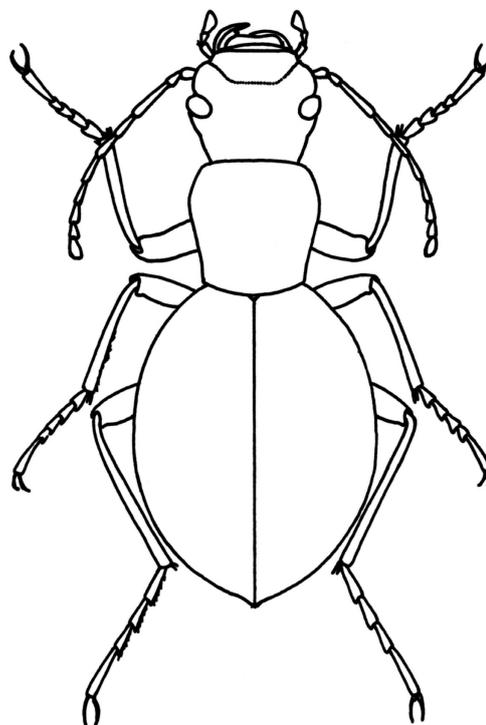


**Кавказский  
Энтомологический  
Бюллетень**

**CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN**

Том 1. Вып. 2  
Vol. 1. No. 2



Ростов-на-Дону — Москва  
2005

## Гнездование реликтовой осы *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): строение гнезд, гнездостроительная и охотничья активность

### The nesting of the relict wasp, *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): nest structure, nest building and hunting activity

С.П. Иванов<sup>1</sup>, А.В. Амолин<sup>2</sup>, А.В. Фатерыга<sup>1</sup>  
S.P. Ivanov<sup>1</sup>, A.V. Amolin<sup>2</sup>, A.V. Fateryga<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Кафедра экологии и рационального природопользования, Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь 95007 Крым, Украина. E-mail: spi@crimea.edu.

<sup>2</sup> Кафедра зоологии, Донецкий национальный университет, ул. Щорса, 46, Донецк 83050 Украина. E-mail: alastor@univ.donetsk.ua.

<sup>1</sup> Chair of Ecology and Rational Nature Using, V.I. Vernadskiy Taurida National University, Academician Vernadskiy av. 4, Simferopol 95007 Crimea, Ukraine. E-mail: spi@crimea.edu.

<sup>2</sup> Chair of Zoology, Donetsk National University, Shchorsa str. 46, Donetsk 83050 Ukraine. E-mail: alastor@univ.donetsk.ua.

**Ключевые слова:** *Discoelius dufourii*, гнездовая активность.

**Key words:** *Discoelius dufourii*, nesting activity.

**Резюме.** Приводятся результаты изучения гнездового поведения и строения гнезд осы *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841 – редкого транспалеарктического вида. Самки *D. dufourii* устраивают гнезда в готовых полостях. Гнезда линейные, исходящие, с неполнокомпонентными ячейками неопределенного размерного типа. Перегородки между ячейками представляют собой завал из кусочков листьев, скрепленный с тонкой поперечной перепонкой, сделанной из таких же, но пережеванных кусочков листьев. Гнезда содержат разнополое потомство. В первых ячейках гнезда располагаются самки, в последних – самцы. Каждая самка *D. dufourii* последовательно отстраивает несколько гнезд. В каждом последующем гнезде наблюдается уменьшение числа ячеек и сдвиг соотношения полов в сторону увеличения доли самцов. Общее соотношение полов в потомстве близко к равному. Яйцо подвешивается к потолку пустой ячейки в дальнем ее конце. Провизия для личинок – парализованные гусеницы *Anacamptis* (Gelechiidae). Дифференциация полов в потомстве по весу достигается за счет запаса разного количества жертв в ячейки будущих самок (7–11 гусениц) и самцов (3–5 гусениц). В строении гнезд *D. dufourii* проявляются некоторые реликтовые черты – относительная непрочность отдельных компонентов перегородок ячеек, неопределенность положения перегородок в гнездовом канале, смешение в ячейке строительного материала и кормовых запасов. Самки *D. dufourii* способны заселять ульи Фабра, но не проявляют стремления к повторному заселению.

**Abstract.** The results of the nest structure research and patterns of nesting behavior of a rare transpalearctic species, *Discoelius dufourii* Lepeletier 1841 are presented. Females build nests in deep and narrow pre-existing cavi-

ties. The nests of *D. dufourii* are linear outgoing type with incomplete cells which have uncertain dimensional structure. The walls between cells consist of two parts: friable obstruction of leaf pieces which is fastened to diametrical membrane from the similar leaves chewed. Nests contain progeny of both sexes. Female cells come before the cells with males. Each *D. dufourii* female builds a certain number of nests. Each subsequent nest has lesser number of cells and higher ratio of male progeny. Sex ratio of larvae in all *D. dufourii* nests is equal. The egg is hung up to the ceiling of an empty cell near its proximal end. The larval food consists of paralyzed caterpillars of *Anacamptis* (Gelechiidae). The different number of caterpillars (7–11 in female cells and 3–5 in male cells) determines sex difference in wasp progeny. Relict features in the structure of *D. dufourii* nests are: walls between cells consist of friable cell obstructions, the location of walls between cells is not fixed in the nest cavity, in some cells food is mixed with building material. Females of *D. dufourii* can inhabit Fabre-type hives but do not demonstrate any tendency to repeated nesting.

### Введение

Род *Discoelius* Latreille, 1809 занимает в подсемействе Eumeninae особое положение. Его ярко выраженные морфологические и биологические особенности послужили в свое время основанием для выделения *Discoelius* вместе с другими близкими родами в отдельное подсемейство Zethinae. И, несмотря на то, что впоследствии Zethinae были вновь слиты с Eumeninae, своеобразие этого реликтового рода остается его главной особенностью [Мальшев, 1952; Iwata, 1976; Курзенко, 1980]. В Палеарктике род *Discoelius* представлен тремя видами: *Discoelius dufourii*, Lepeletier 1841, *Discoelius pictus*, Kostylev 1940 и

*Discoelius zonalis* (Panzer, 1801) [Blüthgen, 1961; van der Vecht, Fischer, 1972; Курзенко, 1978; 1995].

