, разбираемую затем при запечатывании гнезда (Isely, 1914; Evans, 1956). Для еще одного североамериканского вида *Eu. (Eu.) annectens* (de Saussure) (= *Odynerus tempiferus* var. *macio* Bequaert) сообщается о находке свободного многоячейкового гнезда на веточке дерева (Clark, Sandhouse, 1936).

Охотничьи инстинкты самок ос рода *Euodynerus* довольно однообразны: большинство видов охотится на средних размеров гусениц (Lepidoptera). Среди добычи зарегистрированы представители большого числа семейств, но чаще всего отмечены Pyralidae, Crambidae, Tortricidae, Gelechiidae, Noctuidae, Erebidae и Hesperiidae (Krombein, 1967; Iwata, 1976; Buck et al., 2008). Как правило, это гусеницы, ведущие

полускрытый образ жизни. Охотясь на них, самки ос вначале ищут подходящее для своих жертв местообитание, а затем исследуют оставленные жертвами следы жизнедеятельности: шелковинные коконы и склеенные между собой листья, из которых можно извлечь искомого добычу (Steiner, 1984).

Сведения о биологии *Euodynerus (Euodynerus) fastidiosus* (de Saussure) до настоящего времени практически отсутствовали. В Крыму известно 19 пунктов сбора данного вида (Fatoryga, 2018), из которых 6 расположены в зоне полупустынных степей и солончаков, 3 – в зоне настоящих степей, и 9 пунктов – в зоне редколесий южного побережья (названия зон даны по: Выработка приоритетов, 1999). Согласно предложенной ранее классификации (Фатерыга, 2010), *Eu. fastidiosus* относится к эколого-ландшафтному комплексу ксерофильных видов лесостепей и редколесий, что не совсем верно, поскольку он населяет также и ксерофитные травянистые биотопы. 9 гнезд *Eu. fastidiosus* были ранее найдены в полостях стеблей тростника в гнездах-ловушках, установленных в с. Соленое Озеро Джанкойского р-на Крыма в 2009 г. (Иванов и др., 2019). 7 из них располагались в тростинках, содержащих старые гнезда пчелы *Hoplitis (Alcidamea) tridentata* (Dufour et Perris) (Hymenoptera, Megachilidae), построенные из пережеванной растительной замазки. В этих случаях число ячеек ос (1–3) совпадало с числом ячеек пчел, поскольку каждая ячейка осы располагалась в точности внутри ячейки пчелы. Выведенный из данных гнезд материал был ошибочно определен в предыдущей работе автора как *Eu. dantici* (Фатерыга, 2012б), в действительности же эти 9 гнезд относились к *Eu. fastidiosus*. Цель настоящей публикации – представить первые подробные сведения о гнездовании, трофических связях и некоторых других особенностях биологии *Eu. fastidiosus*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в Крыму. Несколько самок и самцов *Euodynerus fastidiosus* были обнаружены 5 июля 2014 г. в Лисьей бухте (44°53'59" с. ш., 35°09'30" в. д.). Осы обследовали поверхность земли в пределах эродированного бедленда и опустыненной террасы у его подножья (рис. 1). Растительность, сформированная на данном участке, представляла собой разреженное сообщество *Artemisia taurica* Willd., *A. lercheana* Weber ex Stechm. (Asteraceae) и *Camphorosma monspeliaca* L. (Chenopodiaceae) с отдельными растениями *Capparis herbacea* Willd. (Capparaceae). В 2015 г. с целью получения гнезд *Eu. fastidiosus* в этом месте были установлены гнезда-ловушки в виде связок полых стеблей тростника [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae)], а также в виде отдельных таких стеблей. Связки устанавливали между камнями, а отдельные стебли вставляли в отверстия, просверленные ручной дрелью в глинистом склоне бедленда так, чтобы вход в тростинку находился на одном уровне с поверхностью земли. Однако с помощью гнезд-ловушек не было получено ни одного гнезда *Eu. fastidiosus*: все стебли оказались полностью заселены другими видами ос и пчел. Единственное гнездо искомого вида было обнаружено на данном участке 23 июня 2015 г. в старой норе *Cicadatra querula* (Pallas) (Hemiptera, Cicadidae). Гнездо было найдено в момент запечатывания его самкой осы и распечатано на следующий день. Содержимое ячеек было собрано в стеклянные пробирки, закрытые ватными тампонами, и помещено в лабораторию для дальнейших наблюдений.

В 2016 г. гнездование *Euodynerus fastidiosus* было отмечено на косе Арабатская стрелка (45°18'14" с. ш., 35°27'36" в. д.). Большая часть этой косы покрыта приморской псаммофитной растительностью с доминированием *Ephedra distachya* L. (Ephedraceae), *Crambe maritima* L. (Brassicaceae), *Galium humifusum* M. Bieb. (Rubiaceae), *Marrubium peregrinum* L., *Teucrium capitatum* L. (Lamiaceae), *Eryngium maritimum* L. (Apiaceae) и ряда других видов (рис. 2). Гнезда были найдены в железобетонной трубе (рис. 3), выполняющей водоотводную функцию. Вокруг трубы сформировалась несколько иная, более густая растительность с домини-

рованием *Artemisia santonicum* L. (Asteraceae), а также *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl., *Stipa pennata* subsp. *sabulosa* (Pacz.) Tzvelev и других злаков (Poaceae). На стенках трубы 12 июля была обнаружена агрегация гнезд ос *Sceliphron destillatorium* (Illiger) и *S. madraspatanum* (Fabricius) (Hymenoptera, Sphecidae) (рис. 4). В старых ячейках этих гнезд и располагались гнезда *Eu. fastidiosus*. Всего было обнаружено 3 гнездящихся самки исследуемого вида. В тот же день за ними были проведены наблюдения. 3 гнезда *Eu. fastidiosus*, запечатанные осами во время наблюдений за ними, были вскрыты 12 июня на месте, их содержимое также было собрано в стеклянные пробирки и помещено в лабораторию. Вся агрегация гнезд *Sceliphron* spp. была разобрана 10 сентября 2016 г.; в результате разбора было получено и исследовано еще 7 гнезд *Eu. fastidiosus*. В 2017 г. на месте агрегации были установлены гнезда-ловушки, но гнезд искомого вида, как и в Лисьей бухте, с их помощью получено не было. Однако 18 августа 2018 г. на этом же месте было обнаружено еще одно старое гнездо *S. destillatorium* (построенное в 2017 г.), содержащее 3 гнезда *Eu. fastidiosus*. Эти гнезда были вскрыты и исследованы в лаборатории на следующий день. Таким образом, всего было получено и исследовано 14 гнезд *Eu. fastidiosus*.

