

УДК 595.798:591.53 (292.471)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ ОС-ЭВМЕНИН (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE) С ЦВЕТКОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ В КРЫМУ

© 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 3.02.2020 г.

После доработки 4.05.2020 г.

Принята к публикации 4.05.2020 г.

Приводится список 121 вида растений из 33 семейств, на цветках которых зарегистрировано питание нектаром 58 видов ос-эвменин в Крыму. Наибольшее число видов кормовых растений относилось к семействам *Ariaceae* (18), *Asteraceae* (17) и *Lamiaceae* (13). На цветках растений этих же семейств зарегистрировано и наибольшее число видов ос (23, 24 и 28 соответственно). Наибольшее число видов ос, посещавших цветки определенного вида растений, зарегистрировано для *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *herbaceum* (Vill.) Rouy (18), *Limonium scoparium* (Pall. ex Willd.) Stank. (15), *Scrophularia umbrosa* Dumort. (13), *Mentha longifolia* (L.) L. и *Nigella arvensis* L. (по 11). Обсуждаются избирательность ос-эвменин при выборе растений отдельных семейств и родов, а также известные случаи «воровства» нектара осами-эвменинами через отверстия, прогрызаемые в околоцветнике.

Ключевые слова: складчатокрылые осы, дополнительное питание, цветки, нектар.

DOI: 10.31857/S0367144520020112

Складчатокрылые осы (сем. *Vespidae*) – крупное семейство жалящих перепончатокрылых, распространенное всесветно, включающее около 5300 видов и традиционно разделяемое на 6 подсемейств: *Euparagiinae*, *Masarinae*, *Eumeninae*, *Stenogastrinae*, *Polistinae* и *Vespiinae* (Carpenter, 1982; Pickett, Carpenter, 2010; Antropov, Fateryga, 2017; Perrard et al., 2017). Данные современных филогенетических реконструкций свидетельствуют о необходимости выделения еще 3 подсемейств: *Gayellinae*, *Raphiglossinae* и *Zethinae* (Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018). Осы подсемейств *Gayellinae* и *Masarinae* по образу жизни сходны с одиночными пчелами: самки строят гнезда, в ячейки которых откладывают яйца и запасают смесь пыльцы и нектара, которой затем питаются вылупившиеся личинки. Взрослые осы также питаются пыльцой и нектаром цветков. Для части видов ос-мазарин нектар служит также строительным материалом, используемым для увлажнения сухой земли. Большинство видов *Gayellinae* и *Masarinae* – специализированные олиголекты, их взаимоотношения с цвет-

ковыми растениями – предмет специальных исследований (Richards, 1962; Gess, 1996; Gess, Gess, 2010). Некоторые виды растений адаптировались к опылению осами-мазаринами в ходе коэволюции с ними (Gess, Gess, 2010).

Подсемейства Eumeninae, Raphiglossinae и Zethinae (Eumeninae s. l.) включают одиночных хищных ос. Это наиболее крупная группа ос-веспид, насчитывающая около 4000 видов (Tan et al., 2018; Fateryga, Mokrousov, 2019; Kumar et al., 2019). В отличие от ос-мазарин, самки ос-эвменин запасают в ячейках своих гнезд парализованных личинок насекомых-фитофагов (чешуекрылых, жесткокрылых или сидячебрюхих перепончатокрылых) (Spradbery, 1973; Iwata, 1976; Cowan, 1991). Сходны повадки ос реликтового подсем. Euparagiinae (Clement, Grissell, 1968), насчитывающего всего 10 рецентных видов (Carpenter, Kimsey, 2009). Пыльца не играет заметной роли в питании имаго ос-эвменин, основным источником белка для которых служит гемолимфа парализуемых жертв (Chilcutt, Cowan, 1992; Mauss, 2007; Mauss et al., 2019), но эти осы могут в незначительных количествах употреблять пыльцу (Hunt et al., 1991). Основным источником углеводов для взрослых одиночных ос служит нектар цветков. Осы-эвменины, как правило, не проявляют строгой избирательности к определенным видам растений. Их трофические связи изучены менее полно, чем у мазарин, но есть ряд публикаций о круге растений, посещаемых имаго эвменин в разных районах Европы (Haeseler, 1978; Ларіонов, Сенчило, 2000; Schneider, Feitz, 2001; Фатерыга, 2010; Амолин, Оголь, 2019).

Общественные осы (подсемейства Stenogastrinae, Polistinae и Vespinae) охотятся помимо личинок также на взрослых насекомых и пауков, у них также шире спектр углеводной пищи, включающий помимо нектара падь и сок разнообразных плодов (Spradbery, 1973; Mauss et al., 2019; Амолин, Оголь, 2019). Сложное и пластичное пищевое поведение общественных ос и их высокая численность обуславливают их заметную роль в экосистемах. Известны растения, адаптированные к опылению общественными осами подсемейств Polistinae и Vespinae. К ним относятся многие виды родов *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) (Darwin, 1862; Judd, 1971; Brodmann et al., 2008; Jakubská-Busse, Kadej, 2011; Фатерыга, Иванов, 2012) и *Scrophularia* L. (Scrophulariaceae) (Фатерыга и др., 2007; Фатерыга, 2011; Brodmann et al., 2012; Navarro-Pérez et al., 2013). И те, и другие иногда посещаются также и представителями подсем. Eumeninae. Исключительно общественными осами подсем. Vespinae опыляются некоторые безнектарные орхидные, привлекающие самок или рабочих особей этих ос обманным путем (Nazarov, 1995; Brodmann et al., 2009; Cheng et al., 2009; Nakase, Kato, 2012; Fateryga et al., 2013). Таким образом, трофические связи складчатокрылых ос с цветковыми растениями довольно разнообразны.

Цель настоящего исследования – выявить спектр кормовых растений имаго складчатокрылых ос подсем. Eumeninae s. l. (включая Zethinae) в Крыму с привлечением материала, собранного после выхода прошлой публикации (Фатерыга, 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 2002–2019 гг. на всей территории Крыма. Ос, замеченных питающимися на цветках, отлавливали и идентифицировали, а также (по возможности) фотографировали с использованием камер Canon PowerShot A570 IS и Canon PowerShot SX160 IS. Растения фотографировали, гербаризировали и идентифицировали по стандартным методикам, используя многочисленные определители и «флоры». Фотографии растений размещали на сайте Плантариум (2007–2020). Названия видов и подвидов растений приведены большей частью по сводке