*D. dufourii* является широко распространенным палеарктическим видом. Его ареал охватывает всю Западную и Восточную Европу, Кавказ, Северный Иран, Восточный и Юго-восточный Казахстан, Урал, Сибирь, Северо-восточный Китай, Монголию и Дальний Восток России [Blüthgen, 1961; van der Vecht, Fischer, 1972; Курзенко, 1978; 1995; Gusenleitner, 1999; Амолин, 2002]. Несмотря на широкую распространенность, вид является редким. В просмотренных нами коллекциях *D. dufourii* представлен несколькими десятками экземпляров. Из Крыма известно 13 экземпляров. Здесь этот вид отмечен в Предгорной зоне (Симферопольский район) [Иванов, Фатерыга, 2003] и на Восточном Южнобережье (Карадаг).

Данные по экологии и биологии гнездования *D. dufourii* носят отрывочный и в большой степени предположительный характер. Определенно известно только о приуроченности вида к мезофитным лесным стациям, способности заселять проточенные насекомыми-килофагами ходы в старых и мертвых деревьях, их запасаемая провизия – гусеницы зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* (Linnaeus, 1758) и гнездовой паразит – оса-блестянка *Chrisis brevitarsis* Thom. [Blüthgen, 1961; Perkiömäki, Pekkarinen, 1986; Schljachtenok, Gusenleitner, 1996].

В мае 2000 г. нам удалось провести наблюдения за гнездованием *D. dufourii* в Крыму. Краткие сведения о результатах исследований были опубликованы ранее [Амолин, Иванов, 2002].

Цель настоящей работы – представить более полную информацию об экологии и биологии гнездования *D. dufourii*, включая данные о строении гнезд, гнездостроительной и охотничьей активности самок, а также о характере их суточной и сезонной активности.

## Материалы и методы

Материалом для настоящих исследований послужили наблюдения за двумя самками *D. dufourii*, заселившими улей Фабра в одном из пригородных районов Симферополя. Этот район представлен старыми одноэтажными постройками – жилыми домами с приусадебными участками, отчасти заброшенными и заросшими разнообразной растительностью с преобладанием старовозрастных фруктовых деревьев. Общая биоценотическая оценка района позволяет считать его лесным биотопом, в частности, из-за присутствия здесь таких видов-индикаторов, как дятел *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758), сойка *Garrulus grandarius* (Linnaeus, 1758), и горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758); лесная оса *Dolichovespula sylvestris* (Scopoli, 1763), одиночные осы *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826), *Symmorphus bifasciatus* (Linnaeus, 1761) и *Symmorphus crassicornis* (Panzer, 1798), пчела-плотник *Xylocopa valga* (Gerstäcker, 1872).

Улей, который заселили самки *D. dufourii*, представлял собой ящик (10×15×30 см) с открытой лицевой стороной (10×15 см), заполненный пучками

полых стеблей тростника (Phragmites) разного диаметра и длины, расположенных горизонтально. Улей был установлен на высоте 1 м над землей и ориентирован лицевой стороной на восток.

Гнездостроительная активность ос изучалась в ходе непрерывных наблюдений в течение трех дней, при этом отмечались время вылетов и прилетов самок, наличие и характер приносимого в гнездо груза, изменения погодных условий. Хронометраж проводился с использованием часов, показания которых были приведены в соответствии с астрономическим (солнечным) временем, т.е. 12 часов соответствует максимуму подъема солнца над горизонтом. Во время всех трех дней наблюдений сохранялась погожая, солнечная погода, температура воздуха после ее утреннего подъема удерживалась в течение всего дня в пределах 20–22°C. Общее время наблюдений – 22,5 часа.

Гнезда, после запечатывания их самками, извлекались из улья и вскрывались. Составлялись схемы строения гнезд, проводился подсчет количества жертв в ячейках, а также измерение всех параметров полости гнезда и ячеек. Таким путем было изучено и проанализировано строение 5 гнезд и 33 ячеек *D. dufourii*. При описании гнездового поведения ос и строения их гнезд использована общепринятая [Малышев, 1921] и отчасти новая терминология [Иванов, 2000; 2002], по ходу употребления которой в тексте даются пояснения или ссылки на первоисточник.

Сведения о распространении *D. dufourii* приводятся на основании литературных источников и анализа материалов коллекций Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена (Киев), Таврического национального университета им. В.И. Вернадского (Симферополь), Харьковского энтомологического общества (Харьков), частных коллекций С.А. Мосякина (Симферополь) и Г.В. Попова (Донецк).

Определение ос проведено по таблицам Курзенко [1978; 1995] и Гузенлайтнера [Gusenleitner, 1999]. Гусеницы из ячеек гнезд определены Синевым (ЗИН РАН, Санкт-Петербург).

## Результаты и обсуждение

Выбор гнездовой полости, строительство и провиантирование ячеек. Самки *D. dufourii* (рис. 1) выбирали для устройства гнезд узкие и глубокие полости диаметром от 5.20 до 6.25 мм и длиной от 190 до 280 мм. Все трубки, заселенные самками, связанные в пучки, располагались в одном улье на расстоянии 1–3 см друг от друга.

Гнезда представляли собой непрерывный ряд ячеек, расположенных вдоль полости гнезда и отделенных поперечными перегородками. Строительный материал самки заготавливали в кроне ивы козьей – *Salix caprea* L., растущей вблизи улья, в виде узких полосок, отрезанных от краев ее листьев. Поведение самок ос при отрезании кусочка листа отличается



Рис. 1. Имаго *Discoelius dufourii*  
Fig. 1. Imago *Discoelius dufourii*

от известного со времен Фабра [1898] поведения самок пчел-листорезов (Megachilidae: *Megachile*). Намереваясь отрезать кусочек листа, оса садится на лист не сбоку на его ребро, как это делают пчелы, а сверху на плоскость листовой пластинки примерно под углом 45° по отношению к линии бокового края листа и затем, пятясь назад, отрезает узкую полоску от его края с помощью мандибул. Закончив вырезание кусочка листа, самка возвращается в гнездо, удерживая его жвалами за один из концов. При этом полоска листа располагается под осой вдоль ее тела. Для изготовления одной перегородки самка может принести в гнездо от 3 до 25 вырезок листьев шириной 1.8–2.6 мм и длиной 9.7–14.6 мм. Типичная перегородка между ячейками гнезда строится следующим образом: самка укладывает вырезки листьев без особого порядка, преимущественно вдоль полости трубки, вплотную к сложенным в дальнем конце ячейки гусеницам, в результате чего образуется завал, полностью заполняющий просвет трубки. Постепенно уплотняя завал, оса начинает пережевывать некоторые кусочки листьев и из получившейся замазки вылепливать поперечную перепонку, вплотную прилегающую к кусочкам листьев завала. В результате получается перегородка, состоящая из двух частей, скрепленных в одно целое – рыхлый завал из кусочков листьев, переходящий в плотную поперечную перепонку. Перепонка достаточно тонкая, ее толщина не превышает 1 мм. Протяженность завала зависит от числа вырезок листьев и изменяется в широких пределах от 2 до 10 мм, в двух случаях завал оказался равным 17 и 18 мм. Общая длина ячейки не зависит от диаметра гнездовой полости ( $r = -0,12$ ) и тоже изменяется в широких пределах от 10 до 27 мм ( $x = 16,5 \pm 0,7$  мм).

