

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**ТРУДЫ РУССКОГО
ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА**

Том 80(4)

Санкт-Петербург
2010

Труды Русского энтомологического общества. Т. 80(4). С.-Петербург, 2010. 218 с.

Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 80(4). St. Petersburg, 2010. 218 pp.

Настоящий выпуск Трудов содержит статьи участников II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, состоявшегося 13-17 сентября 2010 г в Санкт-Петербурге. Представленные статьи отражают различные направления в исследование этого одного из крупнейших отрядов насекомых, весьма разнообразного в морфологических и биологических планах и играющего значимую роль в биоценозах Земли. Публикация тома поддержана грантом РФФИ № 10-04-06009-г.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINGS OF THE RUSSIAN ENTOMOLOGICAL SOCIETY

Vol. 80(4)

Edited by *V.A. Krivokhatsky*

Editorial board of the volume:

*Yu.V. Astafurova, S.A. Belokobylskij (executive editor), D.A. Dubovikov,
A.S. Lelej, M.Yu. Proshchalykin.*

Редактор издания – *В.А. Кривохатский*

Редакционная коллегия тома:

*Ю.В. Астафурова, С.А. Белокобыльский (ответственный редактор),
Д.А. Дубовиков, А.С. Лелей, М.Ю. Прощалыкин*

ISSN 1605-7678

© Русское энтомологическое общество, 2010

© Зоологический институт РАН, 2010

© Санкт-Петербургская лесотехническая
академия, 2010

СОВРЕМЕННЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫМ

MODERN INVESTIGATION
OF THE HYMENOPTERAN
INSECTS

Предисловие

Предлагаемый сборник научных работ включает статьи участников II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, прошедшего 13–17 сентября 2010 г. в Зоологическом институте РАН и подготовленного совместно с Санкт-Петербургским государственным университетом, Московским государственным университетом им. М.В. Ломоносова и Русским энтомологическим обществом. В сборнике представлены статьи по различным направлениям изучения перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) – одного из крупнейших и таксономически сложных отрядов насекомых, очень разнообразного морфологически и биологически и играющего важнейшую роль в биоценозах.

Статьи, включенные в сборник, подразделены по тематике на четыре группы, которые, в основном, соответствуют секциям симпозиума: «Морфология и систематика», «Фаунистика и зоогеография» «Экология и поведение» и «Биохимия и генетика».

Статьи по морфологии и систематике включают сведения об этапах, результатах и перспективах хромосомных исследований паразитических перепончатокрылых насекомых (В.Е. Гохман), рассматривают феномен ветвистости у перепончатокрылых насекомых (В.Н. Алексеев), проблемы систематики и классификации наездников семейства Aphidiidae (Е.М. Давидьян) и пчел подсемейства Nomadinae Восточной Палеарктики (М.Ю. Прошалькин), а также содержат ревизию ихневмонид рода *Batakamacrus* с описанием 5 новых видов (А.Э. Хумала).

В работах, посвященных зоогеографии и фаунистике перепончатокрылых насекомых рассмотрены вопросы географического распространения и ландшафтного распределения дорожных ос Дальнего Востока России (В.М. Локтионов, А.С. Лелей), ос-блестянок высокогорий Центрального Кавказа (Н.Б. Винокуров), роющих ос семейства Sphecidae России и Казахстана (Ю.Н. Данилов) и одиночных ос подсемейства Eumeninae Крыма (А.В. Фатерыга). В сборнике также представлены обобщающие результаты фаунистических исследований роющих ос бассейна Верхней и Средней Волги (М.В. Мокроусов) и пилильщиков семейства Tenthredinidae Якутии (А.А. Попов, Е.Л. Каймук), а также предварительные данные по изучению круглоротых браконид Южного Урала (Т.С. Костромина) и наездников семейства Diapriidae Самарской области (В.Г. Чемырева). Наиболее обширно в сборнике представлены работы, в которых рассматриваются вопросы экологии и поведения Hymenoptera. Особое внимание уделено исследованию пчел, в первую очередь шмелей: спектру кормовых растений в Вологодской области (Н.С. Колесова), оперированию цветков при фуражировке на Северном Кавказе (И.Б. Попов), многолетней популяционной динамике на Соловецком архипелаге (Ю.С. Колосова, М.В. Подболоцкая) и распределению по градиенту антропогенных преобразований ландшафтов в дельте Северной Двины (Г.С. Потапов). Два исследования касаются разных видов пчел–мегахилл: разнообразия форм и размеров вырезок листьев, используемых при строительстве гнезд с оценкой их функционального значения (С.П. Иванов, В.Ю. Жидков), и структурно-функциональной организации гнездового поведения (Л.И. Кобзарь). Ряд статей посвящен различным экологическим и поведенческим вопросам исследования муравьев (В.А. Зрянин, Т.М. Кругова, С.В. Стукалюк, И.К. Яковлев). В других работах рассмотрено явление паразитирования на жалоносных перепончатокрылых, как направление в эволюции наездников-ихневмонид трибы Стуртини (Д.Р. Касп-арян), проведено сравнительное исследование способности модифицировать поисковое поведение наездниками комплекса *Anisopteromalus calandrae* (К.А. Быстреева, А.В. Тимохов), показана связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии (Л.Ю. Русина, Е.С. Орлова) и представлены результаты исследования биологии одиночных ос и пчел с помощью искусственных гнезд в окрестностях Екатеринбурга (П.В. Рудоискатель, К.И. Фадеев, А.В. Николаенкова).

Статьи по биохимии и генетики посвящены, главным образом, исследованиям, проведенным на базе медоносной пчелы. В сборник включены работы о роли рецепторов глутамата в формировании памяти у медоносной пчелы (Н.Г. Лопатина, Т.Г. Зачепило, И.В. Рыжова, Е.Г. Чеснокова), различиях в направленности метаболических процессов у разных подвидов медоносной пчелы (Е.С. Салтыкова, Л.Р. Гайфуллина, А.Г. Николенко), синтетических аналогов низкомолекулярных биорегуляторов медоносной пчелы в разведении земляного шмеля (А.В. Лопатин, Н.М. Ишмуратова); рассмотрены ареал и значение бурзянской популяции темной лесной медоносной пчелы в Башкортостане (А.Г. Николенко, С.А. Фахретдинова, Р.А. Ильясов, А.В. Поскрывов)

Статьи, включенные в предлагаемый сборник и посвященные вопросам генетики, систематики, морфологии, фаунистики, биохимии, а также поведенческим и экологическим аспектам различных представителей перепончатокрылых насекомых, будут интересны не только энтомологам самого различного профиля, но также преподавателям-биологам и студентам высших учебных заведений.

МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

Хромосомное исследование паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): итоги и перспективы

В.Е. Гохман

Chromosomal study of parasitic Hymenoptera: results and perspectives

V.E. Gokhman

Ботанический сад Московского государственного университета, Москва 119991, Россия.

Botanical Garden, Moscow State University, Moscow 119991, Russia. E-mail: gokhman@bg.msu.ru

Резюме. Представлен обзор основных этапов исследования хромосом паразитических перепончатокрылых насекомых, а также особенностей структуры их кариотипа. Приведены наиболее важные результаты изучения хромосомных наборов наездников, полученные в последние годы. Определены перспективные направления исследования кариотипов паразитических Hymenoptera.

Ключевые слова. Хромосомы, кариотипы, паразитические перепончатокрылые, наездники, Hymenoptera.

Abstract. Main stages of chromosomal study of parasitic wasps as well as details of karyotype structure of those insects are overviewed. Most important results of chromosomal research of parasitoids that were obtained during the last years are listed. Perspective trends of karyotypic study of parasitic Hymenoptera are identified.

Key words. Chromosomes, karyotypes, parasitic wasps, parasitoids, Hymenoptera.

Введение

Паразитические перепончатокрылые или наездники – одна из наиболее крупных, таксономически сложных и практически важных групп насекомых (Расницын, 1980; Quicke, 1997). В настоящее время исследования по различным аспектам цитологии и генетики паразитических Hymenoptera активно проводятся во многих странах. В частности, в начале 2010 г. опубликованы результаты полного секвенирования геномов первых изученных в этом отношении представителей рассматриваемой группы – трех близких видов, относящихся к роду *Nasonia* Ashmead (Pteromalidae) – *N. vitripennis* (Walker), *N. longicornis* Darling и *N. giraulti* Darling (The *Nasonia* Genome..., 2010). Тем не менее, многие аспекты генетики наездников остаются недостаточно изученными, особенно по сравнению с другими представителями перепончатокрылых насекомых. Это в полной мере касается, например, хромосомного исследования паразитических Hymenoptera, что в значительной степени объясняется заметными техническими трудностями подобных исследований

(Гохман, 2005). Несмотря на то, что итоги изучения хромосомных наборов более 400 видов наездников были недавно подведены в соответствующей монографии (Gokhman, 2009), в последние годы были получены результаты, существенно уточняющие ранее сделанные обобщения. Однако, прежде чем излагать вышеуказанные новые данные, необходимо кратко напомнить основные этапы исследования хромосом паразитических Hymenoptera, а также сделать обзор наиболее важных особенностей хромосомных наборов этих насекомых, изученных к настоящему времени.

Основные этапы изучения хромосом паразитических перепончатокрылых насекомых

С точки зрения объема полученных результатов, уровня их осмысления, а также методического прогресса можно выделить 4 основных этапа хромосомных исследований наездников.

Первый этап – с начала 90-х годов XIX века по конец 20-х годов XX века. В этот период были опубликованы первые сведения о хромосомных наборах паразитических перепончатокрылых. Впервые были изучены (в основном на уровне хромосомных чисел) 10 видов из трех надсемейств – Ichneumonoidea (семейства Ichneumonidae и Braconidae), Cynipoidea (Cynipidae) и Chalcidoidea (Encyrtidae). Данные, содержащиеся в рассматриваемых работах, были, как правило, получены в ходе гистологических и эмбриологических исследований, которые не были непосредственно нацелены на изучение кариотипов наездников. Для выполнения этих работ обычно использовалась техника приготовления микротомных срезов, что зачастую влекло за собой существенные ошибки в определении хромосомных чисел. Интересно, однако, что в первой по времени опубликованной работе, посвященной данной проблеме (Henking, 1892), число хромосом орехотворки *Diplolepis rosae* (L.), $n = 9$, было определено совершенно верно, что впоследствии неоднократно подтверждено другими авторами (см. обзор: Gokhman, 2009).

Второй этап – с начала 30-х по начало 70-х годов XX века. В указанный период было впервые исследовано около 30 видов из четырех надсемейств – Ichneumonoidea (Ichneumonidae и Braconidae), Cynipoidea (Cynipidae), Platygastroidea (Scelionidae) и Chalcidoidea (Aphelinidae, Eulophidae, Pteromalidae, Torymidae и Trichogrammatidae). В это время появились первые работы, специально посвященные исследованиям кариотипов наездников. Соответственно, в начале указанного периода был опубликован первый подробный обзор данных по хромосомным наборам всех перепончатокрылых, включая и паразитических (Sanderson, 1932). Хромосомные числа наездников в работах, появившихся в это время, были в основном определены правильно, однако отсутствие понимания механизма определения пола у перепончатокрылых в целом и наездников в частности, имевшее место в начале этого периода, привело к очевидным ошибкам в описании кариотипов. Так, в работах, опубликованных в 30–40-х годах прошлого века, для различных видов паразитических перепончатокрылых были неоднократно указаны половые хромосомы (см., например: Dreyfus, Breuer, 1944). Данная ситуация усугублялась и тем, что исследования, появившиеся в рассматриваемый период, были, как правило, проиллюстрированы не фотографиями хромосом, а их рисунками, что также снижало достоверность этих наблюдений. Кроме того, с конца второй мировой войны до конца 60-х годов XX века имел место существенный спад в описании кариотипов впервые изученных видов наездников, хотя цитологические особенности некоторых представителей последних (в частности, *Nasonia vitripennis*), были исследованы более углубленно.

Третий этап – с середины 70-х по середину 90-х годов XX века. В это время было впервые исследовано более 160 видов из шести надсемейств – Evanioidea (Gasteruptionidae), Ichneumonoidea (Ichneumonidae и Braconidae), Diaprioidea (Diapriidae), Cynipoidea (Figitidae и Cynipidae), Ceraphronoidea (Megaspilidae) и Chalcidoidea (Aphelinidae, Chalcididae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Leucospidae, Ormyridae, Pteromalidae, Torymidae и Trichogrammatidae). В начале указанного периода появилось пионерское исследование К. Гудпасчура (Goodpasture, 1974), в котором впервые после статьи А. Сандерсон (Sanderson, 1932) был сделан сравнительный обзор всех имеющихся данных по хромосомам различных групп перепончатокрылых (включая большой объем оригинальных результатов). Некоторые из этих результатов впоследствии были опубликованы, но существенная их часть, однако, не вошла в основополагающую работу Р. Крозье (Crozier, 1975), что привело

последнего к неправильному выводу об однообразии хромосомных наборов наездников (в противоположность сидячебрюхим и особенно жалящим перепончатокрылым). С середины 80-х годов прошлого века исследованием кариотипов наездников занялся и автор настоящей статьи, который примерно через 10 лет опубликовал (вместе с известным британским исследователем Д. Квиком) детальный обзор данных о хромосомных наборах этой группы (Gokhman, Quicke, 1995). В течение рассматриваемого периода в хромосомных исследованиях паразитических перепончатокрылых также наблюдался существенный методический прогресс, выразившийся прежде всего в том, что микротомные срезы, ранее используемые для изучения хромосом, уступили место так называемым «давленным», а затем и воздушно-сухим ("air-dried") препаратам. Наряду с этим, в работах, посвященных изучению строения хромосомных наборов паразитических перепончатокрылых, рисунки хромосом сменились их фотографиями. Все вышесказанное позволило исследовать структуру кариотипа наездников на существенно более высоком уровне. Кроме того, в начале 90-х годов прошлого века были впервые опубликованы работы по дифференциальной окраске хромосом паразитических перепончатокрылых, прежде всего, по C- и AgNOR-, но также и по G-бэндингу (см. ниже). Наконец, в это же время появилась первая статья, в которой хромосомы *Encarsia berlesei* (Howard) из сем. Aphelinidae были изучены с использованием 4',6-диамидино-2-фенилиндола (DAPI) – флуоресцентного красителя (флуорохрома), специфически окрашивающего ДНК (Odierna et al., 1993).