Ены (2012), а также базе данных Euro+Med PlantBase (2006–2020). Семейства растений соответствуют системе APG IV (The Angiosperm Phylogeny Group, 2016), за исключением самостоятельности сем. Chenopodiaceae (Hernandez-Ledesma et al., 2015). Таксоны растений и ос приведены в алфавитном порядке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Питание имаго ос-эвменин зарегистрировано в Крыму на цветках 121 вида растений из 33 семейств (см. Табл. 1). Всего на цветках было отмечено 58 видов ос. Наибольшее число видов кормовых растений относилось к семействам Apiaceae (18), Asteraceae (17), Lamiaceae (13), Rosaceae (9), Fabaceae и Scrophulariaceae (по 6), Amaryllidaceae и Caprifoliaceae (по 4). Остальные семейства растений были представлены 3 (5 семейств), 2 (9) или 1 видом (11). Больше всего видов ос было отмечено на цветках растений семейств Lamiaceae (28), Asteraceae (24), Apiaceae (23), Fabaceae и Scrophulariaceae (по 21), Plumbaginaceae (17), Ranunculaceae (13), Rosaceae (11) и Butomaceae (10). На остальных 23 семействах было отмечено от 1 до 9 видов ос. Из всех видов растений, отмеченных в качестве кормовых для ос-эвменин, лидирует *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *herbaceum*: на его цветках зарегистрировано 18 видов ос. Далее следуют *Limonium scorpiarium* (15), *Scrophularia umbrosa* (13), *Mentha longifolia* и *Nigella arvensis* (по 11), *Butomus umbellatus* (10), *Eryngium campestre* и *Teucrium capitatum* (по 9). На остальных 113 видах зарегистрировано от 1 до 8 видов ос.

Наибольшее число видов кормовых растений зарегистрировано для *Eumenes coarctatus* (29), *Eu. dubius* (24) и *Ancistrocerus nigricornis* (23). Это одни из наиболее обычных видов ос-эвменин фауны Крыма (Fateruga, 2018). Далее следуют *Ancistrocerus gazella* (19), *Eumenes coronatus* и *Eu. papillarius* (по 14), *Alastor mocsaryi* и *Euodynerus dantici* (по 12), *Eustenancistrocerus amadanensis* и *Odynerus femoratus* (по 10). Для остальных 48 видов ос-эвменин зарегистрировано от 1 до 9 видов кормовых растений.

Большинство видов растений, зарегистрированных как кормовые для ос-эвменин, имеет строение цветков, позволяющее этим осам добывать нектар без повреждения околоцветника. Среди них можно выделить виды с раздельнолистным и раздельнолепестным околоцветником: *Cotinus coggygria* (рис. 1, 1), *Allium* spp. (рис. 1, 2), все Apiaceae (рис. 1, 3, 4), *Cynanchum acutum* (рис. 1, 5), *Hedera helix*, *Ornithogalum pyrenaicum*, все Brassicaceae, *Butomus umbellatus*, все Caryophyllaceae, Chenopodiaceae и Euphorbiaceae, *Malva sylvestris*, *Nitraria schoberi*, все Onagraceae и Polygonaceae, *Clematis vitalba*, *Nigella arvensis* (рис. 1, 6), *Reseda lutea*, все Rosaceae и *Koelreuteria paniculata*. Вторую группу составили цветки с неглубокой трубкой околоцветника, длина которой все еще позволяла достать нектар коротким хоботком большинству ос-эвменин: *Sambucus ebulus*, *Trachomitum venetum* subsp. *sarmatiense*, *Asparagus verticillatus*, большинство Asteraceae (рис. 1, 7), *Heliotropium ellipticum*, большинство Caprifoliaceae (рис. 1, 8), *Cuscuta* sp., *Frankenia hirsuta*, Lamiaceae с некрупными цветками (рис. 1, 9), *Limonium* spp. (рис. 1, 10), *Galium* spp. и *Scrophularia* spp. К этой же группе можно отнести Fabaceae с некрупными цветками, имеющими раздельнолепестный венчик, но сростнолистную чашечку (рис. 1, 11). Цветки *Echium* spp. имели глубокий, но широкий венчик, позволяющий осам проникнуть в него целиком.

Цветки 15 видов растений содержали нектар, труднодоступный для ос-эвменин (цветки с длинной и узкой трубкой чашечки/венчика или шпорцем). На цветках этих растений (см. таблицу) осы питались через разнообразные отверстия в околоцветнике,

Таблица 1. Растения и осы-эвменины, посещающие их для питания нектаром цветков в Крыму

Вид растения	Виды ос
Сем. Adoxaceae	
<i>Sambucus ebulus</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i> (Panzer, 1798), <i>A. nigricornis</i> (Curtis, 1826), <i>Eumenes coronatus</i> (Panzer, 1799), <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837), <i>Odynerus femoratus</i> de Saussure, 1856
Сем. Amaryllidaceae	
<i>Allium atroviolaceum</i> Boiss.	<i>Euodynerus dantici</i> (Rossi, 1790)
<i>A. pazcoskianum</i> Tuzson	<i>Paragymnomerus signaticollis</i> (Morawitz, 1888)
<i>A. rotundum</i> L.	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798), <i>Eumenes papillarius</i> (Christ, 1791), <i>Euodynerus disco-notatus</i> (Lichtenstein, 1884), <i>Eu. posticus</i> (Herrich-Schäffer, 1841)
<i>A. tarkhankuticum</i> Seregin	<i>Eumenes coarctatus</i> (Linnaeus, 1758)
Сем. Anacardiaceae	
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>A. oviventris</i> (Wesmael, 1836), <i>A. parietinus</i> (Linnaeus, 1761), <i>Discoelius dufourii</i> Lepeletier de Saint-Fargeau, 1841
Сем. Apiaceae	
<i>Astrodaucus littoralis</i> (M. Bieb.) Drude	<i>Eumenes tripunctatus</i> (Christ, 1791)
<i>Bupleurum exaltatum</i> M. Bieb.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>Eumenes coronatus</i>
<i>B. fruticosum</i> L.	<i>Ancistrocerus auctus</i> (Fabricius, 1793), <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. coronatus</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. posticus</i> , <i>Stenodynerus chevrieranus</i> (de Saussure, 1855)
<i>B. woronowii</i> Manden.	<i>Eumenes coarctatus</i>
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	<i>Allodynerus rossii</i> (Lepeletier de Saint-Fargeau, 1841)
<i>Conium maculatum</i> L.	<i>Eumenes coarctatus</i>
<i>Crithmum maritimum</i> L.	<i>Eumenes dubius</i> de Saussure, 1852
<i>Eryngium campestre</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>Brachyodynerus magnificus</i> (Morawitz, 1867), <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. sareptanus</i> André, 1884, <i>Eu. tripunctatus</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> (de Saussure, 1855), <i>Pseudepipona beckeri</i> (Morawitz, 1867)
<i>E. maritimum</i> L.	<i>Eumenes tripunctatus</i> , <i>Euodynerus dantici</i>
<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. coronatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. sareptanus</i>
<i>Ferula caspica</i> M. Bieb.	<i>Brachyodynerus magnificus</i> , <i>Hemipterochilus bembeciformis</i> (Morawitz, 1867), <i>Pseudepipona beckeri</i> , <i>Stenodynerus fastidiosissimus</i> (de Saussure, 1855)
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	<i>Ancistrocerus auctus</i> , <i>A. gazella</i> , <i>Eumenes dubius</i> , <i>Eu. mediterraneus</i> Kriechbaumer, 1879, <i>Eu. papillarius</i>