Фенология исследована по материалам коллекций Таврической академии Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского (Симферополь), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва) и частной коллекции Д. В. Пузанова (Евпатория). Всего было изучено 60 экз. *Euodynerus fastidiosus*, собранных в Крыму в 1900–2017 гг. Наблюдения за питанием имаго на цветках растений проведены в различных местах Крыма в 2003–2017 гг.



Рис. 1–4. Местообитания *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) в Крыму.

1 – опустыненная терраса у подножья бедленда в Лисьей бухте, 2 – псаммофитное сообщество на косе Арабатская стрелка, 3 – железобетонная труба с агрегацией гнезд *Sceliphron* spp. (местоположение агрегации показано стрелкой) на косе Арабатская стрелка, 4 – агрегация гнезд *Sceliphron* spp. в этой трубе.

### Гнездостроительная активность

Самки *Euodynerus fastidiosus*, гнездящиеся в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp., начинали гнездование с выбора полости для гнезда; этот процесс занимал у них от 25 мин. до 1.5 ч. После того, как полость была выбрана, самка приступала к ее очистке. В это время она выносила из своего будущего гнезда фрагменты коконов *Sceliphron* spp., остатки пауков и другой посторонний материал. Всё это она выбрасывала налету в 1.5–2 м от места гнездования. Затем оса, как правило, приступала к строительным работам, которые обычно начинались с вылета за водой. Строительным материалом осам служила земляная замазка, получаемая путем смешивания сухой земли с водой (вероятно, с добавлением слюны). Сбор воды не удалось зарегистрировать непосредственно в ходе наблюдений за самками, гнездящимися на косе Арабатская стрелка, однако его неоднократно наблюдали в других местах Крыма. Самки ос обычно собирали воду из различных луж (рис. 5), реже из моря (мыс Лукулл, 2015 г.). После пополнения запасов воды самки собирали землю, размачивая ее отрыгиваемой жидкостью и формируя таким образом комочек строительного материала (рис. 6). Землю оса собирала примерно в 1 м от места гнездования. Вылет из гнезда за порцией строительного материала занимал от 15 сек. до 5 мин. 34 сек. (в среднем  $100 \pm 52$  сек.,  $n = 15$ ,  $p = 0.05$ ). Большой разброс данного показателя связан в первую очередь с тем, что во время части вылетов оса собирала также воду. Таким образом, одной порции воды хватало на изготовление нескольких порций земляной замазки. Укладка порции строительного материала в гнездо занимала от 14 сек. до 6 мин. 15 сек. (в среднем  $93 \pm 53$  сек.,  $n = 15$ ,  $p = 0.05$ ). Разброс этого показателя объясняется тем, что время укладки может различаться в зависимости от этапа строительства ячейки. Например, обмазка стенок ячейки или строительство перегородок между ячейками, очевидно, требуют от самки осы разных действий, занимающих большее или меньшее время.

Однажды удалось пронаблюдать случай модификации полости гнезда самкой *Euodynerus fastidiosus*. Во время чистки ячейки *Sceliphron destillatorium* от мусора эта самка (№ 1) прогрызла земляную перегородку, сделанную в ней ранее каким-то другим видом осы или пчелы. В результате получилась полость бóльших размеров, способная вместить больше ячеек *Eu. fastidiosus*. Закончив чистку полости и (при необходимости) строительные работы, самка откладывала яйцо и приступала к охоте. Результативную охоту наблюдали только у одной самки (также № 1), которая в течение 1.5 ч. принесла в гнездо 4 жертвы, а затем запечатала его. Запечатывание гнезда происходило также с помощью земляной замазки (рис. 7). Конечные пробки гнезд *Eu. fastidiosus* практически не выделялись на фоне поверхности гнезд *Sceliphron* spp. (рис. 8).

Наблюдения за гнездящимися самками, проведенные 12 июля 2016 г., были начаты в 10.20 и окончены в 18.40 (солнечное время). За этот период самка № 1 успела отложить яйцо, снабдить провизией одну ячейку гнезда, запечатать гнездо, найти полость для следующего гнезда и вычистить ее. При этом она закончила активность в 17 ч., после чего все время находилась внутри своего нового гнезда, сидя головой к выходу. Самки № 2 и № 3 в начале наблюдений были заняты запечатыванием своих гнезд, однако бóльшую часть времени они не занимались строительными работами непосредственно, а также сидели в гнезде головой к выходу. При этом самка № 3 периодически покидала свое гнездо и нападала на самку № 2, пытаясь захватить гнездо последней.

Кроме того, однажды самка № 3 принесла порцию земляной замазки не в свое гнездо, а в гнездо самки № 2, пытаясь его запечатать. Самка № 2 при этом оборонялась, выходя из своего гнезда и делая попытки ужалить соперницу (рис. 9). Несколько раз две самки, сцепившись, падали в траву и затем разлетались, возвращаясь каждая в свое гнездо. Периодически самка № 3 оставляла в покое самку № 2 и занимала находящееся рядом гнездо *Euodynerus disconotatus* (Lichtenstein), пользуясь отсутствием осы-хозяйки во время ее очередного вылета. Это давало возможность самке № 2 продолжить строительство. Самка *Eu. disconotatus*, возвращаясь в свое гнездо, не могла попасть внутрь, атакуемая более крупной самкой *Eu. fastidiosus* (рис. 10). Затем самка № 3 оставила в покое самку *Eu. disconotatus* и опять возобновила атаки на самку № 2. Это дало возможность самке *Eu. disconotatus* запечатать свое гнездо. Самка № 2, периодически обороняясь от самки № 3, запечатала свое гнездо только к 17 часам, после чего приступила к поиску места для нового гнезда. В 18.00 она в течение примерно 1 минуты предприняла 5 попыток атаковать самку № 1. При этом каждый раз осы разлетались (так же, как в случаях драк самки № 3 с самкой № 2), а самка № 1 возвращалась в свое гнездо. В конце концов самка № 2 улетела и больше не возвращалась к месту гнездования. После того, как гнезда самки № 2 и самки *Eu. disconotatus* были запечатаны, самка № 3 вернулась к своему гнезду, которое запечатывала до 18.15. При этом она запечатала также пустую полость ячейки *Sceliphron destillatorium* рядом со своим гнездом. После этого самка № 3 начала искать место для нового гнезда. Таким образом, обе самки (№ 2 и № 3) успели за день лишь запечатать свои гнезда, уже снабженные провизией ранее.