Четвертый этап – с конца 90-х годов XX века по настоящее время. В течение этого периода впервые изучено более 210 видов (без учета близких видов и форм, приведенных под одним названием) из четырех надсемейств – Ichneumonoidea (Ichneumonidae и Braconidae), Cynipoidea (Figitidae и Cynipidae), Platygastroidea (Scelionidae) и Chalcidoidea (Agaonidae, Aphelinidae, Encyrtidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Mymaridae, Ormyridae, Perilampidae, Pteromalidae, Torymidae и Trichogrammatidae). Таким образом, за относительно короткое время (немногим более 10 лет) были исследованы хромосомные наборы большего числа видов, чем за весь предыдущий период (более 100 лет). Во второй половине рассматриваемого этапа автором была опубликована единственная на данный момент монография, специально посвященная изучению кариотипов паразитических перепончатокрылых. Эта работа появилась сначала на русском (Гохман, 2005), а затем и на английском языках (Gokhman, 2009). Одной из отличительных черт описываемого периода явилось также то, что в указанное время было уделено пристальное внимание менее продвинутым группам (например, в составе надсемейств Ichneumonoidea и Chalcidoidea), хромосомные наборы которых были слабо исследованы или оставались полностью неизученными. Справедливости ради следует отметить, что подобные исследования начались еще во второй половине 90-х годов прошлого века, т.е. в конце предыдущего этапа. В последнее десятилетие также произошел переход от более ранних способов дифференциальной окраски хромосом (см. выше) к применению молекулярно-генетических подходов в изучении кариотипов наездников. В ходе этих исследований, основанных на гибридизации ДНК *in situ*, были использованы зонды, меченные как обычными (Belle et al., 2002), так и флуоресцентными (Van Vugt et al., 2005, 2009 красителями); последняя модификация получила название FISH, т.е. «флуоресцентная гибридизация *in situ*». Наконец, кариотип *Nasonia vitripennis* также был исследован с помощью хромосомного пэинтинга, т.е. окраска по методу FISH была распространена на все хромосомы в наборе (Rütten et al., 2004).

Краткий обзор основных кариотипических особенностей наездников

В настоящее время хромосомными исследованиями затронуто более 420 видов паразитических перепончатокрылых (в узком смысле, т.е. без учета надсем. Chrysidoidea), относящихся к 7 надсемействам и 22 семействам (Gokhman, 2009). У большинства изученных видов обнаружен арренотокический партеногенез, при котором самки развиваются из диплоидных яиц, а самцы – из гаплоидных (редко диплоидных). Хромосомы паразитических Нупепортера сравнительно крупные (средний размер – 3–5 мкм); каждая из них несет единственную центромеру. В составе кариотипов хромосомы, как правило, более или менее плавно убывают по длине, а большинство их является двуплечими, т.е. хромосомные наборы этих насекомых сравнительно симметричны (см.: Stebbins, 1950).

Гаплоидное число хромосом (n) у наездников может варьировать от 3 до 23 (Gokhman, 2009). Распределение паразитических Hymenoptera по числу хромосом на видовом уровне является отчетливо бимодальным с максимумами при $n = 6$ и 11. Первый из этих максимумов характерен прежде всего для надсем. Chalcidoidea, а второй – для большинства других групп, в том числе для Ichneumonoidea. У паразитических перепончатокрылых в мейозе обнаружены биваленты как с одной, так и с двумя и более хиазмами; последние более характерны для видов с низким числом хромосом.

Как указано выше, кариотипы некоторых видов наездников изучены с использованием дифференциальной окраски хромосом, а именно: C-, AgNOR- и G-бэндинга (см.: Gokhman, 2009). Указанные методы окрашивания соответственно выявляют конститутивный гетерохроматин, область ядрышкового организатора и так называемые G-сегменты, обычно становящиеся видимыми после предварительной обработки протеолитическими ферментами или некоторыми соевыми растворами.

У наездников отмечены следующие типы хромосомных мутаций (Гохман, 2005): делеции и дубликации конститутивного гетерохроматина, инверсии, транслокации, центрические и тандемные разделения и слияния, полиплоидия, анеуплоидия, изменчивость по числу В-хромосом. Кроме того, у них выявлены различные типы хромосомного полиморфизма (по величине гетерохроматиновых блоков, транслокациям и числу В-хромосом).

Исходным для наездников следует считать симметричный кариотип с относительно высоким хромосомным числом ($n = 14–17$), а также, вероятно, и с преобладанием двуплечих хромосом (Gokhman, 2009). В различных филогенетических линиях паразитических Hymenoptera происходило независимое и неоднократно уменьшение хромосомных чисел. В частности, подобная редукция (от $n = 14–17$ до 10–11 и ниже) имела место в некоторых ветвях надсем. Ichneumonoidea (у ихневмонид и браконид), а также у общего предка проктотрупоидов (в широком смысле), цинипоидов и хальцид. Дальнейшее уменьшение числа хромосом до $n = 5–6$ и ниже происходило в разных группах надсемейств Chalcidoidea, Cynipoidea и Diaprioidea (Gokhman, Gumovsky, 2009; Gokhman, 2010b, а также: Гохман, неопубликованные данные). В эволюции хромосомных наборов паразитических перепончатокрылых преобладали 2 основных процесса: редукция числа хромосом и (в меньшей степени) диссимметризация кариотипа за счет увеличения размерной дифференциации хромосом и повышения доли субтелоцентриков и акроцентриков в наборах. Увеличение хромосомных чисел и степени кариотипической симметрии также имело место, но протекало в более ограниченных масштабах. В настоящее время, однако, становится очевидным, что процессы образования симметричных кариотипов с низким числом хромосом и преобладанием мета- и субметацентриков из хромосомных наборов с более высокими числами (и с преобладанием субтелоцентриков и акроцентриков) распространены существенно более широко (особенно в надсемействах Cynipoidea и Chalcidoidea), чем это представлялось раньше (см. ниже).

У паразитических перепончатокрылых различия по хромосомным признакам обнаружены на всех таксономических уровнях: от надсемейств и семейств до морфологически неотличимых популяций (Gokhman, 2009). Использование особенностей строения кариотипа для решения вопросов таксономии наездников наиболее эффективно на видовом уровне. В настоящее время известно около 20 групп близких видов паразитических Hymenoptera, относящихся к семействам Ichneumonidae, Braconidae, Cynipidae, Figitidae, Aphelinidae, Encyrtidae, Pteromalidae, Torymidae и различающихся по хромосомным признакам.

Новые данные хромосомных исследований паразитических перепончатокрылых

Результаты, полученные автором и другими специалистами в 2008–2010 гг., как отмечено выше, существенно уточняют наши представления как об общей картине хромосомной изменчивости в тех или иных группах наездников, так и о путях и механизмах эволюции кариотипа этих насекомых. Например, в последние годы были впервые исследованы хромосомы хальцид сем. Agaonidae – высокоспециализированной группы, представители которой развиваются только в плодах растений рода *Ficus*. В частности, у единственного опылителя культурного инжира *Blastophaga psenes* (L.) обнаружен хромосомный набор, включающий 5 пар крупных метацентриков и 1 срав-

нительно мелкий субтелоцентрик (Gokhman et al., 2010). Предполагается, что подобный кариотип по своей структуре близок к предковому для филогенетической ветви, объединяющей семейства Torymidae, Ormyridae и Agaonidae (Gokhman, Gumovsky, 2009).

Весьма интересные данные были в последнее время получены и в отношении других семейств хальцид. Эти результаты, в частности, показывают, что принятое ранее деление надсем. Chalcidoidea на группы с низкими ($n = 3-7$) и высокими ($n = 8-12$) хромосомными числами в значительной степени является искусственным, поскольку, с одной стороны, представители с относительно низким числом хромосом ($n = 5-7$) выявлены в семействах Eurytomidae и Encyrtidae, для которых раньше были известны только $n = 9-10$ и $n = 8-12$ соответственно (Gokhman, Mikhailenko, 2008; Gokhman, 2010a). С другой стороны, виды с $n = 7-10$ также обнаружены в семействах Eupelmidae и Torymidae, у представителей которых ранее было отмечено лишь $n = 4-6$ (Fusu, 2008a, 2008b). Таким образом, очевидно, подтверждается ранее высказанная точка зрения (Gokhman, 2009; Gokhman, Gumovsky, 2009), согласно которой исходным для хальцид является гаплоидный хромосомный набор, включающий 11 субтелоцентриков или акроцентриков; при этом во многих группах этого надсемейства имела место независимая и неоднократная редукция числа хромосом до $n = 5-6$ и ниже. Указанное уменьшение хромосомных чисел, очевидно, происходило за счет хромосомных слияний (преимущественно центрического типа или близкого к таковому). Подобные процессы, в частности, характерны для энциртид рода *Metaphycus* Mercet, в пределах которого число хромосом уменьшается от $n = 10$ у *Metaphycus flavus* (Howard) и *M. luteolus* (Timberlake) до $n = 9$ у *M. angustifrons* Compere и далее до $n = 5$ у *M. stanleyi* Compere (Gokhman, 2010a). Интересно, что аналогичная картина распределения хромосомных чисел наблюдается у орехотворок-фигитид рода *Leptopilina* Förster, а именно, у *Leptopilina heterotoma* (Thomson) и *L. victoriae* Nordlander $n = 10$, у *L. boulandi* (Barbotin, Carton et Keiner-Pillault) – 9, а у *L. clavipes* (Hartig) – 5 (см.: Gokhman, 2009, 2010b; а также его неопубликованные данные). Параллельное уменьшение числа хромосом, наблюдаемое в двух вышеописанных случаях, является одним из ярких примеров так называемой «кариотипической ортоселекции» (White, 1973).

Перспективные направления исследования кариотипов наездников

Перспективы изучения кариотипов паразитических Hymenoptera связаны, с одной стороны, с вовлечением в хромосомные исследования новых таксономических групп и ранее неизученных популяций, прежде всего в целях распознавания и диагностики близких видов, а также для хромосомного типирования лабораторных культур (Гохман, Кузнецова, 2006). Кроме того, хромосомные данные предоставляют важную информацию о некоторых особенностях жизненного цикла и генетической структуры тех или иных видов (Gokhman, 2009). С другой стороны, дальнейшее развитие кариотипического изучения наездников невозможно без методического прогресса в области получения и исследования хромосомных препаратов. В частности, окраска хромосом с использованием флуорохромов открывает принципиально новые возможности кариотипического анализа паразитических перепончатокрылых (см.: Сайфитдинова, 2008). Еще более перспективной в указанном отношении является гибридизация нуклеиновых кислот *in situ*, а также ее наиболее ходовая модификация, т.е. флуоресцентная гибридизация *in situ* (FISH), в том числе хромосомный пэинтинг. В настоящее время также интенсивно развиваются методы иммуноцитогенетики, делающие возможным высокоспецифичное опознавание тех или иных компонентов нуклеиновых кислот, белков и других веществ, входящих в состав хромосом.

Благодарности

Данная работа частично поддержана грантом РФФИ № 10-04-01521.

Литература

Гохман В.Е. 2005. Кариотипы паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera). М.: Товарищество научных изданий КМК. 185 с.

- Gokhman V.E., Кузнецова В.Г. 2006. Сравнительная кариология насекомых: современное состояние и области применения // *Энтомологическое обозрение*, **85**(1): 235–256.
- Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука. 191 с.
- Сайфитдинова А.Ф. 2008. Двумерная флуоресцентная микроскопия для анализа биологических образцов. Учебно-методическое пособие. СПб: СОЛЮ. 72 с.
- Belle E., Beckage N., Rousselet J., Poirié M., Lemeunier F., Drezen J.-M. 2002. Visualization of polydnavirus sequences in a parasitoid wasp chromosome // *Journal of Virology*, **76**(11): 5793–5796.
- Crozier R.H. 1975. *Animal Cytogenetics*, 3(7). Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. 95 p.
- Dreyfus A., Breuer M.E. 1944. Chromosomes and sex determination in the parasitic hymenopteron *Telenomus fariai* (Lima) // *Genetics*, **29**(1): 75–82.
- Fusu L. 2008a. Chromosomes of two *Podagrion* species (Hymenoptera, Chalcidoidea, Torymidae) and the evolution of high chromosome numbers in Chalcidoidea // *Analele Științifice ale Universității "Alexandru Ioan Cuza", Secțiunea Genetică și Biologie Moleculară*, **9**: 61–64.
- Fusu L. 2008b. The usefulness of chromosomes of parasitic wasps of the subfamily Eupelminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae) for subfamily systematics // *European Journal of Entomology*, **105**: 823–828.
- Gokhman V.E. 2009. *Karyotypes of parasitic Hymenoptera*. Dordrecht: Springer Science+Business Media B.V. XIII + 183 p.
- Gokhman V.E. 2010a. Chromosomes of parasitic wasps of the genus *Metaphycus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae) // *Comparative Cytogenetics*, **4**(1): 21–25.
- Gokhman V.E. 2010b. Recent advances in the chromosomal studies of the superfamilies Cynipoidea and Chalcidoidea // *Seventh International Congress of Hymenopterists, 20–26 June 2010. Programme and Abstracts, List of Participants*. Kőszeg: 31–32.
- Gokhman V.E., Gumovsky A.V. 2009. Main trends of karyotype evolution in the superfamily Chalcidoidea (Hymenoptera) // *Comparative Cytogenetics*, **3**(1): 63–69.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P. 2008. Karyotypic diversity in the subfamily Eurytominae (Hymenoptera: Eurytomidae) // *Folia biologica (Kraków)*, **56**(3–4): 209–212.
- Gokhman V.E., Mikhailenko A.P., Fursov V.N. 2010. Chromosomes of *Blastophaga psenes* (Hymenoptera: Agaonidae) // *Journal of Hymenoptera Research*, **19**(1): 187–188.
- Gokhman V.E., Quicke D.L.J. 1995. The last twenty years of parasitic Hymenoptera karyology: an update and phylogenetic implications // *Journal of Hymenoptera Research*, **4**: 41–63.
- Goodpasture C. 1974. Cytological data and classification of the Hymenoptera. Unpublished Ph.D. thesis. Davis. 178 p.
- Henking H. 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in der Eiern der Insekten. III. // *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **54**: 1–274.
- Odierna G., Baldanza F., Aprea G., Olmo E. 1993. Occurrence of G-banding in metaphase chromosomes of *Encarsia berlesei* (Hymenoptera: Aphelinidae) // *Genome*, **36**: 662–667.
- Quicke D.L.J. 1997. *Parasitic Wasps*. London: Chapman and Hall. XVII + 470 p.
- Rütten K.B., Pietsch C., Olek K., Neusser M., Beukeboom L.W., Gadau J. 2004. Chromosomal anchoring of linkage groups and identification of wing size QTL using markers and FISH probes derived from microdissected chromosomes in *Nasonia* (Pteromalidae: Hymenoptera) // *Cytogenetic and Genome Research*, **105**: 126–133.
- Sanderson A.R. 1932. The cytology of parthenogenesis in Tenthredinidae // *Genetica*, **14**: 321–494.
- Stebbins G.L. 1950. *Variation and evolution in plants*. N.Y.: Columbia University Press. XIX + 643 p.
- The *Nasonia* Genome Working Group. 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species // *Science*, **327**(5963): 343–348.
- Van Vugt J.J.F.A., de Jong H., Stouthamer R. 2009. The origin of a selfish B chromosome triggering paternal sex ratio in the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai* // *Proceedings of the Royal Society B*, **276**: 4149–4154.
- Van Vugt J.J.F.A., de Nooijer S., Stouthamer R., de Jong H. 2005. NOR activity and repeat sequences of the paternal sex ratio chromosome of the parasitoid wasp *Trichogramma kaykai* // *Chromosoma*, **114**: 410–419.
- White M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. VIII + 961 p.