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Symmorphus debilitatus</i> (de Saussure, 1855), <i>S. gracilis</i> (Brullé, 1832)
<i>Laserpitium hispidum</i> M. Bieb.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>A. oviventris</i> , <i>Eumenes coronatus</i> , <i>Symmorphus debilitatus</i>
<i>Pimpinella tragi</i> Vill.	<i>Eumenes coronatus</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Symmorphus gracilis</i>
<i>Seseli gummiferum</i> Pall. ex Smith	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>Eumenes coronatus</i> , <i>Eu. papillarius</i>
<i>S. tortuosum</i> L.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. mediterraneus</i>
<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link	<i>Ancistrocerus auctus</i> , <i>A. gazella</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>Brachy-</i> <i>odynerus magnificus</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. papillarius</i>
Сем. Аросупнасеае	
<i>Cynanchum acutum</i> L.	<i>Allodynerus delphinalis</i> (Giraud, 1866), <i>Antepipona</i> <i>deflenda</i> (S. Saunders, 1853), <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Euodynerus disconotatus</i> , <i>Eu. fastidiosus</i> (de Saussure, 1853), <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Paravespa rex</i> (von Schulthess, 1924)
<i>Trachomitum venetum</i> subsp. <i>sarmatiense</i> (Woodson) Avetisjan	<i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. fastidiosus</i>
Сем. Аралиаеае	
<i>Hedera helix</i> L.	<i>Eumenes dubius</i>
Сем. Аспарагаеае	
<i>Asparagus verticillatus</i> L.	<i>Syneuodynerus egregius</i> (Herrich-Schäffer, 1839)
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i> L.	<i>Antepipona nigricornis</i> (Morawitz, 1885), <i>A. orbitalis</i> (Herrich-Schäffer, 1839), <i>Leptochilus membranaceus</i> (Morawitz, 1867), <i>Odynerus albopictus</i> de Saussure, 1856, <i>O. melanocephalus</i> (Gmelin, 1790)
Сем. Астераеае	
<i>Achillea nobilis</i> L.	<i>Allodynerus rossii</i> , <i>Antepipona orbitalis</i> , <i>Brachyodynerus</i> <i>magnificus</i> , <i>B. quadrimaculatus</i> (André, 1884), <i>Stenodynerus fastidiosissimus</i> , <i>Syneuodynerus egregius</i>
<i>A. setacea</i> Waldst. et Kit.	<i>Leptochilus alpestris</i> (de Saussure, 1855), <i>L. membranaceus</i> , <i>Microdynerus parvulus</i> (Herrich-Schäffer, 1838), <i>M. timidus</i> (de Saussure, 1856), <i>Odynerus femoratus</i> , <i>O. melanocephalus</i>
<i>Anthemis</i> sp.	<i>Leptochilus membranaceus</i>
*** <i>Carduus acanthoides</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
* <i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>substituta</i> (Czerep.) Mikheev	<i>Stenodynerus chevrieranus</i>
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	<i>Ancistrocerus antilope</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>Syneuodynerus</i> <i>egregius</i>

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
<i>*Echinops armatus</i> Steven	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf. s. l.	<i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>Eumenes papillarius</i>
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	<i>Ancistrocerus antilope</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. pomiformis</i> (Fabricius, 1781)
<i>Galatella sedifolia</i> subsp. <i>biflora</i> (L.) Sennikov	<i>Eumenes sareptanus</i>
<i>G. villosa</i> (L.) Rechb. f.	<i>Eumenes coarctatus</i>
*** <i>Grindelia squarrosa</i> (Pursh) Dunal	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>Helichrysum italicum</i> (Roth) G. Don	<i>Eumenes coarctatus</i>
<i>Leucanthemum ircutianum</i> DC.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Odynerus femoratus</i>
<i>Petasites hybridus</i> subsp. <i>ochroleucus</i> (Boiss. et A. Huet) Šourek	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Symphotrichum novi-belgii</i> (L.) G. L. Nesom	<i>Eumenes dubius</i>
<i>Triplolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobroc.	<i>Antepipona deflenda</i> , <i>Eumenes dubius</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Pseudepipona beckeri</i> , <i>Stenodynerus orenburgensis</i> (André, 1884)
Сем. Bignoniaceae	
** <i>Campsis radicans</i> (L.) Seem.	<i>Eumenes papillarius</i>
Сем. Boraginaceae	
<i>Echium italicum</i> subsp. <i>biebersteinii</i> (Lacaita) Greuter et Burdet	<i>Syneuodynerus egregius</i>
<i>E. vulgare</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>Heliotropium ellipticum</i> Ledeb.	<i>Eumenes dubius</i>
Сем. Brassicaceae	
<i>Calepina irregularis</i> (Asso) Thell.	<i>Gymnomerus laevipes</i>
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	<i>Antepipona orbitalis</i> , <i>Leptochilus membranaceus</i>
Сем. Butomaceae	
<i>Butomus umbellatus</i> L.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Odynerus femoratus</i> , <i>O. melanocephalus</i> , <i>Pseudepipona beckeri</i> , <i>P. herrichi</i> (de Saussure, 1856), <i>Stenodynerus orenburgensis</i> , <i>Tropidodynerus interruptus</i> (Brullé, 1832)
Сем. Caprifoliaceae	
* <i>Centranthus ruber</i> (L.) DC.	<i>Alastor mocsaryi</i> (André, 1884)
<i>Cephalaria uralensis</i> (Murray) Roem. et Schult.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i>
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	<i>Odynerus femoratus</i>

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
<i>Scabiosa argentea</i> L.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Hemipterochilus bembeciformis</i> , <i>Parodontodynerus ephippium</i> (Klug, 1817), <i>Stenodynerus fastidiosissimus</i>
Сем. Caryophyllaceae	
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.	<i>Euodynerus disconotatus</i>
<i>Spergularia media</i> (L.) C. Presl	<i>Leptochilus membranaceus</i>
<i>Stellaria graminea</i> L.	<i>Odynerus femoratus</i>
Сем. Chenopodiaceae	
<i>Halimione verrucifera</i> (M. Bieb.) Aellen	<i>Brachyodynerus magnificus</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i>
<i>Salsola tragus</i> L.	<i>Antepipona deflenda</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Stenodynerus bluethgeni</i> van der Vecht, 1971
<i>Suaeda</i> sp.	<i>Antepipona deflenda</i> , <i>Stenodynerus bluethgeni</i>
Сем. Convolvulaceae	
<i>Cuscuta</i> sp.	<i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Leptochilus alpestris</i>
Сем. Euphorbiaceae	
<i>Euphorbia glareosa</i> Pall. ex M. Bieb.	<i>Alastor mocsaryi</i> , <i>Stenodynerus fastidiosissimus</i>
<i>Eu. seguieriana</i> Neck.	<i>Euodynerus posticus</i> , <i>Eumenes dubius</i> , <i>Odynerus melanocephalus</i>
Сем. Fabaceae	
* <i>Astragalus varius</i> subsp. <i>eupatoricus</i> Sytin	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> subsp. <i>herbaceum</i> (Vill.) Rouy	<i>Alastor mocsaryi</i> , <i>Allodynerus rossii</i> , <i>Ancistrocerus antilope</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>Antepipona deflenda</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. coronatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Eu. pomiformis</i> , <i>Euodynerus posticus</i> , <i>Eu. quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793), <i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Odynerus albopictus</i> , <i>Parodontodynerus ephippium</i> , <i>Stenodynerus chevrieranus</i> , <i>Syneuodynerus egregius</i>
<i>Medicago falcata</i> L. s. l.	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller, 1776), <i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Odynerus femoratus</i>
<i>Melilotus albus</i> Medik.	<i>Eumenes dubius</i> , <i>Eu. papillarius</i>
<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> , <i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Odynerus femoratus</i>
* <i>Vicia tenuifolia</i> Roth	<i>Gymnomerus laevipes</i>
Сем. Frankeniaceae	
<i>Frankenia hirsuta</i> L.	<i>Stenodynerus fastidiosissimus</i>
Сем. Lamiaceae	
* <i>Clinopodium vulgare</i> L.	<i>Katamenes flavigularis</i> (Blüthgen, 1951)