### Трофические связи

Самки *Euodynerus fastidiosus* охотились на гусениц. В гнезде, найденном в Лисьей бухте, были обнаружены гусениц 2 видов: неопределенного представителя подсем. *Purginae* (Lepidoptera, Hesperiiidae) и *Sciota imperialella* (Ragonot) (Lepidoptera, Pyralidae) (рис. 11). В 4 ячейках гнезда находилось следующее число гусениц: 11, 4, 7 и 8. На косе Арабатская стрелка осы охотились только на один вид добычи – гусениц *Loxostege clathralis* (Hübner) (Lepidoptera, Crambidae) (рис. 12). В 3 ячейках, вскрытых сразу после их запечатывания самками, были обнаружены 2, 4 и 4 гусеницы этого вида. Обнаруженные в гнездах *Eu. fastidiosus* гусеницы ведут полускрытый образ жизни. Например, гусеницы *L. clathralis* живут в шелковинных трубках на веточках кормового растения (рис. 13). Во время охоты самки ос, очевидно, вынуждены извлекать добычу из этих трубок и других подобных укрытий.

Питание взрослых ос обоих полов в массе отмечено близ места гнездования в Лисьей бухте на цветках *Cynanchum acutum* L. (Аросунасеae) (рис. 14). Все наблюдения сделаны 5 августа 2014 г. в утренние часы (6.35–8.20 по солнечному времени). Днем случаи питания *Euodynerus fastidiosus* на *C. acutum* зарегистрированы не были, хотя были отмечены самцы, патрулирующие соцветия (вероятно, в поисках самок). Возможно, это связано с тем, что днем данное растение выделяет меньше нектара. В Ялтинском горно-лесном заповеднике осы обоих полов были отмечены днем (11.00–13.00) 12 июля 2010 г. на цветках *Trachomitum venetum* subsp. *sarmatiense* (Woodson) Avetisjan (Аросунасеae). При этом самцы помимо питания также патрулировали соцветия. Одна самка *Eu. fastidiosus* была отмечена на соцветиях *Limonium platyphyllum* Lincz. (Plumbaginaceae) (Казантипский заповедник, 2003 г.).

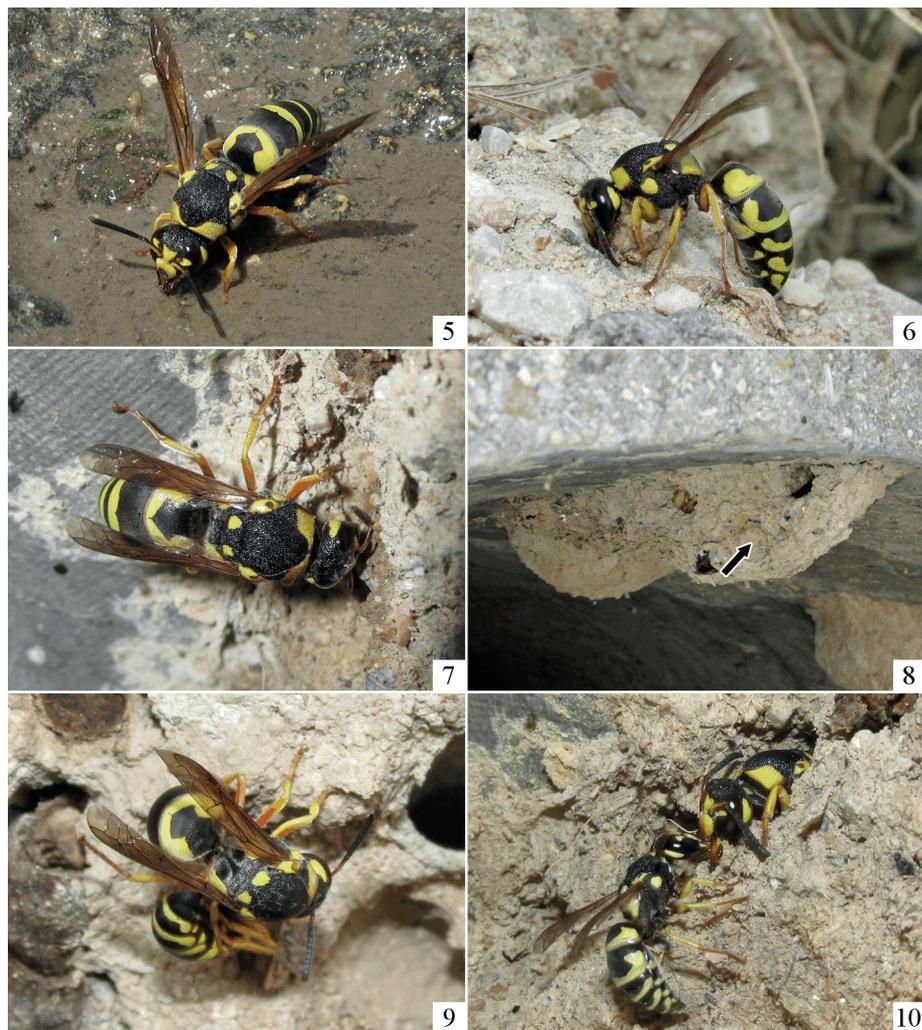


Рис. 5–10. Гнездование *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure).