Ветвистые усики у перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) и возможные причины этого феномена

В.Н. Алексеев

The ramose antennae among hymenopteran insects (Hymenoptera) and likely causes of this phenomenon

V.N. Alekseev

Московский государственный областной гуманитарный институт, ул. Зеленая, 24, г. Орехово-Зуево, Россия.

Moscow state regional humanistic institute, Zelenaja str. 24, Orekhovo-Zuevo, Russia. E-mail: inostemma@mail.ru

Резюме. Рассматривается очень редкое для перепончатокрылых насекомых явление ветвистых усиков. Ветвистоусость встречается только у самцов, и только у некоторых видов сем. Eucharitidae ветвистые усы представлены у самок. Обсуждаются возможные предпосылки к возникновению этого феномена.

Ключевые слова. Hymenoptera, ветвистоусость самцов и самок, возможные причины.

Abstract. The ramose antennae are very rare among hymenopteran insects. They are found only among males with the exception of Eucharitidae where some females also have ramose antennae. The likely causes of this phenomenon are discussed.

Key words. Arachnida, Aranei, Pholcidae, *Pholcus*, Ulyanovsk Region, faunistics.

Ветвистоусость, то есть наличие длинных отростков на члениках усиков, является весьма редким явлением в отряде Hymenoptera. По нашим подсчетам этот феномен встречается менее чем у 0.1 % видов перепончатокрылых и далеко не во всех надсемействах. В целом, ветвистоусость очень редка у Aculeata, иногда проявляется у Symphyta и наиболее разнообразна (хотя тоже редко представлена) среди наездников (но полностью отсутствует в надсемействах Ichneumonoidea, Cynipoidea, Proctotrupoidea, Evanioidea, Trigonaloidea и Stephanoidea). Такая исключительность дает основание говорить о ветвистом усике как о редком отклонении от типовой формы антенн.

У симфит модификации усиков самцов и самок в сторону ветвистости известна в семействах Diprionidae, Megalodontesidae, Tenthredinidae и Argidae. Ветвистоусость у пилильщиков может быть развита в различной степени: от перистых и гребневидных жгутиков в большинстве групп до необыкновенных усиков самцов рода *Serictiphora* Billberg (Argidae), у которых единственный членик жгутика несет равную ему боковую ветвь, придавая усикам сходство со щипцами. Ветвистые усики имеют самцы голарктически распространенного розанного гребенчатого пилильщика *Cladius pectinicornis* Geoffr. (Tenthredinidae): первые 3–5 члеников жгутиков этого вида имеют длинные отростки, а первый членик – даже 2, один из которых длиннее другого примерно в 4 раза.

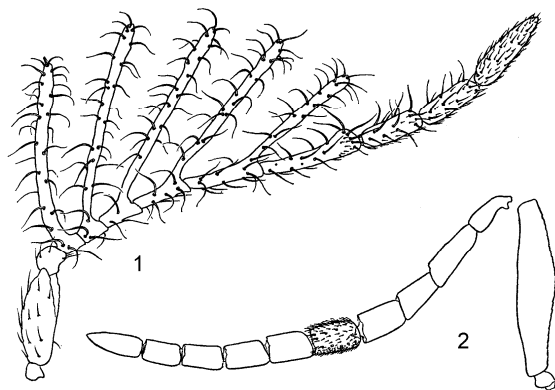


Рис. 1. *Dendrocerus ramicornis* (Boheman): 1 – усик самца, 2 – усик самки (по: Dessart, 1972).



Рис. 2. *Dendrocerus ergensis* (Ghesquière.), усик самца (по: Dessart, 1972).

Сем. Chalcididae. Самцы единственного вида рода *Chirocera* Latreille – *Ch. pectinicornis* Latreille – имеют 10-члениковые усики, из которых 7 члеников жгутика имеют отростки, а 8-й (последний) членик вдвое длиннее других и топовидной формы.

Сем. Eulophidae. Ветвистые усики самцов известны только в подсем. Eulophinae (Graham, 1987). У *Dimmockia secunda* Crawford усики самца имеют 3 ветви, а у самцов паразита чешуекрылых *Di cladocerus westwoodi* Westwood они несут 2 длинные ветви на первых двух члениках. В роде *Necremmus* Thomson усики самцов *N. tidius* Wilkinson и *N. leucartheros* Nees (одиночных эктопаразитов личинок жуков) имеют 3 ветви.

Сем. Encyrtidae. В космополитном роде *Tetracnemoidea* Howard, половина видов которого обитают в Индо-пацифическом регионе (Noyes, Nayat, 1984), ветвистые усики известны у *T. indica* (Аууар). Самцы этого вида имеют 8-члениковые усики с длинными ветвями на первых четырех члениках. У самцов *Asencyrtus deserticola* Trjapitzin усики 9-члениковые, а первые 4 членика жгутика очень короткие и ветвистые.

Сем. Eucharitidae. Редким исключением из правил являются наездники-эухаритиды, паразитирующие на муравьях. Среди почти 500 видов эухаритид мировой фауны у нескольких видов (например в родах *Rhipipalloidea* Girault из Старого Света и *Pseudochalcura* Ashmead из Нового Света) ветвистыми усиками обладают не только самцы, но и самки. Кроме того, усики самцов в этой группе могут иметь по 2 противоположно направленных отростка на члениках жгутика.

Сем. Megaspilidae. Как более архаичное семейство церафроноидов, мегаспилиды отличаются крупными размерами тела. Ветвистые членики известны у самцов 2 родов семейства – *Basoko* Ribes (все известные виды рода) и *Dendrocerus* Ratz. (только 4 вида). В обоих родах усики имеют ветви на первых 5–6 члениках, и длина их отростков обычно заметно уменьшается к вершине усика, причем нередко отростки первых члеников жгутика в несколько раз длиннее самих члеников (рис. 1).

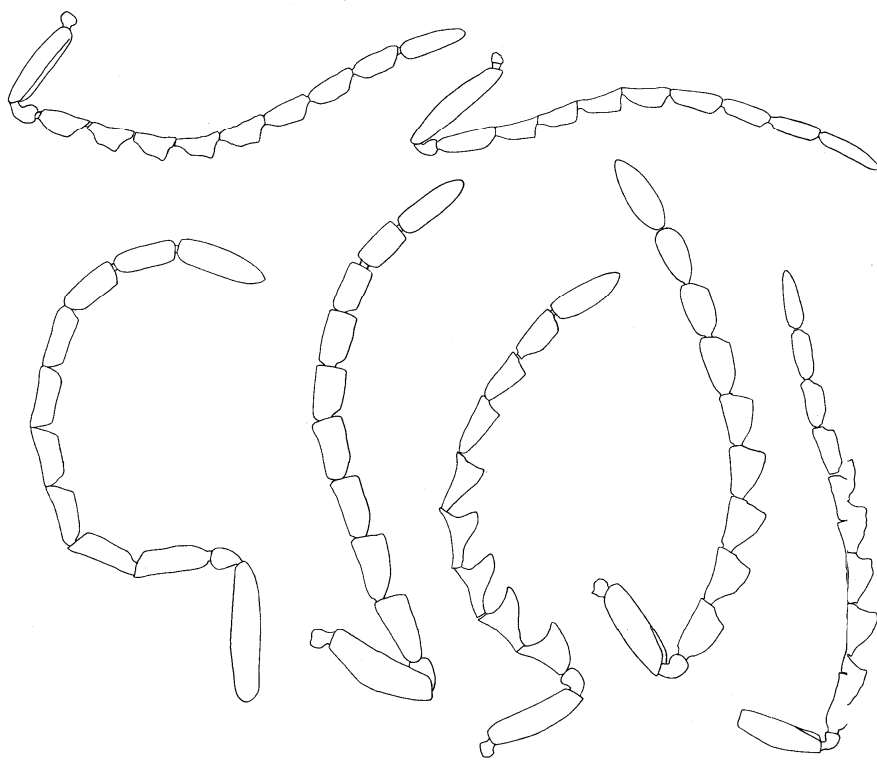


Рис. 3. Усики самцов рода *Dendrocerus* Rarzeburg (по: Fergusson, 1980).

Среди жалящих перепончатокрылых (Aculeata) ветвистые усики известны всего в 2 семействах. В сем. Bethyilidae эта особенность встречается только в подсем. Euryginae и отмечена у части неотропических видов из родов *Rhabdepyris* Kieffer (например, *Rh. humboldti* Vargas) и *Anisepyris* Kieffer (*A. westwoodi* Cameron). В сем. Mutillidae ветвистые усики описаны у некоторых афротропических видов самцов *Psammoterma* Latreille, имеющих отростки на каждом членике жгутика (Лелей, 1985).

В целом, никаких специфических морфологических признаков в строении головной капсулы у ветвистоусых особей перепончатокрылых не обнаружено, а сами самцы не сходны между собой ни генетически, ни по пищевым связям, ни по распространению.

Весьма интересно было бы рассмотреть причины, по которым ветвистые усики встречаются почти исключительно у самцов перепончатокрылых, однако даже предположительно указать их очень непросто. С точки зрения генетики ветвистоусость самцов может быть каким-то образом связана с таким уникальным свойством перепончатокрылых насекомых как гаплоидность их самцов. Известно, что самцы отряда Hymenoptera развиваются из неоплодотворенных гаплоидных яйцеклеток. В ходе онтогенеза клетки их соматических тканей восстанавливают диплоидный набор хромосом, и только гаметоциты самцов продолжают оставаться гаплоидными. Таким образом, все аллельные гены самцов перепончатокрылых оказываются в гомозиготном состоянии.

По-видимому, ветвистые усики можно считать своеобразной морфологической адаптацией, приводящей к значительному увеличению площади поверхности члеников, и, следовательно, к более совершенной хеморецепции. С другой стороны, длинные отростки на усиках существенно увеличивают вес головы и площадь лобового сопротивления летящего насекомого, в результате чего должны ухудшаться его аэродинамические свойства. Однако поскольку никаких особых при-

способлений к полету подобных самцов не отмечено остается предположить, что ветвистоусость дает им такие преимущества, которые оправдывают снижение их летных качеств.

Редкость ветвистоусости затрудняет исследование фенотипического проявления этого признака. Некоторый свет на проблему проливает строение усиков в космополитном роде *Dendrocerus* (Megaspilidae). В то время как у большинства других перепончатокрылых ветвистоусость проявляется как редкая «аномалия» 1–2 видов рода, усики самцов *Dendrocerus* (в роду более 20 видов) дают полный морфологический ряд изменения члеников жгутика: от нитевидных к трапециевидным, треугольным, коротковетвистым и длинноветвистым, причем число отростков равняется 5 или 6 (рис. 2, 3).

Что касается эухаритид, то они вообще характеризуются большим набором плезiomорфных признаков. Считается, что ветвистоусость возникла у эухаритид независимо у разных полов (Heraty et al, 2009.). Однако возможно, что «аномалии» в морфологии усиков эухаритид отражают и некоторые предковые признаки перепончатокрылых вообще. Одним из таковых анцестральных для Hymenoptera признаком могла быть ветвистоусость, которая проявлялась у обоих полов как признак морфологической специализации, но в настоящее время сохранилась только у самок (как и самцов) эухаритид.

Литература

- Лелей А. С. 1985. Осы-немки (Hymenoptera, Mutillidae) фауны СССР и сопредельных стран. Л.: Наука. 268 с.
- Dessart P. 1972. Révision des espèces européennes du genre *Dendrocerus* Ratzeburg, 1852 // *Memoires de la Société Royal Belge d'Entomologie*, **32**: 1–310.
- Ferguson N. D. M. 1980. A revision of the British species of *Dendrocerus* Ratzeburg (Hymenoptera: Ceraphronoidea) with a review of their biology as aphid hyperparasites // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Entomology*, **41**(4): 255–314.
- Graham M. W. R. de V. 1987. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hym., Eulophidae), with a revision of certain genera // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Entomology*, **55**(1): 1–392.
- Heraty J. M., Heraty J. M., Torrén J. 2009. A new species of *Pseudochalcura* (Hymenoptera, Eucharitidae), with a review of antennal morphology from a phylogenetic perspective // *ZooKeys*, **20**: 215–231.
- Krombein, K. V. 1992. Systematics of the genera of Epyrinae with ramose male antennae (Hymenoptera: Bethyidae) // *The Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **94**: 345–360.
- Noyes J. S., Hayat M. 1984. A review of the genera of Indo-Pacific Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Entomology*, **48**(3): 341–342.

О системе наездников семейства Aphidiidae (Hymenoptera)

Е.М. Давидьян

On the system of parasitoids of the family Aphidiidae (Hymenoptera)

E.M. Davidian

Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН, шоссе Подбельского 3, Санкт-Петербург–Пушкин 196608. Россия.

All-Russian Institute of Plant Protection, Russian Academy of Agricultural Sciences, Podbelsky shosse 3, St. Petersburg-Pushkin 196608, Russia. E-mail: GDavidian@yandex.ru

Резюме. Наездники афидииды, паразитирующие на тлях, рассматриваются здесь в ранге самостоятельного сем. Aphidiidae в составе надсем. Ichneumonoidea. Приводится дополнительное обоснование подразделения этого семейства на 4 подсемейства: Ephedrinae, Prainaе, Aphidiinae и Trioxinae. В дополнение к уже известным диагностическим особенностям предложено использовать также признак направления и степени изогнутости яйцекладущего аппарата.

Ключевые слова. Aphidiidae, эндопаразиты, тли, классификация.

Abstract. Aphidiines as exclusive parasitoids of aphids are treated here as a separate family Aphidiidae within superfamily Ichneumonoidea. Additional substantiation for subdivision of family Aphidiidae on 4 subfamilies, Ephedrinae, Prainaе, Aphidiinae and Trioxinae, is given. The direction and level of curvation of ovipositor are proposed as a new morphological character for subfamily classification.

Key words. Aphidiidae, endoparasitoids, aphids, classification.

Обсуждаемые в предлагаемой статье вопросы лежат в русле идей П. Стары, изложенных им в работе, посвященной обзору морфологии яйцекладущего аппарата у афидиид (Starý, 1976). Предложенные нами в данной работе результаты основаны преимущественно на изучении имагинальных признаков, а также с учетом опубликованных данных по морфологии личинки и молекулярно-генетическому анализу. Афидииды рассматриваются здесь как самостоятельное семейство и ранг всех упоминаемых нами таксонов афидиид (от подсемейства до подтрибы) соответствует этому статусу.