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
<i>Lavandula angustifolia</i> Mill.	<i>Katamenes flavigularis</i>
<i>Lycopus europaeus</i> L.	<i>Eumenes coronatus</i>
<i>Marrubium peregrinum</i> L.	<i>Ancistrocerus auctus</i> , <i>A. gazella</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. disconotatus</i> , <i>Eu. posticus</i>
<i>Mentha longifolia</i> (L.) L.	<i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. parietum</i> (Linnaeus, 1758), <i>Antepipona deflenda</i> , <i>Discoelius</i> <i>dufourii</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. coronatus</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. posticus</i> , <i>Leptochilus</i> <i>regulus</i> (de Saussure, 1855), <i>Parodontodynerus</i> <i>ephippium</i>
<i>Origanum vulgare</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>A. nigricornis</i>
* <i>Salvia nemorosa</i> subsp. <i>pseudosylvestris</i> (Stapf) Bornm.	<i>Alastor mocsaryi</i>
* <i>Satureja montana</i> subsp. <i>taurica</i> (Velen.) P. W. Ball	<i>Alastor mocsaryi</i> , <i>Leptochilus alpestris</i> , <i>Stenodynerus</i> <i>bluethgeni</i>
* <i>Stachys annua</i> (L.) L.	<i>Alastor mocsaryi</i>
<i>Teucrium capitatum</i> L.	<i>Antepipona orbitalis</i> , <i>Brachyodynerus magnificus</i> , <i>B. quadrimaculatus</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. tripunctatus</i> , <i>Euodynerus disconotatus</i> , <i>Katamenes flavigularis</i> , <i>Paragymnomerus</i> <i>signaticollis</i> , <i>Syneuodynerus egregius</i>
<i>T. chamaedrys</i> L.	<i>Katamenes flavigularis</i> , <i>Paragymnomerus signaticollis</i>
<i>Thymus tauricus</i> Klokov et Des.- Shost.	<i>Euodynerus disconotatus</i> , <i>Eustenancistrocerus</i> <i>amadanensis</i> , <i>Katamenes flavigularis</i> , <i>Odynerus</i> <i>albopictus</i> , <i>Paravespa rex</i>
* <i>Ziziphora taurica</i> M. Bieb. Сем. Lythraceae	<i>Leptochilus membranaceus</i>
* <i>Lythrum salicaria</i> L. Сем. Malvaceae	<i>Alastor mocsaryi</i>
**** <i>Alcea rugosa</i> Alef. s. l.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>Malva sylvestris</i> L. Сем. Nitrariaceae	<i>Euodynerus dantici</i> , <i>Odynerus albopictus</i> , <i>Parodontodynerus ephippium</i>
<i>Nitraria schoberi</i> L. Сем. Onagraceae	<i>Syneuodynerus egregius</i>
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Gaura lindheimeri</i> Engelm. et A. Gray	<i>Eumenes coronatus</i> , <i>Eu. papillarius</i>

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
Сем. Plantaginaceae	
* <i>Linaria biebersteinii</i> Besser s. l.	<i>Alastor mocsaryi</i> , <i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>Eumenes coronatus</i> , <i>Katamenes flavigularis</i> , <i>Stenodynerus bluethgeni</i>
* <i>L. genistifolia</i> (L.) Mill. s. l.	<i>Alastor mocsaryi</i> , <i>Katamenes dimidiatus</i> (Brullé, 1832)
Сем. Plumbaginaceae	
<i>Limonium bellidifolium</i> (Gouan) Dumort. s. l.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>L. platyphyllum</i> Lincz.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. fastidiosus</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Katamenes dimidiatus</i> , <i>Leptochilus membranaceus</i> , <i>Stenodynerus orenburgensis</i>
<i>L. scoparium</i> (Pall. ex Willd.) Stank.	<i>Allodynerus delphinalis</i> , <i>Ancistrocerus gazella</i> , <i>Brachyodynerus magnificus</i> , <i>B. quadrimaculatus</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. pomiformis</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Eu. tripunctatus</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Katamenes dimidiatus</i> , <i>Leptochilus membranaceus</i> , <i>Parodontodynerus ephippium</i> , <i>Pseudepipona beckeri</i> , <i>Stenodynerus orenburgensis</i>
Сем. Polygonaceae	
<i>Bistorta ensigera</i> (Juz.) Tzvelev	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Polygonum patulum</i> M. Bieb.	<i>Alastor mocsaryi</i>
Сем. Ranunculaceae	
<i>Clematis vitalba</i> L.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
* <i>Consolida regalis</i> subsp. <i>paniculata</i> (Host.) Soó	<i>Alastor mocsaryi</i>
<i>Nigella arvensis</i> L.	<i>Antepipona deflenda</i> , <i>A. orbitalis</i> , <i>Brachyodynerus quadrimaculatus</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. disconotatus</i> , <i>Eustenancistrocerus amadanensis</i> , <i>Leptochilus alpestris</i> , <i>L. regulus</i> , <i>Syneuodynerus egregius</i>
Сем. Resedaceae	
<i>Reseda lutea</i> L.	<i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. mediterraneus</i> , <i>Eu. pomiformis</i> , <i>Eu. sareptanus</i> , <i>Katamenes flavigularis</i> , <i>Odynerus albopictus</i> , <i>Parodontodynerus ephippium</i>
Сем. Rosaceae	
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Ancistrocerus gazella</i>
<i>Geum urbanum</i> L.	<i>Ancistrocerus auctus</i>
<i>Malus</i> sp.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>

Таблица 1 (продолжение)