Закончив сооружение перегородки, самка делает небольшую паузу в работе и затем откладывает яйцо, подвесив его к потолку в задней части ячейки на короткой нити, и сразу вылетает на охоту. Добычей наших ос *D. dufourii* были гусеницы осинового

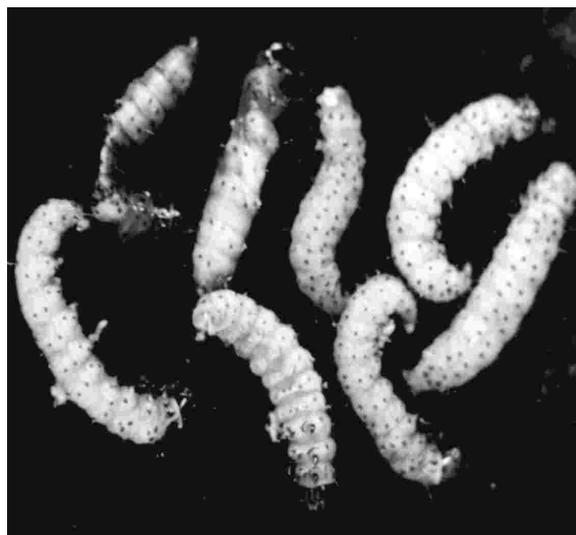


Рис. 2. Личинки *Discoelius dufourii*  
Fig. 2. Larva *Discoelius dufourii*

проворной моли (*Anacampsis populella* Cl.) из семейства выемчатокрылых молей (Gelechiidae). С.Ю. Синёв, проводивший определение, допускает вероятность принадлежности гусениц не к *A. populella*, а к какому-нибудь другому виду молей из этого же рода.

Добытую гусеницу, после ее парализации, самка доставляет в гнездо по воздуху в таком же положении, как и вырезки листьев, удерживая мандибулами за «шею». В одном случае было замечено, что оса сделала остановку на крыше улья и несколько минут массировала жвалами два первых сегмента тела жертвы. Заполнив ячейку определенным количеством гусениц, самки сразу же приступали к заготовке строительного материала для перегородки.

Непрерывный ряд ячеек во всех обследованных гнездах заканчивался ложной ячейкой. В эти ячейки самки не откладывали яйца, а их полость была заполнена свободно лежащими кусочками листьев. Одна из них, если бы не отсутствие яйца, могла бы быть принята за обычную ячейку, поскольку помимо нескольких кусочков листьев содержала 5 парализованных гусениц. После более тщательного осмотра других ложных ячеек в них были обнаружены высохшие гусеницы – по одной или две в каждой. За ложной ячейкой следовал вестибюль гнезда – пустое пространство протяженностью 7-18 см и конечная пробка из пережеванных кусочков листьев, отстоящая от переднего среза тростинок на некотором расстоянии (15-45 мм). Только в одном случае конечной пробке предшествовал завал из кусочков листьев, которые свободно лежали и в пространстве вестибюля.

Вскрытие гнезд в более поздние сроки показало, что, закончив питание, личинки *D. dufourii* (рис. 2) приступают к плетению коконов. Кокон тонкий, полупрозрачный, облегающий дно и стенки ячеек. В передней части ячейки пленка кокона располагается свободно, образуя полусферу, расположенную на некотором расстоянии от перегородки. В пространстве между передней частью кокона и перегородкой находятся остатки гусениц. Сюда же личинка

вытаскивает и оказавшиеся среди гусениц кусочки листьев. Средняя длина этого пространства –  $4,5 \pm 0,6$  мм. Поскольку кокон облегает стенки ячейки, его ширина зависит от диаметра полости трубки. Длина коконов, сплетенных личинками, из которых впоследствии развились самки –  $13,1 \pm 1,0$  мм, длина коконов самцовых личинок –  $10,3 \pm 0,8$  мм.

Строго линейное расположение ячеек и отсутствие у них боковых стенок позволяет охарактеризовать гнезда *D. dufourii* как линейные, исходящие, с неполнокомпонентными ячейками [Мальшев, 1921; Иванов, 2000]. Широкий разброс ячеек по длине и независимость длины от диаметра гнездовой полости в соответствии с классификацией по размерным соотношениям [Иванов, 2000; 2002] указывают на принадлежность ячеек *D. dufourii* к ячейкам особого, неопределенного размерного типа.

В параметрах гнездовых полостей, в строении гнезд, в расположении коконов и в составе жертв *D. dufourii* обнаруживается определенное сходство с гнездами *D. zonalis*, описанными Мальшевым [1952], Блютгеном [Blüthgen, 1961] и Иватой [Iwata, 1976]. Отличия состоят в размерах и форме кусочков листьев, способе их укладки и в строении перегородок. В гнездах *D. zonalis* Мальшев обнаружил два вида жертв: ложногусеницы тополевого пилильщика *Pamphilius silvaticus* L. и гусеницы моли *Dasistoma salicella* Нб., принадлежащей к тому же семейству выемчатокрылых молей (Gelechiidae), что и гусеницы, обнаруженные нами в гнездах *D. dufourii*.

Закономерности и отклонения в строении гнезд и поведении самок. Большинство, но не все перегородки между ячейками гнезд *D. dufourii*, состоит из рыхлого завала и слоя плотной замазки в виде перепонки. Некоторые перегородки (что особенно характерно для перегородок между первыми ячейками гнезд) строятся только из пережеванных кусочков листьев, завал в этих случаях отсутствует. С каждой последующей перегородкой количество вырезов листьев, из которых она построена, увеличивается за счет увеличения числа кусочков листьев завала. Если естественное дно гнездового канала полукруглое и устраивает осу во всех других отношениях, то она вообще отказывается от строительства дна первой ячейки. Если перегородка все же сооружается, то она выглядит как слой замазки, нанесенный на дно трубки. В одном гнезде за слоем замазки оказались плотно утрамбованные опилки.