Афидииды – это наездники в составе надсем. Ichneumonoidea, представленные исключительно одиночными койнобионтными эндопаразитами тлей. Они наиболее разнообразны и многочисленны в области умеренного и субтропического климата Северного полушария и немногочисленны в тропическом поясе и в Южном полушарии, что в первую очередь определяется характером географического распространения тлей – их хозяев. К настоящему времени в мировой фауне известно свыше 500 видов афидиид почти из 50 родов.

Подавляющее большинство исследователей на основании сравнительно-морфологического и генетического анализа считают афидиид монофилетической группой. Вместе с тем они расходятся в определении таксономического ранга афидиид и многие из современных исследователей почти уже традиционно считают их подсемейством в составе браконид.

Начиная с работ М. Чапека (Čapek, 1965; 1970) афидииды обычно выводятся из эндопаразитического хельконинного комплекса браконид через подсем. Euphorinae. Эвфоринам в современном объеме характерен очень широкий спектр хозяев, куда входят личинки и имаго Heteroptera, Psocoptera, Orthoptera, Coleoptera, гусеницы Lepidoptera, а также имаго Neuroptera и Hymenoptera (Тобиас, 1965, 1966; Белокобыльский, Тобиас, 2000). Среди браконид только эвфоринам характерен эндопаразитизм на насекомых с неполным превращением. По В.И. Тобиасу (1967) паразитирование афидиид на тлях легче всего может быть выведено из представителей рода *Leiothron* Nees, паразитирующих на личинках клопов-слепняков. Вместе с тем жилкование крыла у *Leiothron* и близких к нему родов является более специализированным по сравнению с таковым у *Ephedrus* Hal. и *Toxares* Hal.

Китайские специалисты Ши и Чень (Shi, Chen, 2005), относящие афидиид к браконидам, признают, что связи между афидидами с одной стороны и подсемействами браконид с другой остаются непонятными.

Одним из наиболее последовательных сторонников включения афидиид в состав браконид является К. ван Ахтерберг (van Achterberg, 1984). Примечательно, что в составленной им кладограмме браконид одна из ее четырех ветвей включает исключительно представителей афидиид, тогда как на трех других расположены все остальные бракониды. В сестринской к афидидам второй ветви оказались такие наименее продвинутые и преимущественно эктопаразитические подсемейства бракониды, как Dogustinae, Rogadinae и Braconinae. Аргументы против данного мнения Ахтерберга были приведены в работе В.И. Тобиаса (1990).

Родство афидиид и браконид ни у кого не вызывает сомнений. Однако в определении таксономического ранга афидиид мы разделяем точку зрения В.И. Тобиаса и ряда других авторов, считающих афидиид самостоятельным семейством. По мнению В.И. Тобиаса (1967): «если все подсемейства браконид достаточно легко морфологически и биологически могут быть выведены от основания эктопаразитического или эндопаразитического ствола, то сближение афидиид с какой-либо группой браконид наталкивается на значительные трудности». Он же считает, что Braconidae и Aphidiidae, составляющие браконидную ветвь надсем. Ichneumonoidea, скорее всего отходят из одной точки филогенетического древа (Тобиас, 1967; 1989).

Морфологическое своеобразие имаго афидиид определяется сочетанием следующих признаков: максиллярные щупики 2–4-х члениковые; дорсальная часть затылочного валика расположена низко относительно глазков; брюшко самки очень характерно изогнуто по границе 3-го и 4-го тергитов; яйцекладущий аппарат очень короткий; представлен особый тип редукции жилкования в переднем крыле (у некоторых афидиид самки бескрылые); встречаются оба типа строения резервуара ядовитой железы; яичники с 1–2 парами яйцевых трубочек. К важным особенностям строения личинки последнего возраста афидиид относятся следующие признаки: мандибулы простые и однозубые, эпистомальный склерит (кроме *Lipolexis* Foerster) отсутствует, переднегрудные дыхальца удлинённые, обычно без явного деления на полость (atrium) и запирающий аппарат (closing apparatus). Принципиальной биологической особенностью всех без исключения афидиид является их облигатный эндопаразитизм на тлях – группе насекомых, никогда не используемой другими наездниками надсем. Ichneumonoidea.

Афидииды заражают тлей преимущественно на стадии нимфы 2-го возраста. Тли обычно не оказывают активного сопротивления наездникам, лишь некоторые из них в момент опасности начинают активно двигаться и даже падают с растений. Определенную опасность для афидиид могут представлять муравьи, сосуществующие в симбиозе с тлями, а также возможность загрязнения тела каплями пади, выделяемой тлями.

Указанные особенности хозяина в значительной мере определяют механизм заражения тли. У подавляющего большинства афидиид самка подгибает брюшко вниз, пропускает его под грудь и голову и вытягивает вперед, а затем уколом вперед откладывает яйцо внутрь тела хозяина. В момент укола наездник, как правило, касается тли только яйцекладом. Как исключение (преимущественно представители *Praon*) афидииды (подобно некоторым эвфоринам) заражают тлю, удерживая ее передними ногами (Starý, 1970). Такая особенность заражения хозяина определяет отсутствие каких-либо специальных адаптаций у наездника в строении мандибул, усиков и ног. Как уже было отмечено, для афидиид характерен довольно короткий яйцекладущий аппарат, который зна-

чительно короче брюшка. Дополнительным приспособлением к яйцекладке у некоторых афидиид являются пронги – обычно парные выросты на субгенитальной пластинке брюшка.

В основе принятой нами системы афидиид лежит классификация М. Маккауэра, опубликованная им в 2 работах (Mackauer, 1961a; 1961b). Несмотря на сходный в целом характер обеих вариантов классификации, в первой статье *Trioxys* Hal. и близкие к нему роды обособляются в подсем. *Trioxinae*, а во второй это подсемейство понижено до ранга трибы и перенесено в состав подсем. *Aphidiinae*. Последующие изменения были внесены в эту систему позже (Mackauer, Starý, 1967; Mackauer, 1968), где, в частности, ранг подсем. *Aclitinae* был понижен до трибы в составе *Aphidiinae*. Т. Финлэйсон (Finlayson, 1990) на основании изучения морфологии личинки последнего возраста показала, что трибу *Trioxini* логичнее рассматривать в качестве 4-го самостоятельного подсемейства – наряду с *Ephedrinae*, *Prainaе* и *Aphidiinae*. Личинки триоксин четко отличаются от всех других личинок афидиид наличием гипостомального шипа, а личинки *Aphidiini* в свою очередь дополнительно отличаются от *Trioxini* расширением на дистальном конце стипеального склерита и обычно сильно редуцированным плевростомально-гипостомальным склеритом. Такой подход к триоксинам вполне согласуется с данными Д. О’Доннэлла (O’Donnell, 1989), согласно которому личинки 1-го возраста триоксин и афидиин хорошо отличаются между собой строением мандибул и хетотаксией покровов. Мы вслед за рядом авторами (Finlayson, 1990; Belshaw, Quicke, 1997) принимаем деление афидиид на 4 подсемейства – *Ephedrinae*, *Prainaе*, *Aphidiinae* и *Trioxinae*. В дополнение к уже известным диагностическим особенностям подсемейств мы предлагаем использовать также признак направления и степени изогнутости яйцекладущего аппарата. Ранее было отмечено, что все роды подсем. *Trioxinae* имеют изогнутые книзу стилеты и створки яйцеклада вне зависимости от наличия или отсутствия у них пронгов.

Вместе с тем, у подавляющего большинства видов из подсемейств *Ephedrinae*, *Prainaе* и *Aphidiinae* стилеты и створки яйцеклада изогнуты кверху или прямые. Как и П. Стары (Starý, 1976), исходным для афидиид мы считаем 2-й тип строения яйцеклада (изогнутый кверху или прямой), так как подсемейства *Ephedrinae* и *Prainaе* признаются наиболее древними в афидиидах (Mackauer, Starý, 1967; Belshaw, Quicke, 1997; Smith et al., 1999; Shi, Chen, 2005, и др.). Скорее всего указанная выше особенность строения яйцекладущего аппарата имеет определенное адаптивное значение. Необходимо отметить, что главным отличием между трибами *Trioxini* и *Monoclonini* в составе подсем. *Trioxinae* является наличие у первых из них пронгов брюшка. Согласно П. Стары (Starý, 1970), самка триоксин с пронгами при нанесении укола и откладки яиц на короткое время фиксирует тело заражаемой ею тли между пронгами и створками со стилетом (почти как клешней); стилет яйцеклада в этом случае колет тлю снизу вверх. Для представителей трибы *Monoclonini* адаптивный характер изогнутых книзу створок и стилетов яйцеклада остается пока не вполне ясным.

По-видимому становление афидиид трибы *Trioxini* (*Trioxys*, *Binodoxys* Mack., *Betuloxys* Mack. и др.) стало возможным только после появления преадаптированных к формированию пронгов наездников трибы *Monoclonini* (*Monoclonus* Hal., *Monoclonia* Starý, *Lipolexis*, *Calaphidius* Mack., *Falciconus* Mack., *Harkeria* Cam. и *Quadrictonus* Starý et Remaudière) из того же подсемейства с изогнутым книзу яйцекладущим аппаратом. В этой связи отметим, что роды *Calaphidius*, *Falciconus*, а также некоторые виды *Monoclonus* и *Harkeria* отличаются от представителей трибы *Trioxini* значительно более полным жилкованием переднего крыла.

Примечательно, что сходный механизм фиксации заражаемой тли известен также для *Metaphidius aterrimus* Starý et Sedlag из подсем. *Aphidiinae*. По данным П. Стары (Starý, 1970), метафидиус в момент заражения фиксирует тлю между изогнутым кверху яйцекладущим аппаратом и непарным дорсальным выростом на 6 тергите брюшка, однако в этом случае стилет колет тлю сверху вниз. Остальные представители подсемейств *Aphidiinae*, *Ephedrinae* и *Prainaе* в процессе заражения колют тлю также сверху вниз или прямо.

Пронги у *Trioxini*, а также непарный вырост тергита у *M. aterrimus* несомненно являются эволюционно продвинутыми признаками. Предположение Т. Финлэйсон (Finlayson, 1990) о том, что триоксины относятся к одной из наиболее архаичных групп афидиид, не подтверждается результатами некоторых генетических исследований (Smith et al., 1999).

Предлагаемый здесь подход позволяет по-новому рассмотреть таксономическое положение родов *Calaphidius*, *Protaphidius* Ashmead, *Aclitus*, *Papilloma* Wang и *Toxares* (все эти роды с более

или менее изогнутым книзу стилетом яйцеклада), которое трактуется исследователями неоднозначно. Если принадлежность родов *Calaphidius* и *Papilloma* к подсем. Триохиные почти не вызывает сомнений, то положение родов *Aclitus*, *Protaphidius* и *Toxares* в данном подсемействе еще нуждается в дополнительном изучении.

Согласно Х. Такаде (Takada, 1983), отнесение рода *Protaphidius* к подсем. Aphidiinae основано главным образом на сходном жилковании переднего крыла и представляется искусственным. Заднее крыло *Protaphidius* имеет слабо выраженную возвратную жилку (отсутствующую у большинства других афидиид), а строение брюшка также является уникальным для всего семейства. У самки *Protaphidius* 4-й и последующие сегменты длинные и трубковидные, способны телескопически выдвигаться, удлинняя брюшко более чем в 2 раза. Такой необычный для семейства тип брюшка называется «ложным яйцекладом» и является приспособлением для заражения тлей, находящихся глубоко в трещинах коры или в ходах муравейников. Личинка последнего возраста *Protaphidius* характеризуется (как и триоксины) шипом на гипостомальном склерите. Наконец, с триоксинами этот род сближает расположение летного отверстия в вершинной части мумии, тогда как у *Aphidius* Nees и *Pauesia* Quilis из подсем. Aphidiinae оно находится на дорсальной поверхности мумии (Starý, 1974).

Род *Toxares* традиционно относится к подсем. Ephedrinae главным образом по генерализованному жилкованию переднего крыла. Вместе с тем от остальных эфедрин его отличают дистально сильно расширенные и почти треугольные створки яйцеклада с трехлопастным вершинным краем, которые вместе со стилетом слегка изогнуты книзу. Усики у видов рода *Toxares* 15–23-члениковые, причем как у большинства самок афидиид на 1–2 членика длиннее, чем у самцов (у всех видов рода *Ephedrus* усики у обоих полов исключительно 11-члениковые). По мнению У. Гарденфорса (Gärdenfors, 1986) род *Toxares* по строению вентральной части стебелька, вальвифера 2, а также гонангулюма ближе всего к трибе Триохины.

Как уже отмечалось выше, род *Aclitus* рассматривается в настоящее время в самостоятельной трибе в составе подсем. Aphidiinae, причем Х. Такада (Takada, 1974) предполагает, что Aclitini занимает промежуточное положение между трибами Aphidiini и Триохины. С нашей точки зрения, близость *Aclitus* к Триохины подтверждается также характерной для него изогнутостью яйцекладущего аппарата книзу.

Резумируя все вышеизложенное, необходимо признать, что признак изогнутости яйцекладущего аппарата, предлагаемый здесь для дополнительного обоснования выделения подсемейств в составе афидиид, еще нуждается в дальнейшем исследовании с привлечением материалов максимально возможного числа известных к настоящему времени родов. Представляется важным также изучение размаха внутривидовой изменчивости этого признака, включая корреляцию между изогнутостью створок и стилета. И несомненно рассматриваемый здесь признак может представлять значительный интерес при изучении ископаемых афидиид.

Литература

- Белокобыльский С.А., Тобиас В.И. 2000. Сем. Braconidae // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera*. Владивосток. 4(4): 8-571.
- Тобиас В.И. 1965. Родовые группировки и эволюция подсемейства Euphorinae (Hymenoptera, Braconidae). Часть I // *Энтомологическое обозрение*, 44(4): 841–865.
- Тобиас В.И. 1966. Родовые группировки и эволюция подсемейства Euphorinae (Hymenoptera, Braconidae). Часть II // *Энтомологическое обозрение*, 45(3): 612–633.
- Тобиас В.И. 1967. Вопросы классификации и филогении сем. Braconidae (Hymenoptera) // *Чтения памяти Н.А. Холодковского*. Л.: 3–43.
- Тобиас В.И. 1989. О применении метода филогенетического анализа В. Хенига для построения филогенетического древа семейства Braconidae (Hymenoptera) // *Труды Зоологического института АН СССР*, 202: 67–86.
- Тобиас В.И. 1990. Афидииды и апозигиды в системе ихневмоноидных наездников (Hymenoptera: Ichneutonoidea) // *Успехи энтомологии в СССР. Насекомые перепончатокрылые и чешуекрылые. Материалы 10 съезда ВЭО, Ленинград, 11-15 сентября, 1989*. Л.: 118–120.