5 – самка, занятая сбором воды; 6 – самка, формирующая комочек земляной замазки; 7 – самка, запечатывающая гнездо в ячейке старого гнезда *Sceliphron destillatorium* (Illiger); 8 – старое гнездо *S. destillatorium*, занятое гнездами *Eu. fastidiosus* (пробка одного из них показана стрелкой); 9 – драка двух самок у входа в гнездо одной из них в ячейке старого гнезда *S. destillatorium*; 10 – самка (верхняя оса), захватившая гнездо *Euodynerus disconotatus* (Lichtenstein) в ячейке старого гнезда *S. destillatorium* и атакующая хозяйку (нижнюю осу), возвращающуюся в гнездо после очередного вылета из него.

### Строение гнезд

Гнездо, построенное в старой норе *Cicadatra querula*, содержало 4 ячейки, разделенные поперечными перегородками из земляной замазки (рис. 15). Глубина норы составила около 17 см, при этом первая перегородка (дно первой ячейки) располагалась на глубине 14 см. Диаметр полости норы был около 10 мм. Ячейки имели длину 24, 16, 17 и 12 мм. Над последней ячейкой имелось пустое пространство – вестибюль. Боковые стенки ячеек не были покрыты земляной замазкой и не отличались от стенок норы

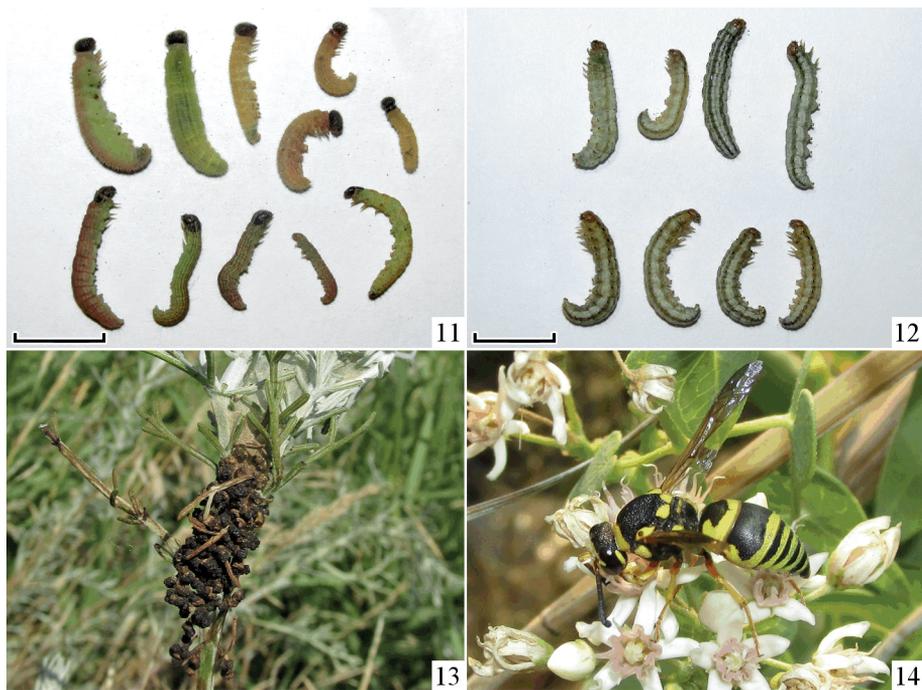


Рис. 11–14. Трофические связи *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure).

11 – гусеницы *Purginae* gen. sp. (верхний ряд) и *Sciota imperialella* (Ragonot) (нижний ряд) из одной ячейки гнезда в Лисьей бухте; 12 – гусеницы *Loxostege clathralis* (Hübner) из двух ячеек гнезд на косе Арабатская стрелка; 13 – шелковинная трубка гусеницы *L. clathralis* (покрыта экскрементами) на веточке *Artemisia santonicum* L.; 14 – самец *Eu. fastidiosus*, питающийся на цветке *Cynanchum acutum* L.

Масштабные линейки на рис. 11, 12 – 1 см.

в остальных местах (при этом стенки норы на всем ее протяжении были довольно гладкими).

Ячейки *Sceliphron* spp., содержавшие гнезда *Euodynerus fastidiosus*, имели размеры внутренней полости от  $22 \times 7$  до  $38 \times 11$  мм (в среднем  $31.7 \pm 2.7 \times 9.3 \pm 0.7$  мм,  $n = 13$ ,  $p = 0.05$ ). Наиболее крупные из них принадлежали *S. destillatorium*, а наиболее мелкие – *S. madraspatanum*; ячейки средних размеров могли с равной вероятностью относиться к любому из двух видов. Гнезда, расположенные в ячейках *Sceliphron* spp., обычно содержали 1 (5 гнезд), 2 (еще 5 гнезд) или, реже, 3 ячейки (2 гнезда). Еще одно гнездо, содержавшее 4 ячейки, занимало сразу 2 ячейки *Sceliphron* sp., перегородка между которыми была частично разрушена. Наиболее мелкие ячейки *Sceliphron* spp. содержали 1 ячейку *Eu. fastidiosus* без вестибюля; более крупные могли содержать 1 ячейку и вестибюльную ячейку или же 2 ячейки без вестибюля, а также 1 ячейку и 2 вестибюльные ячейки, 2 ячейки и 1 вестибюльную ячейку или же 3 ячейки без вестибюля (рис. 16). Стенки ячеек *Eu. fastidiosus* в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp., как правило, были полностью покрыты тонким слоем плотной земляной замазки (рис. 17); иногда это покрытие отсутствовало (см. верхние центральное и правое гнезда на рис. 16). В последнем случае гнезда располагались в более прочных ячейках *Sceliphron* spp., построенных с использованием большего количества глины и меньшего количества песка.