Для изготовления рыхлой части перегородки самки иногда используют кусочки пленки, которые они отрывают от стенок внутренней полости тростниковых трубок, опилки мягкой ткани, покрывающей изнутри тонким слоем стенки тростинок под пленкой и даже экскременты гусениц.

В первые ячейки гнезда откладываются оплодотворенные яйца, из которых развиваются самки. В такие ячейки осы заготавливают большее количество гусениц (7-11). Последние ячейки гнезда содержат меньшее количество гусениц (3-5), в них развиваются самцы из неоплодотворенных яиц. Такой порядок расположения полов был обнаружен

во всех пяти изученных гнездах. Одна из ос за период гнездования последовательно отстроила три гнезда, другая – два. Число ячеек и соотношение полов в гнездах (в последовательности их закладки) оказались следующими: первая самка – 8 ( $5\text{♀}+3\text{♂}$ ), 5 ( $2\text{♀}+3\text{♂}$ ), 3 ( $1\text{♀}+2\text{♂}$ ), всего 16 ячеек ( $8\text{♀}+8\text{♂}$ ); вторая самка – 11 ( $6\text{♀}+5\text{♂}$ ), 6 ( $3\text{♀}+3\text{♂}$ ), всего 17 ячеек ( $9\text{♀}+8\text{♂}$ ). В каждом последующем гнезде, отстроенном одной осой, наблюдалось уменьшение числа ячеек и сдвиг соотношения полов в сторону увеличения доли самцов. Общее соотношение полов по всем гнездам примерно равновесное –  $17\text{♀}:16\text{♂}$ .

Еще одна особенность последних ячеек гнезда состоит в том, что в некоторых из них часть кусочков листьев лежит не в завале, образующем рыхлую часть перегородки ячейки, а среди гусениц. В каком качестве вырезки листьев присутствуют в этих ячейках? На наш взгляд, допустимо следующее объяснение. Историческое развитие гнездового поведения *Discoelius* берет свое начало среди самых древних эуменообразных ос [Мальшев, 1959; 1966]. Можно предположить, что предковая форма *Discoelius*, как это свойственно многим примитивным осам, не имела дифференциации полов по массе. Постепенное уменьшение массы самцов происходило за счет более раннего переключения самок с охоты на строительные работы. При этом вылеты за первыми кусочками листьев, их вырезка и укладка в ячейку использовались как компенсация несостоявшихся актов охоты и укладки гусениц в ячейку. Возможно и другое объяснение. Перегородка в гнездах *D. dufourii* со стороны ячеек, которые она закрывает, выглядит как простой завал из листьев. То есть на первом этапе строительства она представляет собой очень примитивное сооружение. Кусочки листьев ничем не скреплены между собой и могут сдвигаться в том числе и в глубь ячейки, оказываясь таким образом среди гусениц. Такое продвижение листьев особенно вероятно, если ячейка содержит небольшое число гусениц, что чаще всего бывает в последних ячейках гнезда. И по первой, и по второй версии первопринципной присутствия в последних ячейках гнезд кусочков листьев среди гусениц-жертв является наличие в поведении самок *D. dufourii* примитивных реликтовых черт.

Нами отмечен случай воровства провизии осой *D. dufourii* из соседнего гнезда. Одна из самок, ранее не проявлявшая никакого интереса к гнезду своей соседки, вместо вылета на охоту вдруг направилась в чужое гнездо. Пробыв в нем всего несколько секунд, оса вытаскала из него одну парализованную гусеницу и перетаскала её в свое гнездо. Это оказалась последняя, восьмая гусеница, принесенная самкой-воровкой в свою ячейку (рис. 1). Семь других гусениц она добыла «честным путем» – в результате охоты. После воровства гусеницы оса, как ни в чем не бывало, приступила к запечатыванию ячейки.

Суточная активность, хронология гнездового поведения. На рисунке 3 представлена хронограмма суточной активности двух самок *D. dufourii* в течение трех дней: 18 мая (с 13 часов), 19 мая (весь день) и 20 мая (с утра до 10 часов 30 минут). Гнездовая активность

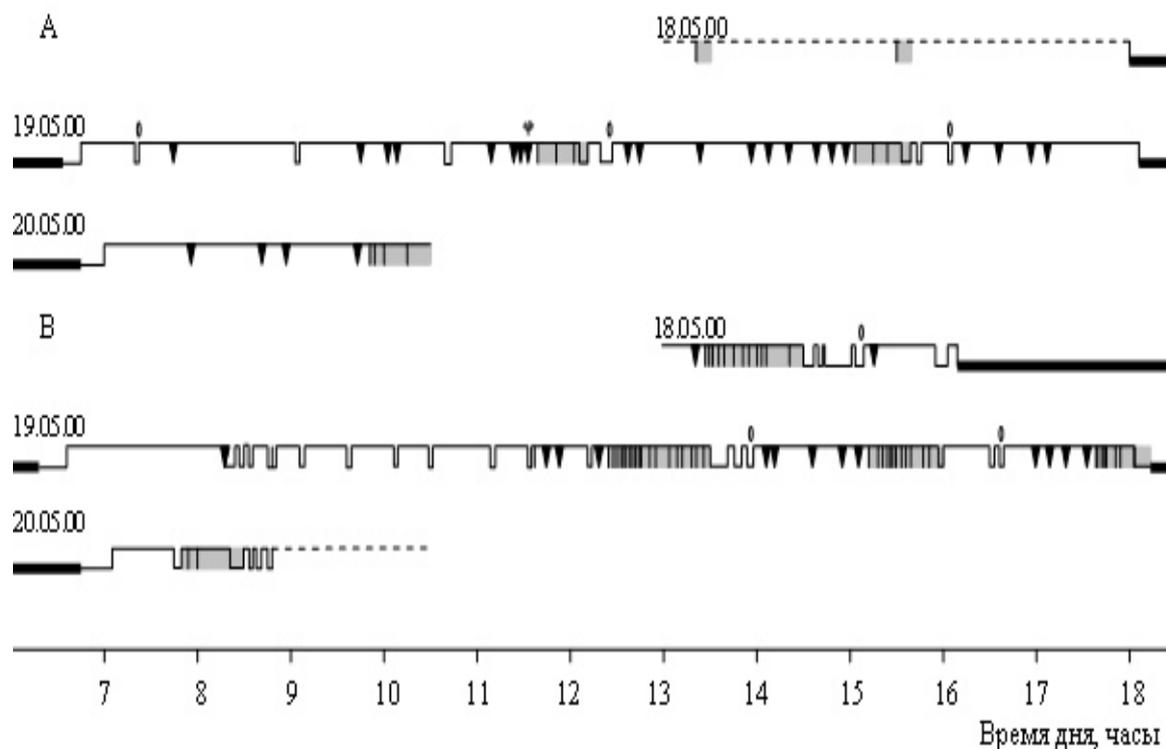


Рис. 3. Суточная активность двух самок *Discoelius dufourii*. А – хронограмма активности первой самки; В – то же, второй самки; --- – поиск новой гнездовой трубки;  $\Gamma$  – момент вылета из гнезда;  $\gamma$  – момент прилета в гнездо;  $\blacktriangledown$  – прилет с гусеницей; | – прилет с кусочком листа;  $\Phi$  – прилет с украденной гусеницей; 0 – откладка яйца;  $\square$  – строительные работы;  $\blacksquare$  – отдых.