- Achterberg C. van. 1984. Essay on the phylogeny of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) // *Entomologische Tijdschrift*, **105**: 41–58.
- Belshaw R., Quicke D.L.J. 1997. A molecular phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **7**(3): 281–293.
- Čapek M. 1965. The classification of Braconidae (Hym.) in relation to host specificity // *Proceedings of the 12th International Congress of Entomology*. London: 98–99.
- Čapek M. 1970. A new classification of the Braconidae (Hymenoptera) based on the cephalic structures of the final instar larva and biological evidence // *The Canadian Entomologist*, **102**: 846–875.
- Finlayson T. 1990. The systematics and taxonomy of final-instar larvae of the family Aphidiidae (Hymenoptera) // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **152**: 3–74.
- Gärdenfors U. 1986. Taxonomic and biological revision of Palearctic *Ephedrus* Hal. (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) // *Entomologica Scandinavica. Supplement*, **27**: 1–95.
- Mackauer M. 1961a. Zur frage der Wirtsbindung der Blattlaus Schlupfwespen (Hymenoptera, Aphidiidae) // *Zeitschrift fuer Parasitenkunde*, **20**: 576–591.
- Mackauer M. 1961b. Die Gattungen der Familie Aphidiidae und ihre verwandtschaftliche Zuordnung (Hymenoptera, Ichneumonoidea) // *Beiträge zur Entomologie*, **11**(7/8): 792–803.
- Mackauer M. 1968. Hymenopterorum Catalogus. Pars 3. Aphidiidae. The Hague: W. Junk B.V. 103 p.
- Mackauer M., Starý P. 1967. World Aphidiidae (Hymenoptera, Ichneumonoidea). Index of entomophagous insects. 2. Paris: Le François. 195 p.
- O'Donnell D.J. 1989. A morphological and taxonomic study of first instar larvae of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) // *Systematic Entomology*, **14**: 197–219.
- Shi M., Chen X. 2005. Molecular phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) based on DNA sequences of 16S rRNA, 18S rDNA and ATPase 6 genes // *European Journal of Entomology*, **102**: 133–138.
- Smith P.T., Kambhampati S., Vökl W., Mackauer M. 1999. A phylogeny of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) inferred from mitochondrial NADH 1 dehydrogenase gene sequence // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **11**(2): 236–245.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. Series Entomologica, 6. The Hague: W. Junk B.V. 643 p.
- Starý P. 1974. The emergence hole of aphid parasites (Hymenoptera, Aphidiidae): its significance in a natural system // *Acta entomologica bohemoslovaca*, **71**: 209–216.
- Starý P. 1976. External female genitalia of the Aphidiidae (Hymenoptera) // *Acta entomologica bohemoslovaca*, **73**(2): 102–112.
- Takada H. 1974. Description of a new species and notes on the systematic position of the genus *Aclitus* (Hymenoptera, Aphidiidae) // *Kontyû*, **42**(3): 283–292.
- Takada H. 1983. Redescription and biological notes on *Protaphidius nawaii* (Ashm.) (Hymenoptera, Aphidiidae) // *Kontyû*, **51**(1): 112–121.

Пчелы подсемейства *Nomadinae* (Hymenoptera: Apidae) Восточной Палеарктики

М.Ю. Прощалыкин

The bees of subfamily *Nomadinae* (Hymenoptera: Apidae) of the Eastern Palaearctic Region

M. Yu. Proshchalykin

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022 Россия.

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022 Russia.
E-mail: proshchalikin@biosoil.ru

Резюме. Приводится список 103 видов пчел из 6 родов подсем. *Nomadinae* Восточной Палеарктики. Обсуждаются особенности распространения и биогеографии *Nomadinae* в регионах Восточной Палеарктики.

Ключевые слова. Клептопаразиты, фауна, распространение, биогеография.

Abstract. The list of 103 species of 6 genera of subfamily *Nomadinae* from Eastern Palaearctic is given. The patterns of *Nomadinae* diversity and biogeography in the Eastern Palaearctic regions are discussed.

Key words. Cleptoparasites, fauna, diversity, biogeography.

Введение

В мировой фауне из 17 тыс. видов пчел (425 родов) на долю полностью паразитического подсем. *Nomadinae* Latreille (единственного среди пчел) приходится более 1230 видов из 32 родов (Michener, 2007). Переход пчел к паразитизму начался уже на ранних этапах их эволюции, о чем свидетельствует высокая морфологическая обособленность *Nomadinae* от предков (трибы *Echomelorsini* в сем. *Apidae*) и сильная внутренняя дифференциация – 10 триб, 32 рода и 34 подрода и групп видов. *Nomadinae* перешли к паразитированию в гнездах неродственных пчел из различных семейств (*Colletidae*, *Andrenidae*, *Halictidae*, *Apidae*), оказывая сильное влияние на большинство гнездостроящих видов (табл. 1). Для всех *Nomadinae* характерен «номадный» тип клептопаразитизма, когда самка паразита откладывает яйцо в ячейку, не вступая в конфликт с хозяйкой и не трогая ее потомства. При этом яйца паразита помещаются либо еще в период заполнения ячейки кормом, когда хозяйка находится на фуражировке, либо после запечатывания ячейки хозяйкой (Радченко, Песенко, 1994).

В Восточной Палеарктике подсем. *Nomadinae* изучено весьма неравномерно. Наиболее полные данные имеются для Японии и отчасти для Восточной Сибири и Дальнего Востока России, сведения же по остальным регионам очень скудные.

Первым видом *Nomadinae*, описанным с территории Восточной Палеарктики (“Hiogo”, Хонсю, Япония), был *Nomada japonica* (Smith, 1873). Всего за 137-летнюю историю изучения 15 авторами отсюда было описано 107 таксонов *Nomadinae*, из которых в настоящее время признаются валидными лишь 46. Наиболее заметный вклад в изучение фауны *Nomadinae* внес К. Цунеки (К. Tsuneki), который описал 65 новых видов и подвидов из Японии, Северо-Восточного Китая и Южной Кореи (Tsuneki, 1973, 1975, 1976a, 1976b, 1986). Однако, после поведенных ревизий только 24 его названия остались валидными (Mitai et al., 2003; Mitai, Tadauchi, 2004, 2005, 2006; 2007; Mitai et al., 2008b).

Материал и методика

В основу работы положены фондовые коллекции Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток; далее – БПИ), Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; далее – ЗИН), Зоологического музея МГУ (Москва; далее – ЗММГУ), Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ; далее – ИОЭБ), Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск; далее – ИСЭЖ), Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев; далее – ИЗНАНУ) и многочисленные литературные источники по фауне, таксономии и систематике пчел подсем. *Nomadinae*. Общая система пчел дана по Ч. Миченеру (Michener, 2007). Статистическая обработка данных проведена с использованием программы PAST, версия 1.57 (Hammer et al., 2006) (метод UPGMA). В качестве меры сходства использован коэффициент Чекановского-Сьеренсена. Ареалогический анализ проведен по схеме разделения Палеарктики, предложенной А.П. Семеновым-Тянь-Шанским (1935).

Восточная Палеарктика рассматривается здесь как часть Азии, расположенная на восток примерно от 90° в.д. и на север от 32° (в Японии) – 35° (в Китае) с.ш. и включающая Восточную Сибирь (к востоку от Енисея и Тувы), Дальний Восток России, Монголию, Северный и Северо-Восточный Китай, п-ов Корею и Японию (кроме архипелага Рюкю).

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в фауне Восточной Палеарктики выявлено 103 вида пчел из 6 родов и 5 триб подсем. *Nomadinae*: *Nomadini* Latreille – *Nomada* Scopoli, 1770 (84 вида); *Epeolini* Robertson – *Triepeolus* Robertson, 1901 (1 вид), *Epeolus* Latreille, 1802 (12 видов); *Ammobatoidini* Michener – *Ammobatoides* Radoszkowski, 1867 (2 вида); *Blastini* Linsley et Michener – *Blastes* Panzer, 1806 (2 вида); *Ammobatini* Handlirsch – *Pasites* Jurine, 1807 (2 вида).

Наибольшим числом видов представлен род *Nomada* (мировая фауна включает около 800 видов), который составляет около 2/3 всех *Nomadinae* в мировой и локальных фаунах (Alexander, Schwarz, 1994). Представители рода распространены на всех континентах (кроме Антарктиды), но наиболее представительны в Северном Полушарии. Большинство видов паразитируют на *Andrena* F., некоторые виды используют в качестве хозяев отдельные виды *Halictidae*, *Melittidae*, *Colletidae* и *Apidae* (табл. 1). Вследствие большого объема рода многими исследователями предпринимались попытки выделить в роде *Nomada* подродовые группировки, число которых насчитывало более десятка названий. В 1986 г. Р. Снеллинг (Snelling, 1986) разделил род *Nomada* на 3 рода: *Centrias* Robertson, *Hypochrotaenia* Holmberg и *Nomada* (включающий 9 подродов). Но в 1994 г. Б. Александер (Alexander, 1994) на основании кладистического анализа выделил в роде *Nomada* 16 групп видов: *gigas*, *integra*, *adducta*, *vincta*, *odontophora*, *vagana*, *roberjeotiana*, *erigeronis*, *ruficornis*, *armata*, *bel-fragei*, *superba*, *basalis*, *bifasciata*, *trispinosa*, *furva*. В настоящее время большинство авторов придерживаются подобной классификации, в том числе и Ч. Миченер (Michener, 2007).

В Восточной Палеарктике пчелы подсем. *Nomadinae* (табл. 2) наиболее богато представлены в фауне Японии – 54 вида из 4 родов (Yasumatsu, 1933; Hirashima, Nagase, 1981; Tadauchi, Schwarz, 1999; Mitai et al., 2003; Mitai, Tadauchi, 2004, 2005, 2006, 2007; Mitai et al., 2008b). Для Корейского полуострова отмечено 23 вида из 2 родов (Yasumatsu, 1933; Tsuneki, 1986; Mitai, Tadauchi, 2007; Mitai et al., 2008a). Всего 12 видов из 4 родов известно для Северо-Восточного и Восточного Китая (Попов, 1934; Alexander, Schwarz, 1994) и только 7 видов из рода *Nomada* – для Монголии

Таблица 1. Пчелы-клептопаразиты подсем. Nomadinae и их хозяева.

Клептопаразит	Хозяин
<i>Nomada Scopoli</i>	<i>Andrena Fabricius, Panurgus Panzer</i> (Andrenidae); <i>Halictus Latreille, Lasioglossum Curtis, Lipotriches Gerstaecker</i> (Halictidae); <i>Melitta Kirby</i> (Melittidae); <i>Colletes Latreille</i> (Colletidae); <i>Eucera Scopoli</i> (Apidae)
<i>Triepeolus Robertson</i>	<i>Eucera Scopoli, Anthophora Latreille</i> (Apidae)
<i>Epeolus Latreille</i>	<i>Colletes Latreille</i> (Colletidae)
<i>Ammobatoides Radoszkowski</i>	<i>Melitturga Latreille</i> (Andrenidae)
<i>Biastes Panzer</i>	<i>Dufourea Lepeletier</i> (Halictidae)
<i>Pasites Jurine</i>	<i>Nomiapis Cockerell</i> (Halictidae)

Примечание. Указаны только хозяева, распространенные в Восточной Палеарктике.

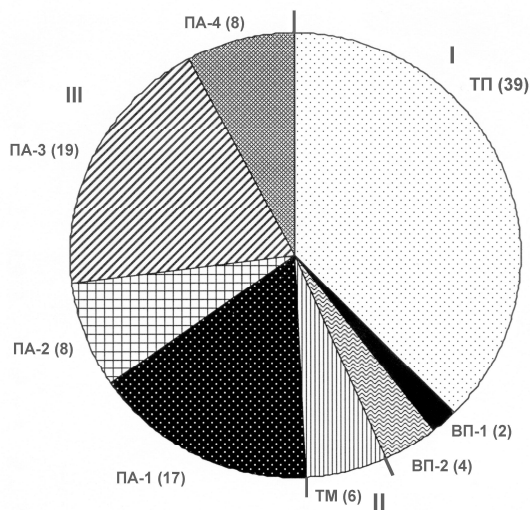


Рис. 1. Распределение видов подсем. Nomadinae Восточной Палеарктики по типам ареалов. I-III – комплексы ареалов (обозначение см. в тексте); в скобках указано число видов.

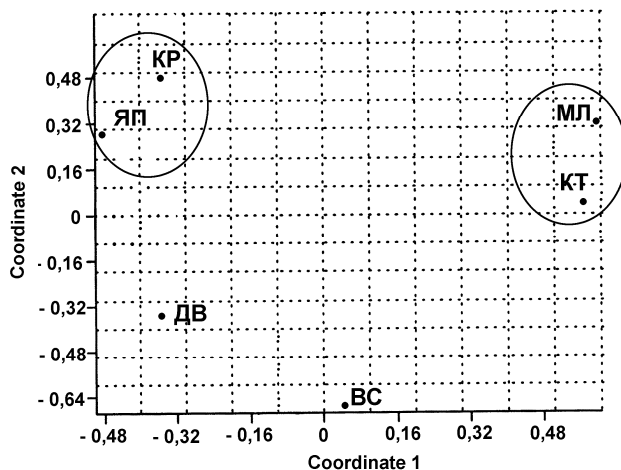


Рис. 2. Ординация фаун Nomadinae регионов Восточной Палеарктики в пространстве двух основных координат. Сокращения как в табл. 2.

Таблица 2. Распределение пчел подсем. *Nomadinae* по регионам Восточной Палерктики и их ареалы.