## Развитие потомства и фенология

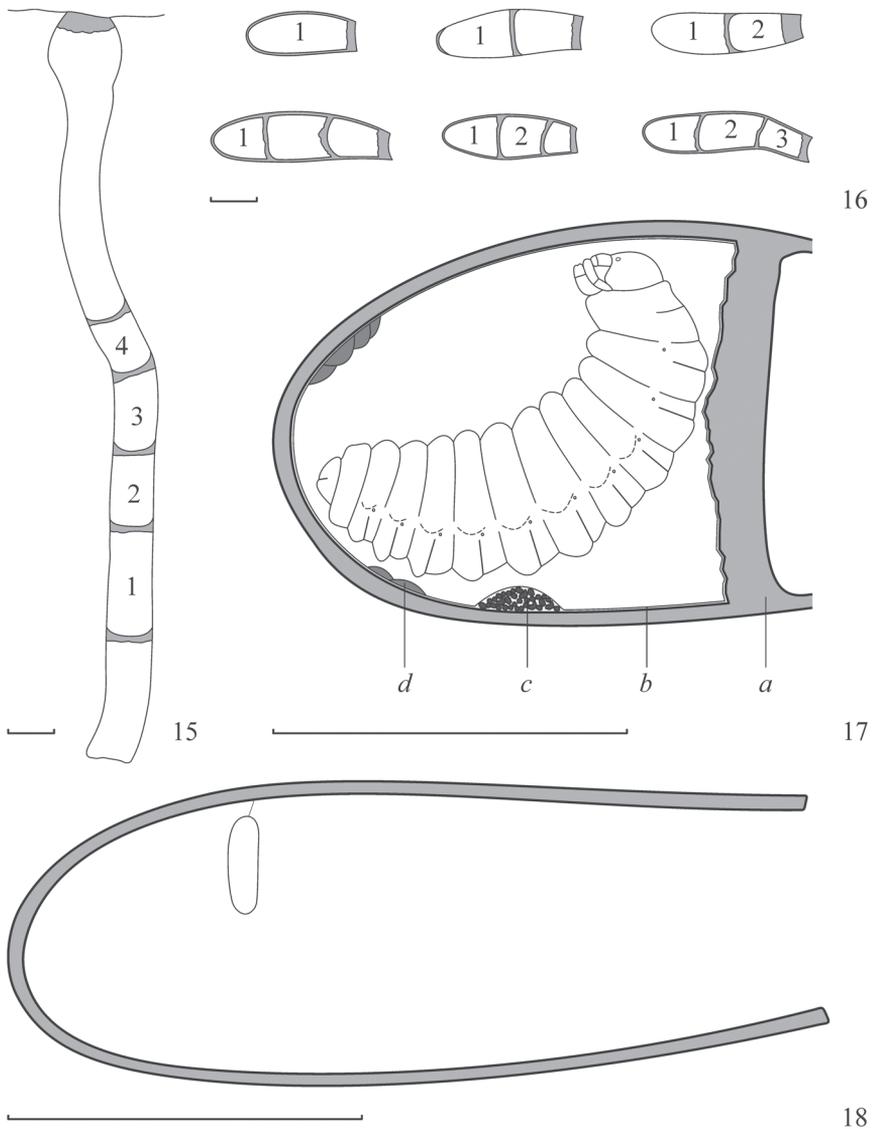
Яйцо *Euodynerus fastidiosus* подвешивалось самкой к потолку ячейки (перед ее провиантированием) с помощью короткой нити (рис. 18). Размеры двух яиц, которые удалось измерить, составили  $2.72 \times 0.95$  и  $2.82 \times 0.82$  мм. Вылупившаяся из яйца личинка приступала к питанию запасенными в гнезде гусеницами (рис. 19), после чего плела кокон, выделяла меконий и превращалась в предкуколку. Кокон *Eu. fastidiosus* в гнездах, построенных в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp., состоял из одного тонкого слоя и плотно облегал внутренние стенки ячейки, не отделяясь от них (за исключением небольшого участка, где были собраны остатки провизии). Меконий находился на дне ячейки внутри кокона (см. рис. 17). Предкуколки располагались в коконах довольно свободно (рис. 20).

Две предкуколки из гнезда, раскопанного 24 июня 2015 г., окуклились сразу же после того, как сплели коконы. Из кокона во второй ячейке 1 августа того же года вышел самец, а из кокона в первой ячейке 5 августа вышла самка (потомство осы из 2 других ячеек этого гнезда было утеряно при его раскопке). Из двух гнезд, полученных 12 июля 2016 г. (каждое содержало по одной ячейке), 18 и 19 августа того же года вышло по одной самке (потомство из третьего одноячейкового гнезда было утеряно при его вскрытии). Таким образом, исследуемому виду свойственны протерандрия и два поколения в году, а не одно, как это было предположено ранее на основе изучения только материала коллекций (Фатерыга, 2009). Большинство исследованных гнезд относилось к гнездам первого поколения. Лишь гнезда, найденные 18 августа 2018 г., относились ко второму поколению; предкуколки, полученные из этих гнезд, впали в зимнюю диапаузу (см. рис. 20).

По данным коллекций, лёт самок *Euodynerus fastidiosus* отмечен в Крыму с 11 июня по 10 сентября, самцов – с 26 июня по 11 августа (рис. 21). Отсутствие самцов в сборах первой и второй декад июня, вероятно, связано с недостаточным объемом материала. В коллекционных сборах обнаружено почти в два раза больше самок (38), чем самцов (22) (на рис. 21 учтены 37 самок и 21 самец, имеющие даты сбора на этикетках). Такое соотношение полов в коллекциях может не отражать реальное соотношение полов в природе, для установления которого необходимо исследование большего числа гнезд (Иванов, Фатерыга, 2006).

## Гнездовые паразиты и репродуктивный успех

Гнезда *Euodynerus fastidiosus*, построенные в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp., поражались наездниками *Melittobia acasta* Walker (Hymenoptera, Eulophidae) и осами-блестянками *Chrysis sexdentata* Christ (Hymenoptera, Chrysididae). Первый вид является паразитоидом, его личинки съели предкуколок *Eu. fastidiosus* в 8 ячейках из 25. Личинки *Ch. sexdentata* питаются запасами провизии (Мартынова, Фатерыга, 2015). Кокон этого вида были обнаружены в 4 ячейках *Eu. fastidiosus* (2 из них в свою очередь были также поражены *M. acasta*). Еще в 6 ячейках потомство осы погибло по неизвестной причине. Таким образом, из 25 ячеек оказались успешными лишь личинки 7. Это очень низкий репродуктивный успех (28 %), однако полученные данные не достоверны из-за малого объема выборки. В гнезде, построенном в старой норе *Cicadatra querula*, паразитов обнаружено не было. Общий репродуктивный успех (с учетом этого гнезда) составил 38 %.