Вид растения	Виды ос
<i>Potentilla argentea</i> L.	<i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Microdynerus parvulus</i> , <i>Odynerus femoratus</i>
<i>P. recta</i> L.	<i>Leptochilus alpestris</i> , <i>L. membranaceus</i> , <i>Microdynerus parvulus</i> , <i>M. timidus</i>
<i>P. reptans</i> L.	<i>Odynerus femoratus</i>
<i>Prunus spinosa</i> L.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Pyrus elaeagnifolia</i> Pall.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
<i>Rubus</i> sp.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>Symmorphus debilitatus</i>
Сем. Rubiaceae	
<i>Galium humifusum</i> M. Bieb.	<i>Eumenes dubius</i>
<i>G. rubioides</i> L.	<i>Ancistrocerus nigricornis</i>
Сем. Sapindaceae	
<i>Koelreuteria paniculata</i> Laxm.	<i>Ancistrocerus auctus</i> , <i>A. gazella</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Euodynerus dantici</i> , <i>Eu. disconotatus</i>
Сем. Scrophulariaceae	
* <i>Buddleja davidii</i> Franch.	<i>Alastor mocsaryi</i>
<i>Scrophularia canina</i> subsp. <i>bicolor</i> (Sibth. et Sm.) Greuter	<i>Allodynerus floricola</i> (de Saussure, 1853), <i>Eumenes</i> <i>coarctatus</i> , <i>Eu. mediterraneus</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Microdynerus parvulus</i> , <i>Symmorphus</i> <i>gracilis</i>
<i>S. rupestris</i> Willd.	<i>Ancistrocerus oviventris</i> , <i>Eumenes pomiformis</i> , <i>Odynerus albopictus</i>
<i>S. scopolii</i> Hoppe	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>Eumenes coarctatus</i> , <i>Eu. corona-</i> <i>tus</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Symmorphus debilitatus</i> , <i>S. gracilis</i>
<i>S. umbrosa</i> Dumort.	<i>Allodynerus delphinalis</i> , <i>Ancistrocerus nigricornis</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>Discoelius dufourii</i> , <i>Eumenes</i> <i>coarctatus</i> , <i>Eu. coronatus</i> , <i>Eu. dubius</i> , <i>Eu. papillarius</i> , <i>Eu. pomiformis</i> , <i>Eu. punctaticlypeus</i> Giordani Soika, 1943, <i>Gymnomerus laevipes</i> , <i>Symmorphus debilitatus</i> , <i>S. gracilis</i>
**** <i>Verbascum phlomoides</i> L.	<i>Brachyodynerus magnificus</i> , <i>Pseudepipona beckeri</i>

Примечание. * – Виды, на цветках которых осы добывали нектар через отверстия в околоцветнике; ** – виды, на цветках которых осы питались выделениями экстрафлоральных нектарников на наружной стороне чашелистиков; *** – виды, на которых осы питались выделениями листочков обертки соцветия; **** – виды, на цветках которых осы питались жидкостью, выступающей из мельчайших отверстий в чашелистиках и прицветниках. В прошлой публикации автора (Фатерыга, 2010) некоторые растения были определены ошибочно либо только до рода: *Echinops armatus* как *E. ritro* L., *Erigeron annuus* как *E. acris* L., *Suaeda* sp. как *Salsola laricina* Pall., *Euphorbia glareosa* как *Eu. stepposa* Zoz, *Medicago falcata* как *Medicago* sp., *Teucrium capitatum* как *T. polium* L., *Thymus tauricus* как *Thymus* sp., *Malus* sp. как *M. praecox* (Pall.) Borkh., *Potentilla argentea* как *Potentilla* sp., *P. recta* как *P. semilaciniosa* (Borbás) Borbás.

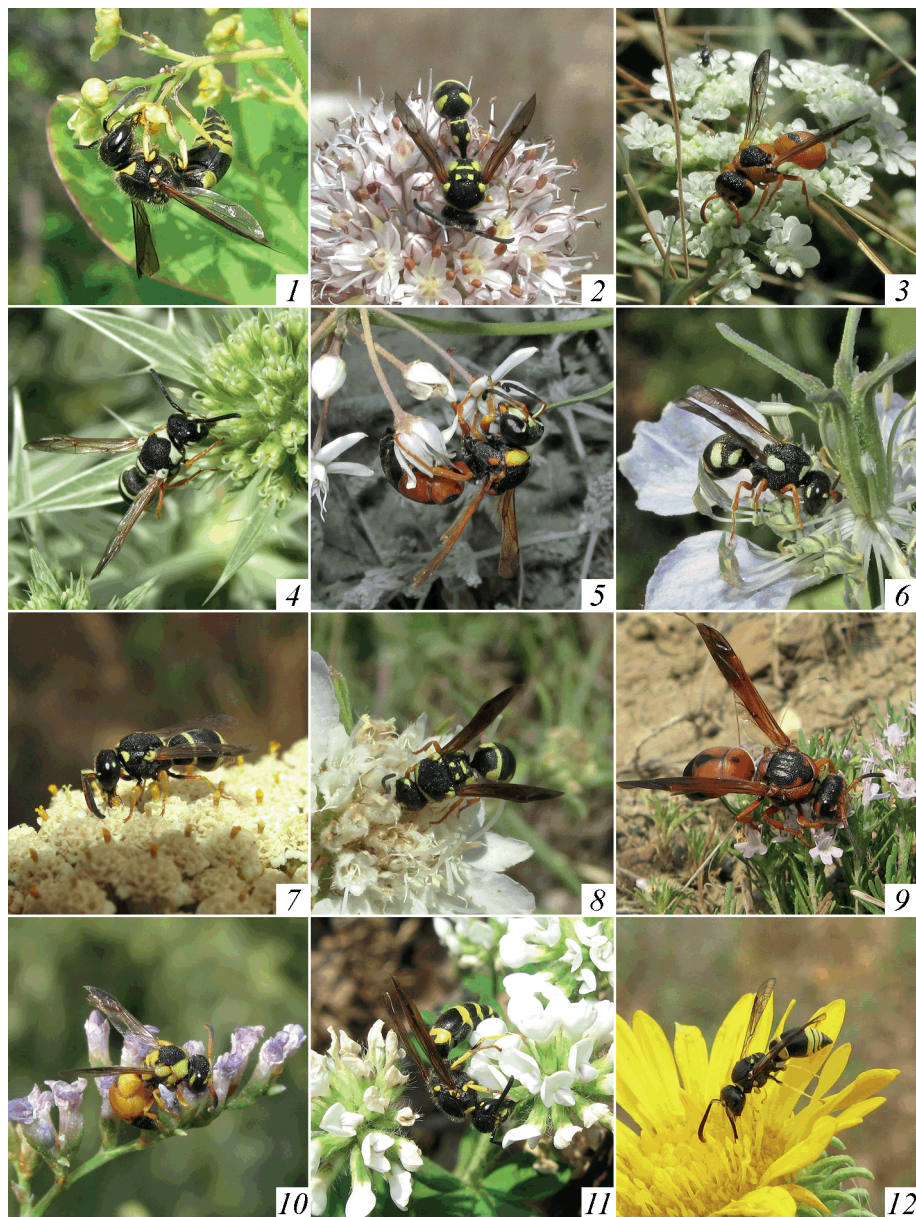


Рис. 1. Осы-эвменины, питающиеся нектаром на цветках растений в Крыму.