Fig. 3. The day activity of two females of *Discoelius dufourii*. А – chronogram of the first female's activity; В – chronogram of the second female's activity; --- – the search of a new nest tube;  $\Gamma$  – the moment of flight from the nest;  $\gamma$  – the moment of arrival to the nest;  $\blacktriangledown$  – the arrival to the nest with caterpillar; | – the arrival to the nest with leave's piece;  $\Phi$  – the arrival to the nest with stolen caterpillar; 0 – the moment of egg deposition;  $\square$  – building works;  $\blacksquare$  – rest.

самок в утреннее время (первый вылет из гнезда) начиналась в период с 6 часов 30 минут до 7 часов. В третий день наблюдений начало активности ос оказалось сдвинуто у первой и второй самок на 16 и 29 минут соответственно. В этот же день был отмечен сдвиг абсолютных значений температуры воздуха в ходе ее утреннего подъема на 17 минут относительно предыдущего дня. Сопоставление динамики утреннего подъема температуры по двум дням с временем первых вылетов ос из гнезд дают основание считать, что нижний температурный порог активности самок *D. dufourii* соответствует  $+12^{\circ}\text{C}$ .

Окончание летной активности самок в конце дня не связано с понижением температуры воздуха в вечернее время. И в первый, и во второй день в период ухода ос на ночной отдых зафиксировано лишь незначительное ее понижение с  $+22^{\circ}$  до  $20^{\circ}\text{C}$ . Наиболее вероятным фактором, оказывающим влияние на сроки окончания летной активности самок *D. dufourii* в вечернее время, является освещенность. Возможно, что на время окончания дневной активности влияют и другие факторы. Так, у первой осы в вечернее время 19 мая удачно шла охота, и она продолжала ее до предельно низкой освещенности (до 18 часов). У второй самки при меньшей эффективности охоты 18 мая лет закончился почти на два часа раньше. Относительно позднее окончание дневной активности (вторая самка, 19 мая) отмечено и на этапе строительных работ.

Общая продолжительность дневной активности ос в дни наблюдений составила 9-11,5 часов.

Данные хронограммы свидетельствуют, что успешность охоты не зависит от времени суток. Для одной из самок охота была успешной и в первой, и во второй половине дня, для другой – вторая половина одного дня и начало следующего были относительно малоуспешными, а во второй его половине результативность охоты повысилась.

Судя по хронограмме, строительство перегородок может с равным успехом осуществляться как в первой, так и во второй половине дня. Хронограмма показывает, что поведение самки при изготовлении перегородки можно разбить на два последовательных этапа – интенсивная заготовка листьев без задержки в гнезде после их приноса и период заметно менее частого приноса листьев с более продолжительным пребыванием в гнезде. Иногда первый этап отсутствует. Разделение строительства на два этапа находит свое объяснение в последовательной смене описанных выше операций, выполняемых осой при строительстве перегородки.

После окончания строительства перед откладкой яйца наблюдается пауза продолжительностью от 18 до 36 минут. В это время самка совершает несколько вылетов из гнезда, при этом иногда большую часть времени она проводит вне гнезда, а иногда наоборот – в гнезде. Предназначение этой паузы остается невыясненным.

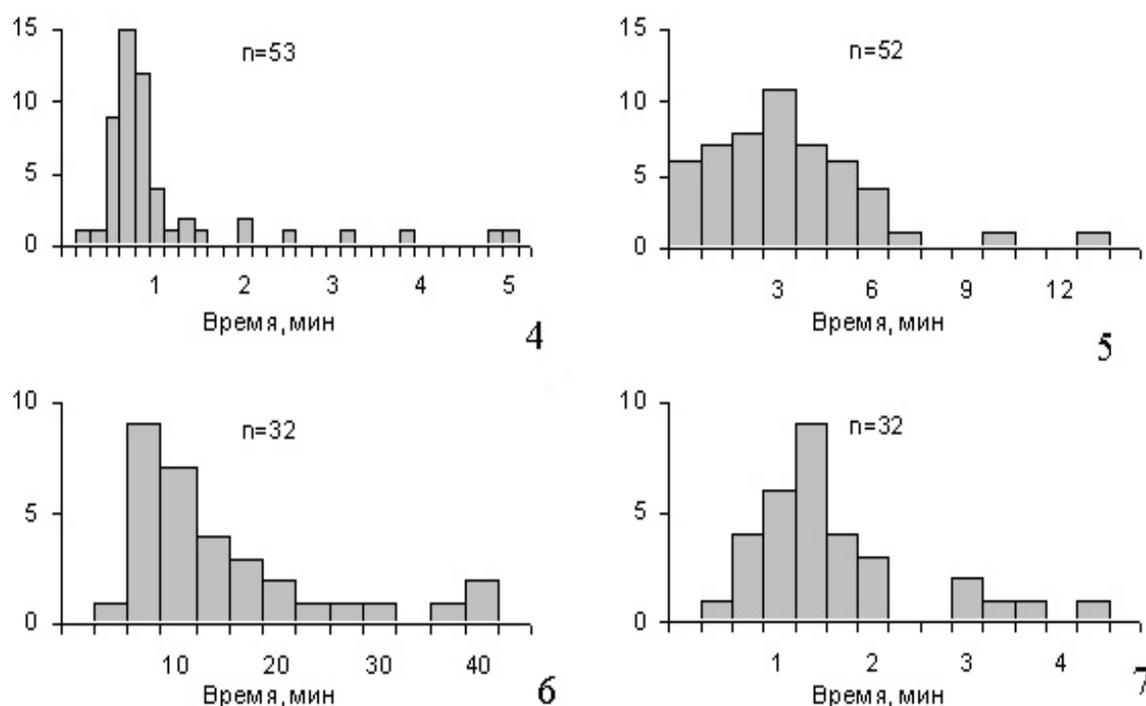


Рис. 4-7. Распределения продолжительности отдельных актов гнездовой активности самок *Discoelius dufourii*. 2 – гистограмма распределения продолжительности вылетов за кусочком листа; 3 – гистограмма распределения продолжительности укладки кусочка листа в перегородку; 4 – гистограмма распределения времени потраченного на охоту и доставку гусеницы; 5 – гистограмма распределения продолжительности укладки гусеницы в ячейку.