	BC	ДВ	МЛ	КТ	КР	ЯП	АРЕАЛ
<i>Nomada abtana</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. albidemaculata</i> Łoziński, 1922	●	–	–	–	–	–	ВП-2
<i>N. alboguttata</i> Herrich-Schäffer, 1839	–	●	–	–	–	●	ТП
<i>N. amurensis</i> Radoszkowski, 1876	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. arasiana</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. asojuana</i> Tsuneki, 1976	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. aswensis</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. calloptera</i> Cockerell, 1918	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. castellana</i> Dusmet, 1913	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. comparata</i> Cockerell, 1911	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. dybovskij</i> Radoszkowski, 1876	●	–	–	–	–	–	ВП-2
<i>N. ecarinata</i> Morawitz, 1888	●	●	●	●	–	●	ТП
<i>N. errans</i> Lepeletier, 1841	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. esana</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	●	●	ПА-1
<i>N. fabriciana</i> (Linnaeus, 1767)	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. fervens</i> Smith, 1873	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. flavoguttata</i> (Kirby, 1802)	●	●	–	–	●	●	ТП
<i>N. flavopicta</i> (Kirby, 1802)	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. fukuiana</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. fulvicornis</i> Fabricius, 1793	●	●	–	–	–	●	ТП
<i>N. furva</i> Panzer, 1798	–	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. fusca</i> Schwarz, 1986	●	●	–	–	–	●	ТП
<i>N. galloisi</i> Yasumatsu et Hirashima, 1953	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. ginran</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	●	●	ПА-1
<i>N. goodeniana</i> (Kirby, 1802)	●	–	–	●	–	–	ТП
<i>N. guttulata</i> Schenck, 1861	–	●	–	–	–	●	ТП
<i>N. hackoda</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. hakonensis</i> Cockerell, 1911	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. hakusana</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. hammarstroemi</i> Morawitz, 1888	●	–	–	–	–	–	ВП-1
<i>N. hananoi</i> Yasumatsu et Hirashima, 1952	–	–	–	●	–	–	ПА-2
<i>N. harimensis</i> Cockerell, 1914	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. icazti</i> Tsuneki, 1976	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. issikii</i> Yasumatsu, 1939	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. japonica</i> Smith, 1873	–	●	–	●	●	●	ПА-1
<i>N. kaguya</i> Hirashima, 1953	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. kinosukei</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. koikensis</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. koreana</i> Cockerell, 1926	–	–	–	–	●	–	ПА-2
<i>N. lathburiana</i> (Kirby, 1802)	●	–	–	●	–	–	ТП
<i>N. leucophthalma</i> (Kirby, 1802)	●	●	–	–	–	●	ТП
<i>N. maculifrons</i> Smith, 1869	–	●	–	–	●	●	ТП
<i>N. margelanica</i> Schwarz, 1987	●	–	–	–	–	–	ТМ
<i>N. mitaii</i> Proshchalykin, 2010	●	●	●	–	–	–	ТМ
<i>N. moeschleri</i> Alfken, 1913	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. montverna</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. mutabilis</i> Morawitz, 1871	●	–	–	–	–	–	ТП

Таблица 2. Продолжение.

	BC	ДВ	МЛ	КТ	КР	ЯП	АРЕАЛ
<i>N. nipponica</i> Yasumatsu et Hirashima, 1951	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. obscura</i> Zetterstedt, 1838	–	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. obtusifrons</i> Nylander, 1848	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. okamotoi</i> Matsumura, 1912	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. okubira</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. opaca</i> Alfken, 1913	●	●	–	–	●	–	ТП
<i>N. pacifica</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	●	●	ПА-1
<i>N. palmeni</i> Morawitz, 1888	●	●	–	–	–	–	ВП-1
<i>N. panzeri</i> Lepeletier, 1841	●	●	–	–	●	●	ТП
<i>N. pekingensis</i> Tsuneki, 1986	–	–	–	●	–	–	ПА-2
<i>N. planifrons</i> Łoziński, 1922	●	●	–	–	–	–	ВП-2
<i>N. posthuma</i> Blüthgen, 1949	–	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. pulawskii</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. pulchra</i> Arnold, 1888	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. pyrifer</i> Cockerell, 1918	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. roberjeotiana</i> Panzer, 1799	●	●	●	–	●	●	ТП
<i>N. ruficornis</i> (Linnaeus, 1758)	●	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. rufipes</i> Fabricius, 1793	●	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. rufohirta</i> Morawitz, 1894	●	–	●	–	–	–	ТМ
<i>N. sabaensis</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. setteri</i> Proshchalykin, 2010	–	●	–	–	–	–	ПА-2
<i>N. sexfasciata</i> Panzer, 1799	●	●	–	–	●	–	ТП
<i>N. shirakii</i> Yasumatsu et Hirashima, 1951	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. shoyozana</i> Tsuneki, 1986	–	–	–	–	●	–	ПА-2
<i>N. silvicola</i> Tsuneki, 1973	–	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>N. stigma</i> Fabricius, 1804	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. striata</i> Fabricius, 1793	●	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. succincta</i> Panzer, 1798	–	●	–	–	–	–	ТП
<i>N. taicho</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. temmasana</i> Tsuneki, 1986	–	–	–	–	●	●	ПА-4
<i>N. tenella</i> Mocsáry, 1883	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>N. thoracica</i> Morawitz, 1880	–	–	●	–	–	–	ТМ
<i>N. tiendang</i> Tsuneki, 1986	–	–	–	●	–	–	ПА-2
<i>N. towada</i> Tsuneki, 1973	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>N. trispinosa</i> Schmiedeknecht, 1882	–	–	●	●	–	–	ТП
<i>N. yanoi</i> Tsuneki, 1973	–	–	●	–	–	●	ПА-1
<i>N. zonata</i> Panzer, 1798	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>Tripeolus ventralis</i> (Meade-Waldo, 1913)	●	●	–	●	–	●	ПА-1
<i>Epeolus coreanus</i> Yasumatsu, 1933	–	●	–	–	●	●	ПА-1
<i>E. cruciger</i> (Panzer, 1799)	●	●	–	–	–	–	ТП
<i>E. japonicus</i> Bishoff, 1930	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>E. ishikawai</i> Tadauchi et Schwarz, 1999	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>E. formosus</i> Yasumatsu, 1932	–	–	–	–	●	–	ПА-2
<i>E. laticaudata</i> Bischoff, 1930	●	–	–	–	–	–	ТМ
<i>E. melectiformis</i> Yasumatsu, 1938	●	●	–	–	–	●	ПА-1
<i>E. nudiventris</i> Bischoff, 1930	●	–	–	–	–	–	ТМ
<i>E. sibiricus</i> Radoszkowski, 1887	–	●	–	–	–	–	ВП-2
<i>E. tarsalis</i> Morawitz, 1874	●	●	–	–	●	●	ТП

Таблица 2. Окончание.

	BC	ДВ	МЛ	КТ	КР	ЯП	АРЕАЛ
<i>E. tsushimensis</i> Cockerell, 1926	–	–	–	–	–	●	ПА-3
<i>E. variegatus</i> (Linnaeus, 1758)	●	–	–	–	–	–	ТП
<i>Ammobatoides abdominalis</i> (Eversmann, 1852)	●	–	–	●	–	–	ТП
<i>Ammobatoides</i> sp.*	●	●	–	●	–	–	ПА-1
<i>Biastes popovi</i> Proshchalykin et Lelej, 2004	–	●	–	–	–	–	ПА-2
<i>B. truncatus</i> (Nylander, 1848)	●	●	–	–	–	–	ТП
<i>Pasites esakii</i> Popov et Yasumatsu, 1935	–	●	–	●	–	●	ПА-1
<i>P. maculatus</i> Jurine, 1807	●	●	–	–	–	–	ТП

Примечание. BC – Восточная Сибирь, ДВ – Дальний Восток России, МЛ – Монголия, КТ – Северо-Восточный и Северный Китай, КР – полуостров Корея, ЯП – Япония (кроме архипелага Рюкю). * – таксономический статус этого вида рассмотрен в отдельной статье, см. Прошчалыкин, Лелей, 2010.

(Proshchalykin, Lelej, 2010). На Дальнем Востоке России зарегистрировано 45 видов из 6 родов (Proshchalykin, Lelej, 2004, 2010; Прошчалыкин, 2007; Прошчалыкин, Квест, 2009; Quest, 2009), а в Восточной Сибири – 44 вида из 6 родов (Прошчалыкин, 2009а, 2009б; Прошчалыкин, Купянская, 2009).

Для характеристики общего распространения видов на основе схемы разделения Палеарктики, предложенной А.П. Семеновым-Тянь-Шанским (1935), было выделено 8 типов ареалов, образующих 3 комплекса. К бореальному комплексу (I) отнесены транспалеарктические (ТП) и восточнопалеарктические виды. Среди последних выделены две группы: широко распространенные восточнопалеарктические (ВП-1) (встречающиеся от Тихого океана на запад до Алтая и Урала) и восточносибирские (ВП-2) (известные из Якутии и российского Дальнего Востока в пределах таёжной зоны) виды. Центральноеазиатский комплекс (II) представлен турано-монгольскими видами (ТМ), распространенными преимущественно в аридных районах Монголии и Китая. Восточноазиатский комплекс (III) образуют широко распространенные палеархеоарктические (ПА-1) (известные от юга Дальнего Востока до Японии и Южного Китая) и маньчжурские (ПА-2) (ареал которых занимает юг континентальной части российского Дальнего Востока, Северный Китай и Корею) виды, островные эндемики (ПА-3) (сахалино-курило-японские виды) и японо-корейские виды (ПА-4). В целом для фауны пчел Восточной Палеарктики характерно преобладание видов восточноазиатского комплекса (50.5 % от выявленного видового состава), причем основу его составляют эндемики японских островов (18.4 %) и широко распространенные палеархеоарктические виды (16.5 %) при значительном участии маньчжурских (7.8 %) и японо-корейских (7.8 %) видов. Среди бореального комплекса (43.7 %) преобладают транспалеарктические виды (37.9 %), тогда как восточнопалеарктические и восточносибирские составляют всего 1.9 % и 3.9 % соответственно. Выходцев из аридных районов Центральной Азии немного – турано-монгольские виды составляют всего 5.8 %.

Многие восточноазиатские виды *Nomadinae* являются локальными эндемиками, что объясняется их паразитированием на эндемичных видах пчел-хозяев и отчасти слабой изученностью сопредельных территорий. Использование метода ординации (рис. 2) выявило в Восточной Палеарктике 2 группы фаун: японо-корейскую и монголо-китайскую. Фауны Дальнего Востока России и Восточной Сибири обособляются от сложившихся групп, по-видимому, за счет наличия большого числа транспалеарктических видов и незначительного числа локальных эндемиков.

К настоящему времени в Восточной Палеарктике относительно хорошо изученной является только фауна *Nomadinae* Японии, в остальных регионах при дальнейшем изучении число известных видов существенно увеличится, в том числе и за счет описания новых для науки таксонов.

Благодарности

Автор искренне признателен кураторам энтомологических коллекций: Ю.А. Песенко, С.А. Белокобыльскому, Ю.В. Астафуровой (ЗИН), А.В. Антропову (ЗММГУ), В.В. Дубатолову (ИСЭЖ), С.Г. Рудых (ИПЭБ) и А.Г. Котенко (ИЗНАНУ) за предоставленный для изучения материал, Т.В.

Левченко (Государственный Дарвиновский музей, Москва), М. Квесту (Dr. M. Quest, Institut für Landschaftsökologie, Münster, Germany) и К. Митаи (Dr. K. Mitai, Entomological Laboratory, Kyushu University, Fukuoka, Japan) за помощь в получении необходимой литературы, А.С. Лелею за критическое редактирование рукописи. Работа частично поддержана грантами РФФИ № 08–04–00184 и ДВО РАН № 09–III–А–06–174, № 09–I–П23–09.

Литература

- Попов В.В. 1934. О паразитических пчелах группы рода *Biastes* Panz. (Hymenoptera, Nomadidae) // *Труды Зоологического института АН СССР*, **2**(1): 51–75.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. 1994. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). СПб.: ЗИН РАН СССР. 350 с.
- Прощалыкин М.Ю. 2007. Сем. Apidae – Апиды // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. Владивосток. **4**(5): 897–908.
- Прощалыкин М.Ю. 2009а. Длиннохоботковые пчелы (Hymenoptera, Apoidea: Megachilidae, Apidae) Забайкалья // *Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина. Серия: биология*, **856**(9): 136–142.
- Прощалыкин М.Ю. 2009б. Пчелы-клептопаразиты семейства Apidae (Hymenoptera, Apoidea) Восточной Сибири и Дальнего Востока России // *Евразийский энтомологический журнал*, **8**(2): 237–244.
- Прощалыкин М.Ю., Квест М. 2009. Секция Apiformes – Пчелы // *Насекомые Лазовского заповедника*. Владивосток: 238–250.
- Прощалыкин М.Ю., Купянская А.Н. 2009. Пчелы семейства Apidae (Hymenoptera, Apoidea) Забайкалья // *Евразийский энтомологический журнал*, **8**(1): 59–68.
- Прощалыкин М.Ю., Лелей А.С. 2010. К познанию рода *Ammobatoides* Radoszkowski 1867 (Hymenoptera: Apidae) // *Чтения памяти А.И. Куренцова*. Владивосток, **21**: 67–70.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // *Труды Зоологического института*, **2**(2/3): 397–410 + карта.
- Alexander B.A. 1994. Species-groups and cladistic analysis of the cleptoparasitic bee genus *Nomada* (Hymenoptera, Apoidea) // *The University of Kansas Science Bulletin*, **55**: 175–238.
- Alexander B.A., Schwarz M. 1994. A catalog of the species of *Nomada* (Hymenoptera: Apoidea) of the world // *The University of Kansas Science Bulletin*, **55**: 239–270.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2006. Paleontological statistics. Version 1.57. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hirashima Y., Nagase H. 1981. New or little known bees of Japan (Hymenoptera, Apoidea). III. *Pasites esakii*, a genus and species new to Japan // *Esakia*, **17**: 49–52.
- Michener, Ch.D. 2007. The bees of the world. Baltimore: John Hopkins University Press. Second edition. 953 p.
- Mitai K., Celary W., Tadauchi O. 2008a. Records of cleptoparasitic bees from North Korea, with a redescription of *Nomada shoyozana* Tsuneki, 1983 // *Esakia*, **48**: 19–23.
- Mitai K., Hirashima Y., Tadauchi O. 2003. A systematic study of the *roberjeotiana* species group of the genus *Nomada* in Japan (Hymenoptera, Apidae) // *Japanese Journal of Systematic Entomology*, **9**: 297–318.
- Mitai K., Schwarz M., Tadauchi O. 2008b. Redescriptions and taxonomic positions of three little-known species of the genus *Nomada* (Hymenoptera, Apidae) // *Japanese Journal of Systematic Entomology*, **14**: 107–119.
- Mitai K., Tadauchi O. 2004. Taxonomic notes on the *bifasciata* species group of the genus *Nomada* (Hymenoptera: Apidae) in Japan // *Esakia*, **44**: 91–101.
- Mitai K., Tadauchi O. 2005. Systematic notes on the *basalis* and *trispinosa* species group of the genus *Nomada* (Hymenoptera: Apidae) in Japan // *Japanese Journal of Systematic Entomology*, **114**: 1–10.
- Mitai K., Tadauchi O. 2006. Taxonomic notes on Japanese species of the *Nomada furva* species group (Hymenoptera: Apidae) // *Entomological Sciences*, **9**: 239–246.
- Mitai K., Tadauchi O. 2007. Taxonomic study of the Japanese species of the *Nomada ruficornis* species group (Hymenoptera, Apidae) with remarks on Japanese fauna of the genus *Nomada* // *Esakia*, **47**: 25–167.
- Proshchalykin M.Yu., Lelej A.S. 2004. New and little known bees (Hymenoptera, Colletidae, Apidae) from the Russian Far East // *Far Eastern entomologist*, **136**: 1–10.