1 – самка *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis) на *Cotinus coggygria* Scop., 2 – самка *Eumenes coarctatus* (Linnaeus) на *Allium tarkhankuticum* Seregin, 3 – самка *Brachydynerus magnificus* (Morawitz) на *Torilis arvensis* (Huds.) Link, 4 – самка *Pseudepipona beckeri* (Morawitz) на *Eryngium campestre* L., 5 – самец *Paravespa rex* (von Schulthess) на *Cynanchum acutum* L., 6 – самец *Brachydynerus quadrimaculatus* (André) на *Nigella arvensis* L., 7 – самец *Stenodynerus fastidiosissimus* (de Saussure) на *Achillea nobilis* L., 8 – самка *Parodontodynerus ephippium* (Klug) на *Scabiosa argentea* L., 9 – самка *Paravespa rex* на *Thymus tauricus* Klokov & Des.-Shost., 10 – самец *B. magnificus* на *Limonium scoparium* (Pall. ex Willd.) Stank., 11 – самка *A. nigricornis* на *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *herbaceum* (Vill.) Rouy, 12 – самец *Ancistrocerus gazella* (Panzer) на *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal.

предположительно сделанные другими насекомыми. При этом как минимум один из видов ос (*Alastor mocsaryi*) также проделывал такие отверстия самостоятельно (Фатерыга, Подунай, 2018). В спектре питания *A. mocsaryi* отмечены 6 видов растений, на цветках которых не было обнаружено других видов ос-эвменин (в том числе опыляемые бабочками *Centranthus ruber* и *Buddleja davidii*).

Осы *Eumenes papillarius* на цветках *Campsis radicans* питались из экстрафлоральных нектарников, расположенных на наружной стороне чашелистиков (Фатерыга, 2012). На двух видах сем. Asteraceae (*Carduus acanthoides* и *Grindelia squarrosa*) осы *Ancistrocerus gazella* питались клейкими выделениями листочков обертки, на соцветиях *G. squarrosa* они посещали также цветки (рис. 1, 12). На цветках еще двух видов растений с открытыми нектарниками (*Alcea rugosa* и *Verbascum phlomoides*) осы обследовали лишь наружную поверхность чашелистиков и прицветников; вероятно, они питались при этом жидкостью, выступающей из мельчайших отверстий в эпидермисе (Fatergya et al., 2017).

ОБСУЖДЕНИЕ

В прошлой публикации (Фатерыга, 2010) были приведены кормовые растения, известные для 45 из 78 видов ос-эвменин в Крыму (Fatergya, 2018). Новые данные существенно дополняют спектр кормовых растений большинства видов ос и добавляют сведения о питании на цветках еще 13 видов эвменин. Для 20 оставшихся видов крымской фауны кормовые растения до сих пор неизвестны. Однако большинство из них – крайне редкие виды, известные в регионе по единичным экземплярам, часто собранным не один десяток лет назад (Fatergya, 2018). Таким образом, можно заключить, что кормовые растения выяснены для основной массы видов ос-эвменин фауны Крыма.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что осы-эвменины предпочитают питаться на цветках растений семейств *Ariaceae*, *Asteraceae* и *Lamiaceae*. Эти 3 семейства посещались наибольшим числом видов ос, и больше всего видов растений, посещаемых осами, также было обнаружено в этих семействах. Далее по числу видов кормовых растений следуют *Rosaceae*, *Fabaceae* и *Scrophulariaceae*, а по числу питающихся на них видов ос – *Fabaceae*, *Scrophulariaceae* и *Plumbaginaceae*. Примечательно, что к самым крупным семействам флоры Крыма относятся *Asteraceae*, *Roaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Lamiaceae*, *Caryophyllaceae* и *Ariaceae* (Ена, 2012). Таким образом, лидерство семейств *Asteraceae* и *Fabaceae* в питании ос-эвменин неудивительно, так как эти два семейства энтомофильных растений наиболее богаты видами на полуострове (сем. *Roaceae* не относится к энтомофильным растениям). Семейства *Rosaceae* и *Lamiaceae* также включают довольно много видов и при этом играют заметную роль в питании ос. Однако сем. *Ariaceae*, 8-е по числу видов во флоре Крыма, занимает ведущее место в питании эвменин, что означает явное предпочтение осами растений данного семейства. Это может быть обусловлено строением открытых нектарников цветков всех видов сем. *Ariaceae*, что делает их доступными для насекомых с коротким хоботком, к которым относится большинство ос-эвменин. К явно предпочитаемым осами относятся также семейства *Scrophulariaceae* (род *Scrophularia*) и *Plumbaginaceae* (род *Limonium* Mill.). При этом растения семейств *Brassicaceae* и *Caryophyllaceae* (4-е и 7-е места во флоре Крыма) почти не привлекательны для ос-эвменин – они характеризуются и малым числом кормовых видов, и малым числом видов ос, посетивших их цветки. Преобладание видов сем. *Ariaceae* как источников

нектара для имаго ос-эвменин хорошо известно (Bluthgen, 1961; Spradbery, 1973; Haeseler, 1978; Амолин, Оголь, 2019), хотя есть и данные о ведущей роли видов сем. Asteraceae (Ларионов, Сенчило, 2000; Schneider, Feitz, 2001). Возможно, это объясняется более высоким видовым разнообразием сем. Asteraceae. Например, во флоре Крыма оно превышает сем. Apiaceae по числу видов более чем в 3 раза (Ена, 2012), а в мире – более чем в 6 раз (Christenhusz, Byng, 2016).