Fig. 4-7. Distributions of the durations of the separate nesting activity acts of the *Discoelius dufourii* females. 2 – the histogram of the lengths of the flights for leaf's pieces; 3 – the histogram of the lengths of the piling leaf's pieces into the particular; 4 – the histogram of the lengths of the flights for hunting; 5 – the histogram of the lengths of the piling the caterpillars into the cell.

Количественная оценка затрат времени на осуществление отдельных актов гнездового поведения. Результаты количественной оценки гнездовой активности самок *D. dufourii* приведены в таблице. Кроме общепринятых показателей активности ос, в ней представлены некоторые новые, в том числе коэффициент эффективности охоты, который выражает долю охоты в общем бюджете времени ос. Он рассчитывался как отношение времени, затраченного на охоту, к общему времени, затраченному на закладку ячейки. Гнездостроительный цикл – совокупность операций по закладке одной ячейки. Смысл других показателей пояснений не требует. При расчете величин отдельных показателей учитывались все значения за исключением тех, которые слишком сильно (более чем в три раза) отклонялись от среднего значения. Часть из этих значений нашла отражение на соответствующих гистограммах (рис. 4-7).

Характер распределения продолжительности вылетов на вырезку и доставку кусочков листьев представлен на рисунке 2. Более 75% вылетов укладываются в интервал от 30 до 70 секунд. 7 вылетов из 53-х выходят за пределы нормального распределения, что, на наш взгляд, свидетельствует о том, что самка иногда прерывает процесс заготовки вырезок листьев, возможно, отвлекаясь на питание. Кроме включенных в гистограмму значений нами зарегистрировано еще два сверхдлинных вылета, продолжительностью 10 минут 30 секунд и 16 минут 40 секунд.

Гистограмма распределения продолжительности времени строительных работ внутри гнезда после приноса кусочка листа (рис. 5) построена по 52 датам. Из них только 2 выходят за пределы диапазона нормального распределения. Наиболее существенная характеристика данного распределения – наличие заметного отрицательного эксцесса ( $Ex = -0,73$ ). На наш взгляд, это связано с тем, что часть прилетов в гнездо с кусочком листа самка использует только для его заноса и укладки в общую кучу. Во время других прилетов, кроме укладки кусочка листа, самка пережевывает листья и строит из них плотную часть перегородки. Совмещение в одной гистограмме прилетов, отличающихся по характеру выполняемых осами действий, является причиной отклонения параметров распределения.

Сопоставление данных хронограммы с осмотром соответствующих ячеек гнезд после их вскрытия подтверждает это. Среднее время укладки кусочка листа у первой самки составило 11,8 минуты. Эта самка строила перегородки между первыми ячейками гнезда, полностью пережевывая все листья. Среднее время укладки кусочка листа второй самки в три раза меньше – 4,4 минуты. Она строила перегородки в последних ячейках гнезда и большинство листьев укладывала в ячейку целиком, без пережевывания.

Гистограмма распределения продолжительности вылетов за гусеницами (рис. 6) асимметрична ( $As = 1,14$ ). Чаще всего на охоту и доставку в гнездо

Таблица. Показатели гнездостроительной и охотничьей активности самок *Discoelius dufourii*.  
Table. Indexes of nest building and hunting activity of the *Discoelius dufourii* females.

Показатель / Parameter	n	min-max	$\bar{x} \pm Sx$
Продолжительность времени вылета за кусочком листа, с	48	19–110	42,2±2,9
Продолжительность времени укладки кусочка листа в перегородку ячейки, с / Duration of time of stacking of a slice of a sheet in a partition of a cell	50	30–330	174±12
Продолжительность времени добычи гусеницы, мин / Duration of time of production larvae, mines	32	4,5–41,5	14,7±1,8
Продолжительность холостого вылета, мин / Duration of a single start, mines	10	11,8–39,2	24,0±3,3
Продолжительность времени укладки гусеницы в ячейку гнезда, с / Duration of time of stacking гусеницы in a cell of a jack	27	31–132	82,0±5,4
Продолжительность времени строительства одной перегородки от вылета за первым кусочком листа до вылета после откладки яйца, мин / Duration of time of construction of one partition from a start behind the first slice of a sheet up to a start the ambassador откладки of an egg, mines	6	51–105	80±9,1
Продолжительность паузы перед откладкой яйца, мин / Duration of a pause before откладкой of an egg, mines	6	18–36	29,0±3,6
Продолжительность времени заготовки провизии в одну ячейку, мин / Duration of time of preparation провизии in one cell, mines	6	57–408	206±57
Продолжительность одного малого гнездостроительного цикла, мин / Duration one small гнездостроительного of a cycle, mines	6	162–498	286±53
Коэффициент эффективности охоты / Effectiveness ratio of a hunt		6	1,2–1,8

одной гусеницы самки тратили от 5 до 10 минут (в этом интервале заключено более половины всех значений), однако среднее время продолжительности охоты составляет 14,7 минуты, а максимальное – 41,5. Такое распределение – еще одно свидетельство того, что осы не просто собирают гусениц, а добывают их в процессе настоящей охоты, успешность которой зависит и от способностей самки, и от удачи. Впрочем, продолжительность времени охоты более 30 минут зафиксирована только в трех случаях. Если в течение 12–39 минут (в среднем 24±3,0 минуты) самка не обнаруживает жертву, она обычно возвращается в гнездо с контрольным визитом. Несколько таких холостых вылетов подряд вынуждена была совершить вторая самка в первой половине дня 19 мая, что видно на хронограмме.

Нормальному распределению в наибольшей степени соответствует распределение продолжительности времени укладки гусениц в ячейку (рис. 7). Отклонения нескольких значений в большую сторону связано с тем, что в отдельных случаях самка задерживается в гнезде. В это время она перекладывает гусениц, в результате чего некоторые из них оказываются направлены головой к выходу из ячейки, против своего первоначального положения.