- Proshchalykin M. Yu., Lelej A. S. 2010. Review of the *Nomada roberjeotiana* species-group (Hymenoptera: Apidae) of Russia, with description of new species // *Zootaxa*, **2335**: 1–15.
- Quest M. 2009. Artbestand, Ökologie und Habitattwahl von Bienen ausgewählter Offenlebensräume im Lazovski Zapovednik (Ferner Osten Russland) (Hymenoptera, Apiformes) // *Entomofauna*, **15**(Suppl.): 1–357.
- Smith F. 1873. Descriptions of aculeate Hymenoptera of Japan, collected by Mr. George Lewis at Nagasaki and Hiogo // *Transactions of the Entomological Society of London*, **1873**: 181–206.
- Snelling R. R. 1986. Contributions toward a revision of the new world nomadine bees: A partitioning of the genus *Nomada* // *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, **376**: 1–32.
- Tadauchi O., Schwarz M. 1999. A new species of the genus *Epeolus* from Japan (Hymenoptera, Anthophoridae) // *Esakia*, **39**: 47–51.
- Tsuneki K. 1973. Studies on *Nomada* of Japan (Hym., Apidae) // *Etizenia*, **66**: 1–141.
- Tsuneki K. 1975. Corrigenda and addenda to the studies on *Nomada* of Japan // *Kontyû*, **43**: 463–477.
- Tsuneki K. 1976a. New species of the genus *Nomada* Scopoli in Japan // *Kontyû*, **44**: 49–64.
- Tsuneki K. 1976b. Additions to the *Nomada*-fauna of Japan // *Kontyû*, **44**: 150–158.
- Tsuneki K. 1986. New species and subspecies of the Aculeate Hymenoptera from East Asia with some synonyms, specific remarks and distributional data // *Special Publication of the Japan Hymenopterists Association*, **32**: 1–60.
- Yasumatsu K. 1933. Die Schmuckbienen (*Epeolus*) Japans (Hymenoptera, Melectidae) // *Transactions of the Kansai Entomological Society*, **4**: 1–6. + 3 pl.

Обзор рода *Batakomacrus* Kolarov, 1986 (Hymenoptera: Ichneumonidae, Orthocentrinae) с описанием новых видов

А.Э. Хумала

Review of the genus *Batakomacrus* Kolarov, 1986 (Hymenoptera: Ichneumonidae, Orthocentrinae) with description of new species

A.E. Humala

Институт леса Карельского НЦ РАН, ул. Пушкинская 11, Петрозаводск 185910, Россия.

Forest Research Institute, Karelian Research Centre RAS, Pushkinskaya St. 11, Petrozavodsk 185910, Russia.

E-mail: humala@krc.karelia.ru

Резюме. Рассмотрен род *Batakomacrus* Kolarov, в котором описывается 5 новых видов: *B. karelicus* sp. n., *B. sylvicola* sp. n. и *B. subarcticus* sp. n. из Карелии, *B. mongolicus* sp. n. из Монголии и *B. hidalgo* sp. n. из Мексики. Составлена определительная таблица всех известных видов. Для *B. caudatus* (Holmgren) приводятся новые данные по распространению.

Ключевые слова. Таксономия, наездники-ихневмониды, паразитоиды, *Batakomacrus*, новые виды.

Abstract. The genus *Batakomacrus* Kolarov is reviewed and five new species are described: *B. karelicus* sp. n., *B. sylvicola* sp. n. and *B. subarcticus* sp. n. from Karelia, *B. mongolicus* sp. n. from Mongolia and *B. hidalgo* sp. n. from Mexico. Key to all species of *Batakomacrus* is provided. The new data on distribution of *B. caudatus* (Holmgren) is given.

Key words. Taxonomy, ichneumon wasps, parasitoid, *Batakomacrus*, new species.

Введение

Род *Batakomacrus* Kolarov был описан в подсем. Orthocentrinae из Болгарии с единственным видом *B. crassicaudatus* Kolarov (Kolarov, 1986). Недавно род был ревизован Г. Бродом (Broad, 2010) с перенесением туда 2 видов из рода *Stenomacrus* Förster [*S. caudatus* (Holmgren, 1858) и *S. flaviceps* (Gravenhorst, 1829)] и установления синонимии для *B. crassicaudatus* Kolarov. Также в этой статье им был описан новый вид из Великобритании *B. noyesi* Broad и составлена определительная таблица для всех известных видов. Данный род выделяется автором на основе следующих синапоморфий: самки имеют своеобразное «коленчатое» строение яйцеклада, который в покое сложен и втянут большей частью внутрь метасомы так, что его основание находится далеко от вершины метасомы; между нижним краем глаза и основаниями мандибул развита узкая и глубокая субокулярная бороздка в отличие от довольно широкой и скульптурированной субокулярной полоски многих других представителей подсемейства. Помимо этих признаков для *Batakomacrus* характерны следующие плезиоморфные признаки: зеркальце переднего крыла выражено (жилка *3rs-m* разви-

та), нервеллюс в заднем крыле надломлен, мандибулы с видимым спереди нижним зубцом. Распространен род в Голарктике, где отмечен помимо Болгарии и Великобритании, также во многих странах Западной и Средней Европы, а также на северо-западе европейской России, в Азербайджане и Канаде (Yu et al. 2005; Broad, 2010). На территории России *B. caudatus* (Holmgren) ранее отмечался из окрестностей Санкт-Петербурга (Мейер, 1936).

Материал и методы

Обработан материал из следующих коллекций: Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург (ЗИН); Карельский научный центр РАН, Петрозаводск (КарНЦ); Zoological Museum of the Lund University, Sweden (MZLU); Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm, Sweden (NHRS); Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, Mexico (UAT); University of Oslo, Zoological Museum Oslo, Norway (ZMUN).

Типы новых видов хранятся в коллекциях Зоологического института РАН, Карельского НЦ РАН и в Университете штата Тамаулипас. Звездочкой (*) отмечены страны и регионы, для которых распространение указано впервые.

Результаты и обсуждение

Следует заметить, что существующая система Orthocentrinae s. str. (триба Orthocentrini), предложенная Таунсом (Townes, 1971) и сохранившаяся на сегодня практически в неизменном виде, недостаточно хорошо разработана. Главным образом это касается 3 родов, обладающих развитым эпикнемиальным валиком: *Stenomacrus* Förster, *Chilocyrtus* Townes и *Batakamacrus* Kolarov. Род *Picrostigeus* Förster, также имеющий эпикнемиальный валик, отличается от них по наличию длинного и прямого яйцевода, ножны которого опушены по всей длине и не имеют гибкой и узкой голой базальной части, а также наличием нижнего зубца мандибул, зеркальцем в переднем крыле и укороченными тергитами самки.

Крупный род *Stenomacrus* включает 72 вида, описанных в основном из Северной Европы (Yu et al., 2005). Большинство этих наездников имеет мелкие размеры (отдельные виды менее 2 мм в длину) и морфологически слабо различимы, а многочисленная фауна тропиков еще практически не исследована. Ревизия, проведенная Обером (Aubert, 1981), пока не решила большинства существующих проблем, и группа нуждается в дальнейшем глубоком изучении.

Все отличительные признаки, используемые для диагностики *Stenomacrus* в ключе родов ортоцентрин (Townes, 1971) и все указанные Бродом диагностические признаки для рода *Batakamacrus* (Broad, 2010) не являются аутопоморфными, поскольку встречаются в различных сочетаниях в других родах трибы Orthocentrini. Так, свойственный *Batakamacrus* коленчатый яйцевод, убранный в покое внутрь метасомы, представлен также у ряда видов *Stenomacrus*, а именно у *S. exserens* (Thomson), *S. molestus* (Holmgren), *S. vifer* (Holmgren) и др., но они не обладают прочими признаками, характерными для *Batakamacrus* (замкнутое зеркальце в переднем крыле, узкая субокулярная бороздка и наличие видимого спереди нижнего зубца мандибул). С другой стороны, узкая и глубокая субокулярная бороздка встречается также среди *Chilocyrtus* и у некоторых представителей *Stenomacrus*. Наличие плезиоморфного замкнутого зеркальца в переднем крыле является также характерным признаком рода *Picrostigeus* и ряда видов из рода *Stenomacrus*. Изучение африканского и особенно мексиканского материала по фауне подсемейства также показало отсутствие четких морфологических различий между родами *Stenomacrus* и *Chilocyrtus*, что не позволяет с уверенностью разделять эти два рода.

Своеобразное строение яйцевода *Batakamacrus*, его способность складываться и втягиваться в состоянии покоя внутрь метасомы и выраженная «телескопичность» апикальных сегментов метасомы свидетельствуют о высокой специализации, направленной на заражение труднодоступных хозяев. По сравнению с видами рода *Picrostigeus*, обладающими длинным яйцеводом, эволюционные преобразования у *Batakamacrus* пошли не по пути удлинения яйцевода, а по пути изменению механизма его работы, когда яйцевод в рабочем состоянии может раскладываться, что

значительно увеличивает его длину. В совокупности со способностью телескопирования апикальных сегментов метасомы такое строение яйцеклада может дать определенный выигрыш при заражении скрытоживущих хозяев по сравнению с традиционным способом (удлиненным стилетом яйцеклада). К сожалению, сведений по биологии и хозяевам *Batakomacrus* нет. Однако, судя по данным для других родов ортоцентрин, его потенциальные хозяева могут принадлежать к длинноусым двукрылым из надсем. Sciaroidea, развивающимся в плодовых телах грибов-макромицетов.

Таксономическая часть

Род *Batakomacrus* Kolarov, 1986

Типовой вид: *Batakomacrus crassicaudatus* Kolarov, 1986 = *Orthocentrus caudatus* Holmgren, 1858.

Определительная таблица видов *Batakomacrus* Kolarov (самки)

1. Темя с желтыми пятнами *B. flaviceps* (Grav.)
- Темя без желтых пятен 2
2. Яйцеклад длинный, более или менее прямой, его ножны не короче задних голеней (рис. 5, 6) 3
- Яйцеклад сравнительно короткий, равномерно изогнут кверху, его ножны значительно короче задних голеней (рис. 1, 3, 11) 4
3. Яйцеклад короче, расширенная апикальная часть его ножен заметно короче 1-го членика задней лапки; проподоум в профиль угловатый, его апикальная часть вогнута (рис. 8); в жгутике 20 члеников *B. karelicus* sp. n.
- Яйцеклад длиннее, расширенная апикальная часть его ножен приблизительно равна по длине 1-му членику задней лапки; проподоум в профиль округло-выпуклый (рис. 7); в жгутике 22–24 членика *B. subarcticus* sp. n.
4. 1-й тергит узкий, его длина в 1.5 раза больше ширины, дорсальные кили тергита грубые, заходят за базальную треть сегмента (рис. 13); расширенная апикальная часть ножен яйцеклада не превышает длины 2-го членика задней лапки (рис. 12) *B. sylvicola* sp. n.
- 1-й тергит широкий, его длина не более чем в 1.2 раза превышает ширину, дорсальные кили тергита слабые, не заходят за базальную треть сегмента; расширенная апикальная часть ножен яйцеклада длиннее 2-го членика задней лапки (рис. 1, 3) 5
5. Метасома сильно вытянута, ее длина приблизительно в 3 раза больше суммарной длины головы и мезосомы; 3-й тергит метасомы приблизительно равен по длине двум предыдущим, вместе взятым (Рис. 3); лобные орбиты с желтыми пятнами у усиковых ямок ... *B. mongolicus* sp. n.
- Метасома слабо вытянута, ее длина не более чем в 2 раза превышает суммарную длину головы и мезосомы; 3-й тергит метасомы заметно короче двух предыдущих, вместе взятых; лобные орбиты без желтых пятен 6
6. 1-й тергит за дыхальцами с глубокими и косыми поперечными перетяжками (рис. 2); нижний край наличника за субапикальным поперечным вдавлением заметно отогнут наружу *B. hialgo* sp. n.
- 1-й тергит без глубоких перетяжек за дыхальцами; нижний край наличника усеченный, на вершине не отогнут наружу 7
7. 2-й тергит метасомы блестящий, слабо и тонко скульптурированный, явно поперечный, его длина в 1.3 раза меньше апикальной ширины; тиридии слабо выражены, а вторые тиридии – еще слабее и не выступают вверх; 3-й тергит апикально с глубокой прямоугольной вырезкой *B. caudatus* (Holmgren)
- 2-й тергит метасомы матовый, заметно скульптурированный, продольный, его длина больше апикальной ширины; тиридии хорошо развиты и округло-прямоугольные, вторые тиридии маленькие и округлые, выступают вверх; 3-й тергит слабо вырезан апикально *B. noyesi* Broad