Полученные данные свидетельствуют также о пластичности пищевого поведения ос-эвменин. Хоботок у большинства видов подсемейств Eumeninae s. str. и Zethinae не длинный (Mauss et al., 2019), что не мешает им использовать для питания цветки с разным строением околоцветника, в частности, «воруя» нектар через отверстия в нем, оставленные другими насекомыми. Самостоятельно прогрызают венчики цветков осы *Alastor mocsaryi*, а также *Pterocheilus phaleratus* (Panzer), *Ancistrocerus scoticus* (Curtis), *A. oviventris* (Haeseler, 1980, 1997) и *Odynerus cinnabarinus* (Bohart) (Barlow, Pavlik, 2017). Наиболее разнообразны приемы добычи нектара у *P. phaleratus*. Несмотря на довольно длинный (по сравнению с другими представителями подсем. Eumeninae s. str.) хоботок у этого вида, он также иногда прогрызает отверстия в околоцветниках мелиттофильных видов *Anchusa officinalis* L. (Boraginaceae) и *Erica tetralix* L. (Ericaceae) (Haeseler, 1980). Особи *P. phaleratus* способны также воровать нектар из цветков *Lotus corniculatus* L. (Fabaceae), не проделывая в них отверстий, а просовывая хоботок между чашечкой и венчиком (Haeseler, 1975). Осы *A. scoticus* могут прогрызать отверстия в шпорце цветков *Linaria vulgaris* Mill. (Plantaginaceae), а *A. oviventris* – в шпорце *Viola × wittrockiana* Gams ex Nauenb. et Buttler (Violaceae) и венчике *Dicentra eximia* (Ker Gawl.) Torr. (Papaveraceae) (Haeseler, 1980, 1997). *Odynerus cinnabarinus* прогрызает отверстия в чашечке цветков *Astragalus holmgreniorum* Barneby (Fabaceae) (Barlow, Pavlik, 2017). Нектар используется осами *A. mocsaryi* не только для питания, но и для скрепления сухой земли и песка при строительстве гнезда; предполагается, что *O. cinnabarinus* также может использовать нектар при постройке гнезд (Фатерыга, Подунай, 2018). Возможно, что и *P. phaleratus* каким-то образом использует нектар для смачивания и укрепления стенок ячейки, выгрызенной в песке, однако гнездование данного вида изучено слабо (Аренс, 1924). Осы рода *Ancistrocerus* Wesmael, очевидно, используют для строительства воду, поскольку регулярно собирают ее из различных источников.

В отличие от общественных ос (Фатерыга, 2010), эвменины не были зарегистрированы в Крыму на цветках растений сем. Orchidaceae. Тем не менее, представители подсем. Eumeninae s. str. известны в качестве опылителей некоторых видов рода *Epipactis* секции *Arthrochilium* Irmisch (Nilsson, 1978; Pedersen et al., 2018). Привлекательность растений родов *Epipactis* и *Scrophularia* для хищных складчатокрылых ос объясняют сходством выделяемого этими цветками запаха со спектром летучих вторичных метаболитов («green-leaf volatiles»), выделяемых листьями растений при их повреждении листогрызущими насекомыми, на которых охотятся эти осы (Brodmann et al., 2008, 2012). Однако данная гипотеза совершенно не согласуется с тем, что на цветках растений рода *Epipactis* обнаружено не меньше самцов ос (которые ни на кого не охотятся), чем самок (Veenendaal, 2010). Цветки видов рода *Scrophularia* также посещаются большим количеством самцов складчатокрылых ос, в том числе из подсем. Eumeninae s. l. (Фатерыга и др., 2007; Фатерыга, 2011). Таким образом, причина предпочтения некоторыми видами ос-эвменин цветков растений рода *Scrophularia* остается не вполне ясной.

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания № ААА-А-А19-119012490044-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амолин А. В., Оголь И. Н. 2019. Пищевые связи складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae) с цветковыми растениями (Magnoliophyta) в Донбассе. Евразийский энтомологический журнал **18** (5): 365–376.
- Аренс Л. Е. 1924. К биологии и систематике *Pterocheilus chevrieranus* Sauss. (Hymenoptera, Vespidae). Русское энтомологическое обозрение **18**: 175–180.
- Ена А. В. 2012. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Орианда, 232 с.
- Ларіонов Є. Л., Сенчило О. О. 2000. Видовий склад та живлення на квітах ос надродини Vespoidea (Hymenoptera) району Середнього Придніпров'я. Вестник зоології, Suppl. 14: 56–61.
- Планта́риум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2020. URL: <http://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 30.01.2020).
- Фатерыга А. В. 2010. Трофические связи складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) с цветковыми растениями в Крыму. Энтомологическое обозрение **89** (2): 380–389.
- Фатерыга А. В. 2011. Состав опылителей видов рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) флоры Крыма со специальным рассмотрением складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae). Экосистемы, их оптимизация и охрана **5**: 86–104.
- Фатерыга А. В. 2012. Видовой состав и питание на цветках складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) арборетума Никитского ботанического сада и Природного заповедника «Мыс Мартьян». Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада **104**: 108–114.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П. 2012. Экология опыления видов рода *Epipactis* (Orchidaceae) в Крыму. Экоистемы, их оптимизация и охрана **6**: 136–150.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П., Новиков Е. В. 2007. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) – специализированные опылители редкого вида норичников – *Scrophularia umbrosa* (Scrophulariales: Scrophulariaceae) в Крыму. Известия Харьковского энтомологического общества **14** (1–2): 145–161.
- Фатерыга А. В., Подунай Ю. А. 2018. Гнездование и биология *Alastor mocsaryi* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). Зоологический журнал **97** (9): 1132–1142.
- 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 vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). Molecular Phylogenetics and Evolution **216**: 213–226.
- Barlow S. E., Pavlik B. M. 2017. Estimating the Spatial Dimensions of *Astragalus holmgreniorum* Mutualisms. I. Pollinator Visitation and Behaviors along a Seed Set Gradient. Report to the State of Utah Department of Natural Resources Endangered Species Recovery Program. Salt Lake City: The Nature Conservancy Utah Field Office, 25 p.
- 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.
- Brodmann J., Emer D., Ayasse M. 2012. Pollinator attraction of the wasp-flower *Scrophularia umbrosa* (Scrophulariaceae). Plant Biology **12** (3): 500–505.
- Brodmann J., Twele R., Francke W., Hölzler G., Zhang Q.-H., Ayasse M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. Current Biology **18** (10): 740–744.
- Brodmann J., Twele R., Francke W., Luo Y.-B., Song X.-Q., Ayasse M. 2009. Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination. Current Biology **19**: 1368–1372.
- Carpenter J. M. 1982. The phylogenetic relationship and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). Systematic Entomology **7** (1): 11–38.
- Carpenter J. M., Kimsey L. S. 2009. The genus *Euparagia* Cresson (Hymenoptera: Vespidae; Euparagiinae). American Museum Novitates **3643**: 1–11.
- Cheng J., Shi J., Shanguan F.-Z., Dafni A., Deng Z.-H., Luo Y.-B. 2009. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespula* wasps. Annals of Botany **104** (3): 565–571.
- Chilcutt C. F., Cowan D. P. 1992. Carnivory in adult female eumenid wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) and its effect on egg production. Great Lakes Entomologist **25** (4): 297–301.