Эффективность гнездования, количество поколений, фенология сезонного лета. Величины показателей активности самок, приведенные в таблице, как и данные хронограммы, свидетельствуют об относительно высоких темпах гнездования *D. dufourii*, во всяком случае, в сравнении с темпом провиантирования ячеек гнезд самками *D. zonalis*, зарегистрированным Малышевым [1952] в ходе наблюдений за гнездованием этих

ос в Хоперском заповеднике. Как показывает сопоставление средней величины времени, затраченного на закладку одной ячейки, и общей активности самок в течение дня, при благоприятной погоде в среднем за один день самка отстраивает две ячейки. Эти данные соответствуют реальному темпу закладки ячеек за весь период гнездования (с 10 по 25 мая две самки отстроили 5 гнезд и заложили 33 ячейки). Такие темпы можно считать относительно высокими по сравнению с темпами других видов складчатокрылых ос [Иванов, Фатерыга, в печати].

В 27 ячейках из 33 развитие потомства закончилось выходом имаго, 2 самки и 4 самца погибли на стадии яйца или личинки. Одна личинка оказалась пораженной эулофидами *Melittobia acasta* Walker.

Анализ данных наших наблюдений и дат коллекционных сборов показали, что лет *D. dufourii* в Крыму начинается с первой декады мая и продолжается в течение всего лета. Гнездование первого поколения длится в течение мая. Из части гнезд, отстроенных самками первого поколения, выходит второе поколение. Остальная часть потомства первого поколения уходит на зимовку и вылетает весной следующего года. Наличие в сборах трех самцов и трех самок, собранных в Симферопольском районе 30 сентября, допускает наличие третьего поколения.

Самцов и самок, отродившихся из ячеек, мы подсаживали (в одном случае вместе с гнездами) в улей Фабра, в котором ранее гнездились их матери, но ни одна из молодых ос, ни летних, ни весенних сроков отрождения, не вернулась на гнездование в материнский улей.

## Выводы

Самки одиночных складчатокрылых ос *Discoelius dufourii* используют для закладки гнезд готовые полости, отдавая предпочтение узким и глубоким каналам. Гнезда *D. dufourii* представляют собой ряд ячеек, после которого следует вестибуль и конечная пробка. Перегородки между ячейками двойные – завал из кусочков листьев, скрепленный с тонкой поперечной перепонкой, сделанной из таких же, но пережеванных кусочков листьев. Гнезда *D. dufourii* можно классифицировать как линейные, исходящие, с неполнокомпонентными ячейками неопределенного размерного типа.

Гнезда содержат разнополое потомство. В первых ячейках гнезда располагаются самки, в последних – самцы. Каждая самка *D. dufourii* последовательно отстраивает несколько гнезд. При этом в каждом следующем гнезде наблюдается уменьшение числа ячеек и сдвиг соотношения полов в сторону увеличения доли самцов. Общее соотношение полов в потомстве близко к равновесному.

В гнездах, устроенных в горизонтальных полостях, яйцо подвешивается к потолку пустой ячейки в дальнем ее конце. В качестве провизии для личинок осы заготавливают парализованных гусениц предположительно осинового проворной моли (*Anacampsis populella* Cl.) из семейства выемчатокрылых молей (Gelechiidae). Количество жертв в ячейках будущих самок – 7-11, самцов – 3-5.

Эффективность гнездования *D. dufourii* относительно высокая – в среднем 2 ячейки в день. Такие темпы обеспечиваются высокими показателями гнездовой активности – низкими затратами времени на отдельные акты деятельности и высоким коэффициентом эффективности охоты.

В строении гнезд *D. dufourii* проявляются реликтовые черты – наличие относительно непрочных компонентов в составе перегородок ячеек, неопределенность положения перегородок в гнездовом канале, смешение в ячейке строительного материала и кормовых запасов.

Период лета *D. dufourii* в Крыму растянут с начала мая до конца сентября, что предполагает наличие трех поколений. Поливольтинность носит факультативный характер.

Самки *D. dufourii* способны заселять ульи Фабра, но не проявляют стремления к их повторному заселению.

## Благодарности

Авторы выражают благодарность С.Ю. Синёву (отдел систематики насекомых ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за оказанную помощь в определении гусениц из ячеек гнезд *D. dufourii*; Ю.А. Песенко (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), А.В. Антропову (Зоомузей МГУ, Москва), М.А. Филатову (Харьковское

энтомологическое общество), С.А. Мосякину и Г.В. Попову за предоставление возможности ознакомиться с коллекциями ос.

## Литература

- Амолин А.В. 2002. К изучению фауны одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Харьковской области // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона (Межведомств. сборн. науч. работ). Вып. 2. С. 89–95.
- Амолин А.В., Иванов С.П. 2002. О гнездовании *Discoelius dufourii* Lep. (Hymenoptera: Vespidae) в Крыму // Вестник Донецкого университета. Вып. 2. С. 340–343.
- Иванов С.П. 2000. Возникновение и развитие гнездостроительных инстинктов пчел мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae). // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия "Биология". Том. 13 (52). No 2. С. 42–56.
- Иванов С.П. 2002. Стратегия выбора и использования полости гнезда дикими пчелами (Apoidea, Megachilidae) // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия "Биология". Том. 14.(53). No 2. С. 89–94.
- Иванов С.П., Фатерыга А.В. 2003. Редкие виды в структуре биоразнообразия складчатокрылых ос (Hymenoptera: Vespidae) Крыма // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах (Материалы II международной научной конференции, Днепропетровск, 28–31 октября 2003 г.). Днепропетровск: ДНУ. С.114–115.
- Иванов С.П., Фатерыга А.В. Биология гнездования *Ancistrocerus nigricornis* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму // Известия Харьковского энтомологического общества. (В печати).
- Курзенко Н.В. 1978. Одиночные складчатокрылые осы семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР. 1. Подсемейства Raphiglossinae и Discoeliinae // Зоол. журн. Том. 62. Вып. 6. С. 867–871.
- Курзенко Н.В. 1980. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) // Параллелизм и направленность эволюции насекомых. Владивосток. С.88–114.
- Курзенко Н.В. 1995. Подсемейство Eumeninae // Определ. насекомых Дальнего востока России. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. СПб.: Наука. Том 4. Ч. 1. С. 295–324.
- Мальшев С.И. 1921. К вопросу о классификации пчелиных и осиных гнезд // Русс. энтомол. обозр. Том. 18. С. 1–19.
- Мальшев С.И. 1952. Гнездовые повадки реликтовой осы дисцелии *Discoelius zonalis* Panz. (Hymenoptera, Vespidae) // Энтомол. обозр. Том. 32. С. 183–191.
- Мальшев С.И. 1959. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Советская наука. 291 с.
- Мальшев С.И. 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.; Л.: Наука. 329 с.
- Фабр. Ж.А. 1898. Инстинкт и нравы насекомых // Пер. с франц., под ред. И. Я. Шевырева. СПб: Изд-во А. Ф. Маркса. 590 с.
- Blüthgen P. 1961. Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptoptera). Berlin: Akademie Verlag. 247 ss.
- Gusenleitner J. 1999. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). 11. Die Gattungen *Discoelius* Latreille 1809, *Eumenes* Latreille 1802, *Katamenes* Meade-Waldo 1910, *Delta* Saussure 1855, *Ischnogasteroides* Magretti 1884 und *Paraeumenes* Saussure 1855 // Linzer. biol. Beitr. Bd. 31. No 2. S. 561–584.
- Iwata K. 1976. Evolution of insect. Comparative ethology of Hymenoptera. Washington DC. 535 pp.
- Perkiömäki J., Pekkarinen A. 1986. *Discoelius dufourii* Lapeletier (Hymenoptera, Eumenidae) in eastern Fennoscandia // Not. entomol. Vol. 6. No 1. P. 45–48.
- Schljachtenok A. S., Gusenleitner J. 1996. Zur Kenntnis der Eumenidae Weißrusslands (Belorußlands) (Hymenoptera aculeata, Eumenidae) // Linzer biol. Beitr. T. 28. No 1. P. 57–64.
- Vecht J. van der, Fisher F. 1972. Palaearctic Eumenidae // Hymenopterum catalogus. Vol. 8. 199 pp.