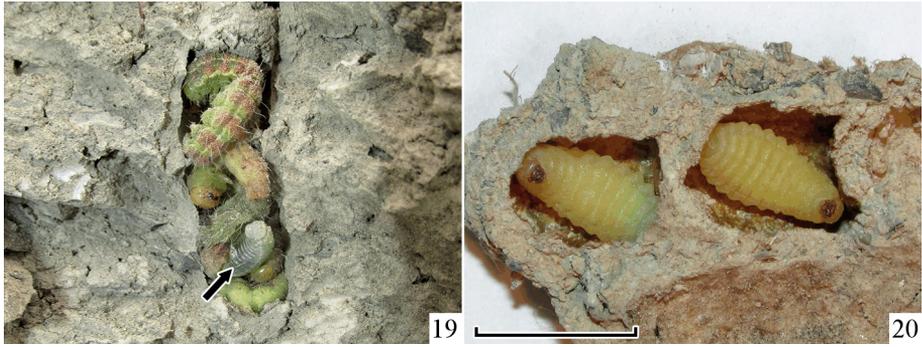


**Рис. 15–18.** Строение гнезд и ячеек *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure).

15 – гнездо в старой норе *Cicadatra querula* (Pallas); 16 – гнезда в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp.;  
 17 – предкуполка *Eu. fastidiosus* в ячейке, построенной в ячейке старого гнезда *S. destillatorium* (Illiger);  
 18 – яйцо *Eu. fastidiosus* в ячейке, построенной в ячейке старого гнезда *S. madraspatanum* (Fabricius).

1–4 на рис. 15, 16 – номера ячеек. *a* – земляная замазка, *b* – кокон (для наглядности показан отодвинутым от стенок ячейки, в действительности же он плотно прилегает к ним),  
*c* – остатки провизии (экскременты жертв), *d* – меконий.

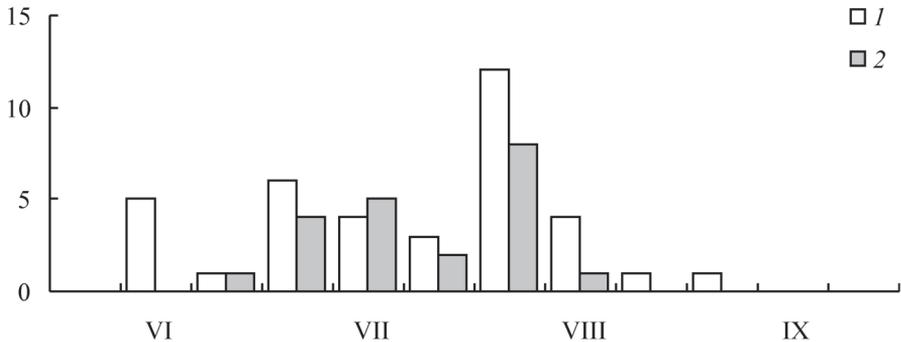
Масштабные линейки – 1 см.



**Рис. 19, 20.** Состав гнезд *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure).

19 – ячейка гнезда в старой норе *Cicadatra querula* (Pallas) с провизией и питающейся личинкой осы (показана стрелкой); 20 – гнездо, построенное в ячейке старого гнезда *Sceliphron destillatorium* (Illiger), с двумя ячейками, содержащими предкуколок.

Масштабная линейка на рис. 20 – 1 см.



**Рис. 21.** Фенология лёта *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) в Крыму.

По горизонтальной оси – месяцы (с разделением на декады); по вертикальной оси – число собранных экземпляров. 1 – самки, 2 – самцы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Гнездостроительное поведение *Euodynerus fastidiosus* в общих чертах сходно с повадками большинства других представителей рода *Euodynerus*. Так, всем изученным видам свойственно использование земляной замазки как строительного материала, большинство видов (в том числе все палеарктические) также использует для гнездования готовые полости. Заселение старых гнезд других видов ос и пчел помимо *Eu. fastidiosus* свойственно также другим представителям номинативного подрода: *Eu. dantici* (Blüthgen, 1961; Амолин, 2009), *Eu. disconotatus* (Фатерыга, 20126), *Eu. hidalgo* (Isely, 1914; Rau, 1943) и др. Гусеницы семейств Pyralidae, Crambidae и Hesperiiidae также были ранее известны в качестве добычи ос рода *Euodynerus* (Krombein, 1967; Iwata, 1976; Buck et al., 2008).

Стоит остановиться на некоторых отличиях *Eu. fastidiosus* по биологии от близких видов. Исследуемый вид очень близок к *Eu. dantici*, от которого отличается лишь не-

значительными деталями формы и окраски наличника (в большей степени выраженными у самок) и более мелкой пунктировкой тегул. Особенности гнездования *Eu. fastidiosus* и *Eu. dantici* также очень сходны. Это подтверждается, в том числе, обнаружением в гнездах *Eu. fastidiosus* осы-блестянки *Chrysis sexdentata* – специализированного паразита *Eu. dantici* (Мартынова, Фатерыга, 2015). Единственное выявленное различие в биологии между этими двумя видами – число поколений в году: 2 у *Eu. fastidiosus* и 1 у *Eu. dantici* (Фатерыга, 2009; Buyanjargal, Abasheev, 2015). Другой, менее близкий вид *Eu. disconotatus* так же, как и *Eu. fastidiosus*, предпочитает заселять ячейки старых гнезд ос рода *Sceliphron*, но строит в них большее число своих ячеек (1–5, в среднем 2.6, см.: Фатерыга, 2012б), что связано с его меньшими размерами. Как и *Eu. dantici*, *Eu. disconotatus* дает одно поколение в году, что подтверждено наблюдениями за развитием потомства в гнездах этих видов (Фатерыга, 2009).