- Christenhusz M. J. M., Byng J. W. 2016. The number of known plant species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* **261** (3): 201–217.
- Clement S. L., Grissell E. E. 1968. Observations on the nesting habits of *Euparagia scutellaris* Cresson (Hymenoptera: Masarinae). *Pan-Pacific Entomologist* **44** (1): 34–37.
- Cowan D. P. 1991. The solitary and presocial Vespidae. In: K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). *The Social Biology of Wasps*. Ithaca; London: Cornell University Press, pp. 33–73.
- Darwin C. 1862. On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects and on the Good Effect of Intercrossing. London: John Murray, iv + 366 p.
- Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. 2006–2020. URL: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (accessed on: 30.01.2020).
- Fateryga A. V. 2018. Wasps of the family Vespidae (Hymenoptera) of the Crimean Peninsula. *Entomofauna* **39** (1): 193–233.
- Fateryga A. V., Ivanov S. P., Budashkin Yu. I. 2017. First data on the bionomics of *Brachydynerus magnificus magnificus* (Morawitz, 1867) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Zootaxa* **4312** (2): 343–354.
- Fateryga A. V., Ivanov S. P., Fateryga V. V. 2013. Pollination ecology of *Steveniella satyrioides* (Spreng.) Schltr. (Orchidaceae) in Ayan Natural Landmark (the Crimea). *Ukrainian Botanical Journal* **70** (2): 195–201.
- 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.
- Gess S. K. 1996. *The Pollen Wasps. Ecology and Natural History of the Masarinae*. Cambridge; London: Harvard University Press, x + 340 p.
- Gess S. K., Gess F. W. 2010. *Pollen Wasps and Flowers in Southern Africa*. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, 147 p. (SANBI Biodiversity Series 18).
- Haeseler V. 1975. *Pterochelilus phaleratus* (Hymenoptera: Vespoidea), ein Nektardieb an den Blüten von *Lotus corniculatus* (Fabales: Fabaceae). *Entomologica Germanica* **1** (3–4): 213–221.
- Haeseler V. 1978. Flugzeit, Blütenbesuch, Verbreitung und Häufigkeit der solitären Faltenwespen im Norddeutscher Tiefland (BDR) – (Vespoidea: Eumenidae). *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein* **48**: 63–131.
- Haeseler V. 1980. Zum Necktarraub solitärer Faltenwespen (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae). *Entomologia Generalis* **6** (1): 49–55.
- Haeseler V. 1997. *Ancistrocerus oviventris* (Wesmael 1836), eine weitere Nektar raubende solitare Faltenwespe (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae). *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* **7** (7–8): 259–266.
- Hernández-Ledesma P., Berendsohn W. G., Borsch T., von Mering S., Akhani H., Arias S., Castañeda-Noa I., Eggli U., Eriksson R., Flores-Olvera H., Fuentes-Bazán S., Kadereit G., Klak C., Korotkova N., Nyffeler R., Ocampo G., Ochoterena H., Oxelman B., Rabeler R. K., Sanchez A., Schlumpberger B. O., Uotila P. 2015. A taxonomic backbone for the global synthesis of species diversity in the angiosperm order Caryophyllales. *Willdenowia* **45** (3): 281–383.
- Hunt J. H., Brown P. A., Sago K. M., Kerker J. A. 1991. Vespids wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **64** (2): 127–130.
- Iwata K. 1976. *Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera*. New Delhi: Amerind Publishing Company, xii + 536 p.
- Jakubaska-Busse A., Kadej M. 2011. The pollination of *Epipactis* Zinn, 1757 (Orchidaceae) species in Central Europe – the significance of chemical attractants, floral morphology and concomitant insects. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **80** (1): 49–57.
- Judd W. 1971. Wasps (Vespidae) pollinating helleborine, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, at Owen Sound, Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* **102**: 115–118.
- Kumar P. G., Pannure A., Carpenter J. M. 2019. Potter wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) of India. In: S. Ramani, P. Mohanraj, H. M. Yeshwanth (eds). *Indian Insects. Diversity and Science. A Festschrift for Professor C. A. Viraktamath's 75th Birthday*. Boca Raton; London; New York: CRC Press, pp. 187–200.
- Mauss V. 2007. Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae). *Denisia* **20**: 701–722.
- Mauss V., Kuba K., Krenn H. W. 2019. Evolution of the multifunctional mouthparts of adult Vespidae. In: H. W. Krenn (ed.). *Insect Mouthparts*. Cham: Springer, pp. 443–478 (Zoological Monographs 5).
- Nakase Y., Kato M. 2012. A nocturnal *Provespa* wasp species as the probable pollinator of epiphytic orchid *Coelogyne fimbriata*. *Entomological Science* **15** (2): 253–256.
- Navarro-Pérez M. L., López J., Fernández-Mazuecos M., Rodríguez-Riaño T., Vargas P., Ortega-Olivencia A. 2013. The role of birds and insects in pollination shifts of *Scrophularia* (Scrophulariaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **69**: 239–254.
- Nazarov V. V. 1995. Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. *Lindleyana* **10** (2): 109–114.

- Nilsson L. A. 1978. Pollination ecology of *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Botaniska Notiser* **131**: 355–368.
- Pedersen H. Æ., Srimuang K., Bänziger H., Watthana S. 2018. Pollination system diversity in *Epipactis* (Orchidaceae): new insights from studies of *E. flava* in Thailand. *Plant Systematics and Evolution* **304** (8): 895–909.
- Perrard A., Grimaldi D., Carpenter J. M. 2017. Early lineages of Vespidae (Hymenoptera) in Cretaceous amber. *Systematic Entomology* **42** (2): 379–386.
- Pickett K. M., Carpenter J. M. 2010. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). *Arthropod Systematics and Phylogeny* **61** (1): 3–33.
- 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.
- Richards O. W. 1962. *A Revisional Study of the Masarid Wasps (Hymenoptera, Vespoidea)*. London: British Museum of Natural History, vi + 294 p.
- Schneider N., Feitz F. 2001. Note complémentaire à la connaissance des Euménides du Luxembourg (Hymenoptera, Aculeata). *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* **102**: 77–81.
- Spradbery J. P. 1973. *Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps*. Washington: University of Washington Press, xvi + 408 p.
- Tan J.-L., Carpenter J. M., van Achterberg C. 2018. An illustrated key to the genera of Eumeninae from China, with a checklist of species (Hymenoptera, Vespidae). *ZooKeys* **740**: 109–149.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181** (1): 1–20.
- Veenendaal R. L. 2010. De bestuiving van de brede wespenorchis (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz) nader bekeken. *Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera NEV* **31**: 19–22.

NEW DATA ON TROPHIC RELATIONS OF EUMENINE WASPS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE) WITH ANGIOSPERM
PLANTS IN THE CRIMEA

A. V. Fateryga

Key words: vespid wasps, adult feeding, flowers, nectar.

SUMMARY

A list of 121 plant species in 33 families on which feeding of eumenine wasps on nectar was recorded in the Crimea is given. Forage plants were ascertained for 58 wasp species. The largest numbers of forage plant species belonged to the families Apiaceae (18), Asteraceae (17), and Lamiaceae (13). The largest numbers of wasp species were recorded on flowers of the same three families (23, 24, and 28, respectively). The largest numbers of wasp species visiting flowers of a certain plant species were recorded for *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *herbaceum* (Vill.) Rouy (18), *Limonium scoparium* (Pall. ex Willd.) Stank. (15), *Scrophularia umbrosa* Dumort. (13), *Mentha longifolia* (L.) L. (11), and *Nigella arvensis* L. (11). A choice of flowers of certain plant families and genera by eumenine wasps is discussed. Known cases of robbing nectar by eumenines through the holes made in the perianth are also discussed.