## References

- Amolin A.V. 2002. To study of the fauna of wasps of the subfamily Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) in Kharkov Region. *In: Problemy ekologii i okhrany prirody tekhnogenogo regiona: Mezhdvdomstvennyy sbornik nauchnykh rabot* [Problems of Ecology and Nature Protection of anthropogenic region: Interdepartmental collection of scientific works]. Vol. 2. Donetsk: Donetsk National University: 89–95 (in Russian).
- Amolin A.V., Ivanov S.P. 2002. About nesting of *Discoelius dufour* Lep. (Hymenoptera: Vespidae) in Crimea. *Vestnik Donetskogo universiteta*. 2: 340–343 (in Russian).
- Blüthgen P. 1961. Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptera). Berlin: Akademie Verlag. 247 p.
- Fabre J.-H. 1898. Instinkt i nrvay nasekomykh [Instinct and behaviour of insects]. St. Petersburg: A.F. Marks Press. 590 p. (in Russian).
- Gusenleitner J. 1999. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). 11. Die Gattungen *Discoelius* Latreille 1809, *Eumenes* Latreille 1802, *Katamenes* Meade-Waldo 1910, *Delta* Saussure 1855, *Ischnogasteroides* Magretti 1884 und *Pareumenes* Saussure 1855. *Linzer Biologische Beiträge*. 31(2): 561–584.
- Ivanov S.P. 2000. The emergence and development of nest building instincts in megahit Megachilidae bees (Hymenoptera). *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Seriya "Biologiya"*. 13(2): 42–56 (in Russian).
- Ivanov S.P. 2002. Strategy of selection and use of nest cavity in wild bees (Apoidea, Megachilidae). *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Seriya "Biologiya"*. 14(2): 89–94 (in Russian).
- Ivanov S.P., Fateryga A.V. 2003. Rare species in the structure of biodiversity of Vespidae (Hymenoptera) of Crimea. *In: Bioraznoobrazie i rol' zootsenoza v estestvennykh i antropogennykh ekosistemakh* (Materialy II mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii) [Biodiversity and role of zootsenosis in natural and in anthropogenic ecosystems (Materials of the II International Scientific Conference) (Dnepropetrovsk, Ukraine, 28–31 October 2003)]. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University: 114–115 (in Russian).
- Ivanov S.P., Fateryga A.V. 2004. The nesting biology of *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in Crimea. *Izvestiya Khar'kovskogo entomologicheskogo obshchestva*. 2003. 11(1–2): 154–163 (in Russian).
- Iwata K. 1976. Evolution of Instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. New Delhi: Amerind Publishing Co. 535 p.
- Kurzenko N.V. 1978. Wasps of the family Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) of the USSR fauna. 1. Subfamilies Raphiglossinae and Discoeliinae. *Zoologicheskii zhurnal*. 62(6): 867–871 (in Russian).
- Kurzenko N.V. 1980. To the question about the main directions of evolution and phylogeny of the family Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea). *In: Parallelizm i napravlennost' evolyutsii nasekomykh* [Parallelism and direction of insect evolution]. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of Academy of Sciences of the USSR: 88–114 (in Russian).
- Kurzenko N.V. 1995. Subfamily Eumeninae. *In: Opredelitel' nasekomykh Dal'nego vostoka Rossii*. T. 4. Setchatokryloobraznye, skorpionnitsy, pereponchatokrylye. Ch. 1 [[Key to the insects of Russian Far East. Vol. 4. Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera. Part 1]. St. Petersburg: Nauka: 295–324 (in Russian).
- Malyshev S.I. 1921. On the classification of bee and wasp nests. *Russkoe entomologicheskoe obozrenie*. 18: 1–19 (in Russian).
- Malyshev S.I. 1952. Nesting habits of the relic wasps *Discoelius zonalis* Panz. (Hymenoptera, Vespidae). *Entomologicheskoe obozrenie*. 32: 183–191 (in Russian).
- Malyshev S.I. 1959. Pereponchatokrylye, ikh proiskhozhdenie i evolyutsiya [Hymenoptera, their origin and evolution]. Moscow: Sovetskaya nauka. 291 p. (in Russian).
- Malyshev S.I. 1966. Stanovlenie pereponchatokrylykh i fazy ikh evolyutsii [Formation of Hymenoptera and phases of their evolution]. Moscow – Leningrad: Nauka. 329 p. (in Russian).
- Perkiömäki J., Pekkarinen A. 1986. *Discoelius dufourii* Lapeletier (Hymenoptera, Eumenidae) in eastern Fennoscandia. *Notulae Entomologicae*. 6(1): 45–48.
- Schljachtenok A.S., Gusenleitner J. 1996. Zur Kenntnis der Eumenidae Weißrußlands (Belorußlands) (Hymenoptera aculeata, Eumenidae). *Linzer Biologische Beiträge*. 28(1): 57–64.
- Vecht J. van der, Fisher F. 1972. Palaearctic Eumenidae. Hymenopterum catalogus. Vol. 8. 's-Gravenhage: N.V. Junk. 199 p.