Использование ячеек старых гнезд других видов, прежде всего ос рода *Sceliphron*, имеет ряд преимуществ и недостатков. Как правило, такие гнезда располагаются в компактных агрегациях, благодаря чему создается высокая концентрация свободных полостей и осам не приходится тратить много времени на поиск места для очередного гнезда. С другой стороны, такие агрегации часто заселяются большим числом других видов (Фатерыга, Ковблюк, 2014). Наличие конкурентов (как из числа особей своего вида, так и других видов) может сильно снижать репродуктивный успех. Именно это наблюдалось в случае компактного гнездования 3 самок *Eu. fastidiosus* и 1 самки *Eu. disconotatus* на косе Арабатская стрелка. Кроме того, крупные агрегации гнезд служат местом концентрации гнездовых паразитов, также существенно снижающих репродуктивный успех вида, что опять-таки наблюдалось в случае гнездования *Eu. fastidiosus* в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp. Тем не менее, квартиранство могло сыграть важную роль в эволюции гнездостроительного поведения рода *Euodynerus* и других ос-эвменин.

Существует гипотеза, согласно которой первичный способ гнездования ос-эвменин – самостоятельное выгрызание ячейки в почве с использованием воды для ее размягчения (Mauss, 2007). Альтернативной гипотезой является гнездование предка ос-эвменин в готовых полостях (Курзенко, 1980) с запечатыванием ячейки сыпучим «завалом» из различного материала (Иванов, Фатерыга, 2007). Независимо от того, какая из гипотез верна, первичным способом гнездования ос рода *Euodynerus* следует считать заселение готовых полостей. Род *Euodynerus* относится к кладе ос-эвменин, обладающей высоким разнообразием гнездостроительного поведения, однако базальным в данной кладе является род *Symmorphus* Wesmael (Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018), все представители которого гнездятся в готовых полостях. Гнездование в готовых полостях свойственно большинству видов рода *Euodynerus*, и лишь малая часть видов номинативного подрода самостоятельно выгрызает норки в земле или строит свободные ячейки. Коконны ос рода *Euodynerus* сходны с коконами представителей других родов, гнездящихся в готовых полостях (Фатерыга, 2020). Заселение готовых полостей как первичный способ гнездования рода *Euodynerus* способствовало развитию квартиранства (заселения гнезд других видов, гнездящихся в земле или строящих свободные ячейки) в условиях дефицита полостей в иных субстратах (Фатерыга, 2012б). В дальнейшем эти осы могли научиться освобождать гнездовую полость от мусора, оставшегося после предыдущих хозяев, а затем и модифицировать и углублять ее (что удалось пронаблюдать у *Eu. fastidiosus*). Такое поведение открыло возможность перехода к самостоятельному выгрызанию гнездового хода в земле. С другой стороны, об-

мазывание стенок ячеек строительным материалом, обнаруженное у *Eu. fastidiosus* в гнездах, построенных в ячейках старых гнезд *Sceliphron* spp., по мнению автора, не является предпосылкой к возникновению свободных полнокомпонентных ячеек на поверхности субстрата. Более вероятно, что предки рода *Euodynerus* уже умели строить такие ячейки и отказались от них впоследствии. В пользу этого свидетельствуют двойные перегородки в гнездах подрода *Pareuodynerus* (Фатерыга, 2012б) и некоторых видов рода *Symmorphus* (Иванов и др., 2005), а также *Syneuodynerus* Blüthgen (Иванов, Фатерыга, 2006; Фатерыга, 2012а), относящегося к этой же кладе (Bank et al., 2017).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Ю. И. Будашкину и В. В. Савчуку (Феодосия) за определение гусениц, а также Е. В. Мартыновой (Киев) за проверку определения осы-блестянки.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания (№ ААА-А-А19-119012490044-3). Полевые работы, проведенные в 2017–2018 гг., частично поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 17-04-00259).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амолин А. В. 2009. Эколого-фаунистический обзор ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Юго-Восточной Украины. Донецк: Донецкий национальный университет, 123 с.
- Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. 1999. Вашингтон: Biodiversity Support Program, 257 с.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В. 2006. Биология гнездования одиночной складчатокрылой осы *Syneuodynerus egregius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму. Вестник зоологии **40** (4): 341–349.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В. 2007. Параллелизмы в развитии гнездостроительных инстинктов одиночных пчел и ос (Hymenoptera: Megachilidae, Megachilinae; Vespidae, Eumeninae). В кн.: А. П. Расницын, В. Е. Гохман (ред.). Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 205–218.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Амолин А. В. 2005. Сравнительный анализ строения гнезд складчатокрылых ос-жильцов *Ancistrocerus parietinus* и *Symmorphus murarius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). Вісник Донецького університету. Серія А: Природничі науки **2005** (2): 226–232.
- Иванов С. П., Фатерыга А. В., Жидков В. Ю. 2019. Жалящие перепончатокрылые (Hymenoptera, Aculeata), заселяющие гнезда-ловушки в Крыму. Энтомологическое обозрение **98** (1): 70–90.
- Иванов С. П., Швецов В. А., Будашкин Ю. И., Пузанов Д. В., Жидков В. Ю. 2015. Апробация метода борьбы с самшитовой огневкой (*Cydalima perspectalis*) на основе искусственного разведения и выпуска в очаги поражения самшита колхидского складчатокрылых ос-энтомофагов – *Euodynerus posticus*. Экосистемы **4**: 30–44.
- Курзенко Н. В. 1980. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera: Vespoidea). В кн.: В. А. Красилов (ред.). Параллелизм и направленность эволюции насекомых. Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР, с. 88–114.
- Мартынова Е. В., Фатерыга А. В. 2015. Хризидиды (Hymenoptera, Chrysididae) – паразиты ос-эвменин (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) в Крыму. Энтомологическое обозрение **94** (2): 379–396.
- Фатерыга А. В. 2009. Фенология лета складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae) в Крыму. Известия Харьковского энтомологического общества **16** (1–2): 57–63.
- Фатерыга А. В. 2010. Ландшафтное распределение одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Крыма. Труды Русского энтомологического общества **82** (2): 74–82.
- Фатерыга А. В. 2012а. Строение гнезд четырех видов одиночных ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae). Зоологический журнал **91** (10): 1199–1209.
- Фатерыга А. В. 2012б. Строение гнезд четырех видов ос рода *Euodynerus* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae). Энтомологическое обозрение **91** (3): 520–532.

- Фатерыга А. В., Ковблук Н. М. 2014. Экология гнездования осы *Sceliphron destillatorium* (Illiger, 1807) (Hymenoptera, Sphecidae) в Крыму. Энтомологическое обозрение **93** (1): 43–52.
- Antropov A. V., Fateryga A. V. 2017. Family Vespidae. In: A. S. Lelej, M. Yu. Proshchalykin, V. M. Loktionov (eds). Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. I. Symphyta and Apocrita: Aculeata. St. Petersburg: Zoological Institute RAS, pp. 175–196 (Proceedings of the Zoological Institute RAS, Suppl. 6).
- Bank S., Sann M., Mayer C., Meusemann K., Donath A., Podsiadlowski L., Kozlov A., Petersen M., Krogmann L., Meier R., Rosa P., Schmitt T., Wurdack M., Liu S., Zhou X., Misof B., Peters R. S., Niehuis O. 2017. Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespidae wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **216**: 213–226.
- Blüthgen P. 1951. Zur Brutbiologie von *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (H.-Sch.) (*innumerabilis* [Sss.]) (Hym-, Vespidae, Eumeninae). *Anzeiger für Schädlingkunde* **24** (10): 153–154.
- Blüthgen P. 1961. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptera). *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie* **1961** (2): 1–252.
- Buck M., Marshall S. A., Cheung D. K. B. 2008. Identification atlas of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of the northeastern Nearctic region. *Canadian Journal of Arthropod Identification* **5**: 1–492.
- Buyanjargal B., Abashev R. Yu. 2015. Nesting biology and behavior of *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in Central Mongolia. *Mongolian Journal of Biological Sciences* **13** (1–2): 25–33.
- Clark A. H., Sandhouse G. A. 1936. The nest of *Odynerus tempiferus* var. *macio* Bequaert, with notes on the habits of the wasps. *Proceedings of the United States National Museum* **84**: 89–95.
- Cowan D. P. 1981. Parental investment in two solitary wasps *Ancistrocerus adiabatus* and *Euodynerus foraminatus* (Eumenidae: Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **9** (2): 95–102.
- Cowan D. P. 1986. Sexual behavior of eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **88** (3): 531–541.
- Evans H. E. 1956. Notes on the biology of four species of ground-nesting Vespidae. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **58** (5): 265–270.
- Evans H. E. 1978. Observations on the nests and prey of eumenid wasps (Hymenoptera, Eumenidae). *Psyche* **84** (3–4): 255–259.
- Fateryga A. V. 2018. Wasps of the family Vespidae (Hymenoptera) of the Crimean Peninsula. *Entomofauna* **39** (1): 193–233.
- Fateryga A. V. 2020. Nesting biology and distribution of *Stenancistrocerus (Paratropancistrocerus) obstrictus* (Morawitz, 1895) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Zootaxa* **4718** (4): 591–600.
- Fateryga A. V., Mokrousov M. V. 2019. New records of eumenine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Russia with description of a new species of *Leptochilus* de Saussure, 1853. *Zootaxa* **4612** (3): 412–422.
- Isely D. 1914. The biology of some Kansas Eumenidae. *University of Kansas Science Bulletin* **8**: 233–309.
- Iwata K. 1976. *Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera*. New Dehly: Amerind Publishing Company, xii + 536 p.
- Krombein K. V. 1967. *Trap-Nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests, and Associates*. Washington: Smithsonian Press, vi + 570 p.
- Ma Z.-X., Chen B., Li T.-J. 2017. Four new species of *Euodynerus* Dalla Torre, 1904 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from China, with a key to the Chinese species. *Zootaxa* **4300** (2): 245–225.
- Mauss V. 2007. Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae). *Denisia* **20**: 701–722.
- Medler J. T. 1964. Biology of *Rygchium foraminatum* in trap-nests in Wisconsin. *Annals of the Entomological Society of America* **57** (1): 56–60.
- Piekarski P. K., Carpenter J. M., Lemmon A. R., Moriarty Lemmon E., Sharanowski B. J. 2018. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). *Molecular Biology and Evolution* **35** (9): 2097–2109.
- Polidori C., Boesi R., Borsato W. 2011. Few, small, and male: Multiple effects of reduced nest space on the offspring of the solitary wasp, *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (Hymenoptera: Vespidae). *Comptes Rendus Biologies* **334** (1): 50–60.
- Rau P. 1932. The relation of the size of the cell to the sex of the wasp in *Odynerus foraminatus* Sauss. (Hymenoptera: Vespidae). *Entomological News* **43** (5): 119–121.
- Rau P. 1943. The nesting habits of Mexican social and solitary wasps of the family Vespidae. *Annals of the Entomological Society of America* **36** (3): 515–536.
- Rau P. 1944. The use of old *Polistes* nests by *Odynerus foraminatus* and *Ancistrocerus fulvipes* for nesting purposes. *Canadian Entomologist* **76** (6): 129.
- Steiner A. L. 1984. Observations on the possible use of habitat cues and token stimuli by caterpillar-hunting wasps: *Euodynerus foraminatus* (Hymenoptera, Eumenidae). *Quaestiones Entomologicae* **20** (1): 25–33.

FIRST DATA ON THE BIONOMICS OF THE SOLITARY WASP *EUODYNERUS FASTIDIOSUS* (DE SAUSSURE) (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE)

A. V. Fateryga

*Key words:* Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae, *Euodynerus fastidiosus*, nest structure, trophic relations, nest building activity, nest tenantry.

SUMMARY

Bionomics of *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) were studied in the Crimea. One nest located in an old burrow of *Cicadatra querula* (Pallas) and 13 nests located in cells of old nests of *Sceliphron* spp. were examined. The nests contained 1–4 cells separated by partitions made of soil mastic prepared by wasps by mixing dry earth with water. Lateral walls of the cells were also covered with soil mastic in some nests. Females hunted for caterpillars of moths and butterflies in the families Pyralidae, Crambidae, and Hesperidae; 2–11 caterpillars were stored in each cell. Adult feeding was recorded on flowers of plants in the families Apocynaceae and Plumbaginaceae. The species is univoltine; hibernation occurs at the prepupal stage. Battles between nesting females, which decreased the nest building rate, were recorded. Parasitic wasp *Melittobia acasta* Walker and cuckoo wasp *Chrysis sexdentata* Christ were found in the nests. Reproductive success amounted 38%. The role of a nest tenantry (settling in nests of other wasps and bees) in the evolution of the nest building behavior of the genus *Euodynerus* is discussed.