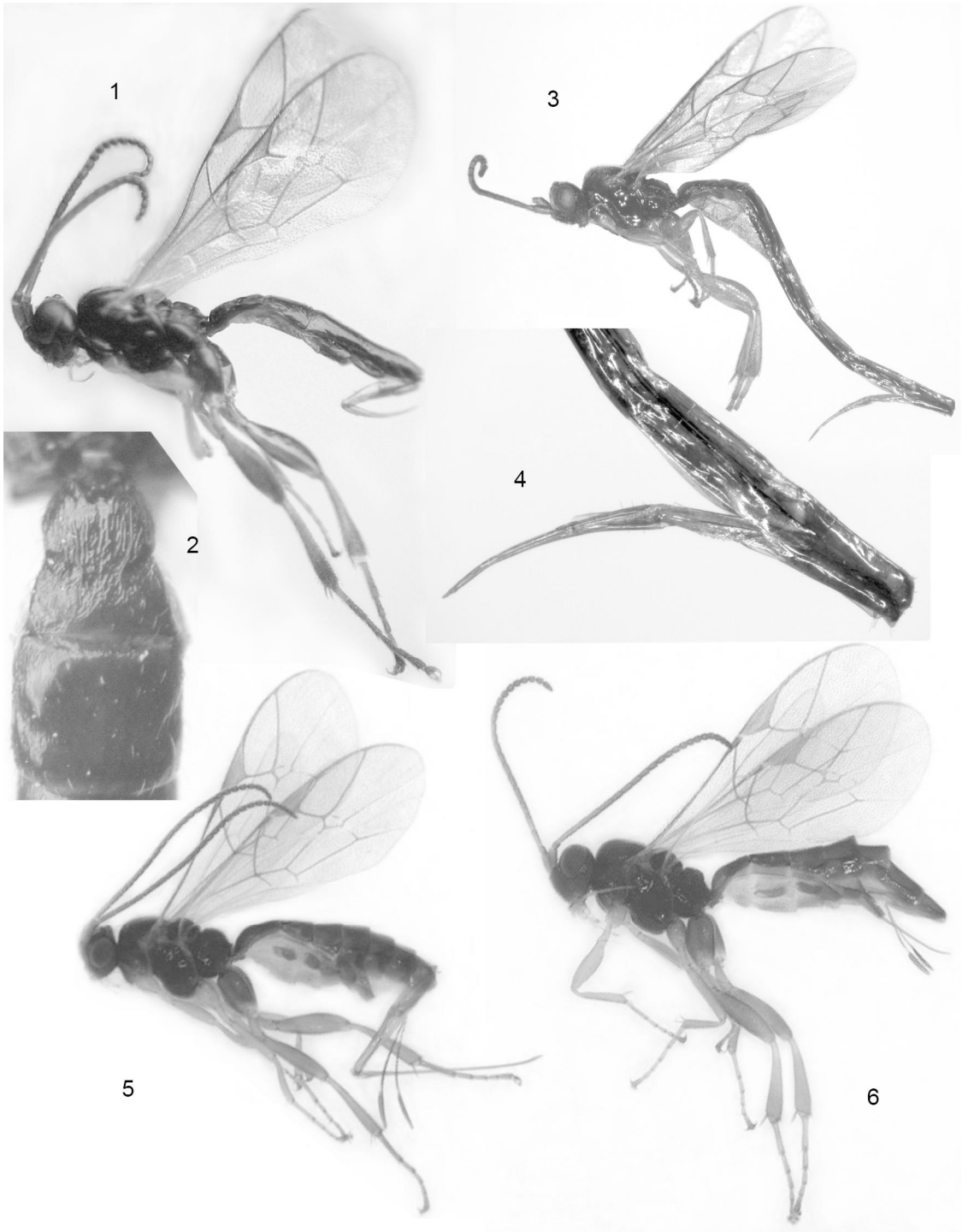


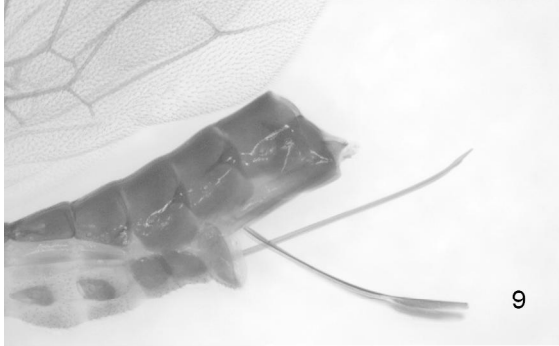
Рис. 1–6. *Batakomacrus hidalgo* sp. n. (1, 2), *B. mongolicus* sp. n. (3, 4), *B. subarcticus* sp. n. (5), *B. karelicus* sp. n. (6). 1, 3, 5, 6 – общий вид; 2 – базальные тергиты метасомы самки; 4 – вершина метасомы самки с яйцекладом.



7



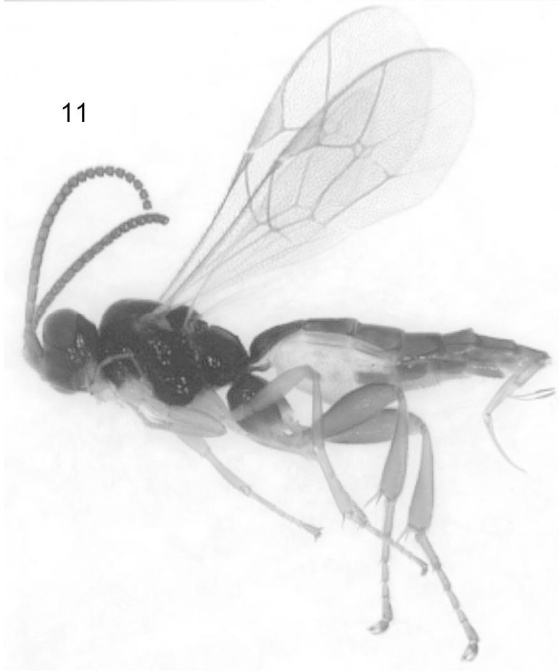
8



9



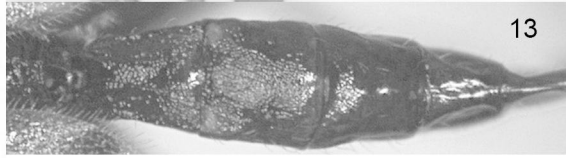
10



11



12



13

Рис. 7–13. *Batakomaerus subarcticus* sp. n. (7, 9), *B. karelicus* sp. n. (8, 10), *B. sylvicola* sp. n. (11–13). 7, 8 – голова и грудь сбоку; 9, 10, 12 – вершина метасомы самки с яйцекладом; 11 – общий вид; 13 – базальные тергиты метасомы самки.

Key to *Batakomacrus* species (females)

1. Vertex with large yellow markings along vertical orbits *B. flaviceps* (Grav.)
- Vertex lacking dorsal yellow markings 2
2. Ovipositor long, almost straight, its sheath longer than hind tibia (Figs 5, 6) 3
- Ovipositor comparatively short, evenly upcurved (Fig. 1, 3, 11), its sheath much shorter than hind tibia 4
3. Ovipositor shorter, widened apical part of sheath shorter than hind basitarsus; propodeum in lateral view angulate, concave apically (Fig. 8); flagellum with 20 segments *B. karelicus* sp. n.
- Ovipositor longer, widened apical part of sheath about equal to hind basitarsus; propodeum in lateral view evenly convex (Fig. 7); flagellum with 22–24 segments *B. subarcticus* sp. n.
4. 1st tergite of metasoma slender, its length 1.5 times apical width, dorsal carinae evident (Fig. 13); widened apical part of sheath short, not longer than 2nd segment of hind tarsus (Fig. 12) ... *B. sylvicola* sp. n.
- 1st tergite wider, its length not more than 1.2 times apical width, dorsal carinae not developed; widened apical part of sheath longer than 2nd segment of hind tarsus (Figs 1, 3) 5
5. Metasoma very long, about 3 times longer than head and mesosoma combined; 3rd tergite as long as 1st and 2nd tergites combined (Fig. 1); frontal orbits with yellow markings between antennal sockets and eyes *B. mongolicus* sp. n.
- Metasoma not larger than 2.0 times longer than head and mesosoma combined; 3rd tergite considerably shorter than 1st and 2nd tergites combined; frontal orbits entirely fuscous 6
6. 1st tergite of metasoma with strong oblique furrows behind spiracles (Fig. 2); apical part of clypeus with subapical depression *B. higalgo* sp. n.
- 1st tergite without strong oblique furrows; apical part of clypeus truncated 7
7. 2nd tergite shiny, faintly coriaceous or sometimes distinctly pustulate, clearly transverse, its length 1.3 times less than apical width; 1st thyridiae inconspicuous, narrow, 2nd thyridiae faint, not raised; 3rd tergite with pronounced rectangular posterior emargination *B. caudatus* (Holmgren)
- 2nd tergite dull, conspicuously coriaceous-pustulate, elongate, its length larger than apical width; 1st thyridiae conspicuous, roundly rectangular, 2nd thyridiae raised; 3rd tergite with faint posterior emargination *B. noyesi* Broad

Batakomacrus caudatus (Holmgren, 1858)

Orthocentrus caudatus Holmgren, 1858.

Orthocentrus (Stenomacrus) caudatus: Thomson, 1897.

Stenomacrus caudatus: Aubert, 1981.

Batakomacrus crassicaudatus Kolarov, 1986.

Batakomacrus caudatus: Broad, 2010.

Материал. Россия. 3♀, Мурманская область, «Lps: заповедник «Пасвик», о. Варлама, 1 км ЮВ, сосн. лишайн., лов. Малеза» 10.07 – 3.08.2007, 3.08 – 10.10.2007 (Хумала) (КарНЦ); 1♀, Карелия, «Kpor: о. Бол. Жужмуй» 24.07.2001 (Хумала) (КарНЦ); 21♀, Карелия, «Kp: Пудожский р-н, Приречный; лов. Малеза» 24.06 – 13.08.2009 (Хумала) (КарНЦ, ЗИН). Украина. 1♀, Крым, Карадаг, дуб пушистый, 8.05.1992 (Каспарян) (ЗИН). Швеция. 2♀ (в т.ч. лекотип), (Holmgren) (NHRS), 2♀, (Thomson) (MZLU). Норвегия. 5♀, Nordli (Søli & Rindal), Randbydln (Sand), Jostedal (Aarvik, Rindal, Søli), Kjerkøy (L-Ø. Hansen) (ZMUN).

Распространение. Россия (*Мурманская и Ленинградская области, *Карелия), *Украина (Крым), Азербайджан, Болгария, Хорватия, Македония, Венгрия, Литва, Польша, Финляндия, Швеция, Норвегия, Германия, Великобритания, Португалия (Мадейра), ?Канада.

Batakomacrus flaviceps (Gravenhorst, 1829)

Orthocentrus flaviceps Gravenhorst, 1829.

Orthocentrus (Stenomacrus) flaviceps: Thomson, 1897.

Stenomacrus flaviceps: Aubert, 1981.

Batakomacrus flaviceps: Broad, 2010.

Материал. 1♂, Швеция (Holmgren) (NHRS), 2♀ (Thomson) (MZLU).

Распространение. Финляндия, Швеция, Польша, Болгария, Австрия, Бельгия, Нидерланды, Германия, Франция, Великобритания, Испания.

***Batakomacrus hidalgo* sp. n.** (рис. 1, 2)

Диагноз. Отличается от *B. poyesi* почти гладким и полированным 2-м тергитом метасомы самки, а от *B. caudatus* – наличием глубокой и косой поперечной перетяжки на 1-м тергите, слабо выраженными тиридиями; заметно отогнутым наружу после субапикального поперечного вдавления нижним краем наличника.

Описание. Самка (голотип). Длина тела 3.7 мм; длина переднего крыла 3.0 мм (рис. 1). Голова слабопоперечная, ее ширина в 1.2 раза больше высоты. Лицо выпуклое, в слабой поперечной морщинистости, ширина лица равна 0.57 ширины головы; лоб блестящий; наличник отделен от лица, субапикально с глубоким поперечным вдавлением, его нижний край отогнут наружу, вершина усечена. Глаза голые, их внутренние орбиты почти параллельные. Затылочный валик редуцирован. В жгутике 21 членик; 1-й членик жгутика в 3.7 раза, а 2-й – в 3.0 раза длиннее их диаметра; предвершинные членики квадратные. Глазки расположены в равностороннем треугольнике, OOL в 1.4 раза больше POL, в 1.6 раза больше максимального диаметра бокового глазка. Щека в 2.1 раза длиннее базальной ширины мандибулы; между основанием мандибул и глазом развита субокулярная бороздка. Мандибулы резко сужены к вершине, скручены вовнутрь ротовой выемки, их нижний зубец короче верхнего. Щупики удлиненные. Длина груди в 1.43 раза больше ее высоты. Эпомии имеются; нотаули не развиты. Препектальный валик вентрально редуцирован, стернаули отсутствуют. Мезо- и метаплевры полированные. Валики проподоума (кроме костул) хорошо развиты, ареола слита с базальным полем, апикальное поле разделено продольным валиком. Зеркальце переднего крыла узкосидячее. Нервulus слабо постфуркальный; нервеллос рекливалый, надломлен ниже середины; кубитальная жилка депигментирована. Задние бедра веретеновидные, их длина в 3.3 раза больше высоты. 1-й членик задней лапки равен 0.43 задней голени. Длина 1-го тергита в 1.2 раза больше его апикальной ширины; глиммы явственные; дорсальные кили развиты в базальной 0.25; дыхальца расположены на расстоянии 0.4 от основания тергита; 1-й стернит равен 0.24 длины сегмента; базальная часть 1-го тергита матовая, в грубой шероховато-морщинистой скульптуре, за дыхальцами с глубокой косой поперечной перетяжкой (рис. 2), последующие тергиты полированные. 2-й тергит квадратный, с узким поперечным вдавлением в основании и латеральными вдавлениями посередине; тиридии узкие и слабо выраженные. 4-й тергит апикально с узкой глубокой вырезкой. Яйцеклад изогнут вверх, его длина приблизительно равна суммарной длине 1-го и 2-го тергитов; расширенная апикальная часть ножен яйцеклада по длине равна 1-му членику задней лапки. Тело темно-коричневое, верхний край лица между усиковыми ямками, усики, мандибулы (кроме зубцов), щупики и тегулы желтые, задний угол переднепинки светло-коричневый. Ноги желтые, задние тазики коричневые, задние бедра, задние голени апикально и лапки затемненные. Тергиты темные за исключением узкой базальной и апикальной светло-коричневых перевязей на 2-м тергите.

Самец. Длина тела 3.2 мм, переднего крыла – 2.9 мм. В жгутике 20–22 членика; 1-й членик жгутика в 3.7 раза, а 2-й – в 3.3 раза длиннее их диаметра. Длина 1-го тергита в 2.0 раза больше его апикальной ширины; тергит за дыхальцами с глубокой косой поперечной перетяжкой, дорсальные кили развиты; длина 2-го тергита равна его апикальной ширине. 1-й и 2-й тергиты матовые, грубо продольно-морщинистые, последующие тергиты более или менее полированные. Окраска в целом как у самки, но несколько светлее, поворотный членик вентрально, наличник апикально и верхняя часть лица на широком участке желтые, такая окраска заходит вниз дальше под усиковыми ямками. Остальные признаки как у самки.

Материал. Голотип: ♀, «Mexico, Tamaulipas, Hidalgo Conrado Castillo, B. Pino Red. Entom.» 8.09.1995 (Covarrubias) (UAT). Паратипы: 1♀ и 17♂ с данными голотипа, но 8–9.09.1995 (UAT, ЗИН).

Распространение. Мексика.

***Batakomacrus karelicus* sp. n.** (рис. 6, 8, 10)

Диагноз. От близкого *B. subarcticus* sp. n. отличается коротким яйцекладом, апикально расширенной частью ножен яйцеклада заметно короче 1-го членика задней лапки, проподоумом в профиль угловатым, с вогнутой его апикальной частью и с развитыми дорсальными продольными валиками.

Описание. Самка. Длина тела 3.9–4.3 мм, переднего крыла – 3.5–3.6 мм (рис. 6). Антенны приблизительно равны по длине метасоме; в жгутике 20 члеников, базальные членики жгутика слабо удлиненные, длина 1-го членика в 3.6 раза, а 2-го – в 3.0 раза больше их диаметра. Голова слабопоперечная, ее ширина в 1.2 раза больше высоты; затылочный валик редуцирован. Лоб и лицо выпуклые, ширина лица равна 0.58 ширины головы; наличник выпуклый, слабо отделен от лица, апикально усечен. Внутренние орбиты глаз параллельные. Глазки расположены в прямоугольном треугольнике, POL в 1.1 раза больше OOL и в 1.5 раза больше максимального диаметра латерального глазка. Щеки в 1.9 раза длиннее базальной ширины мандибул; между основанием мандибул и глазом развита субо-

кулярная бороздка. Мандибулы резко сужены к вершине, скручены вовнутрь ротовой выемки, их зубцы слабые. Щупики удлинённые. Длина груди в 1.42 раза больше ее высоты. Эпомии, нотаули и стернаули не развиты. Препектальный валик вентрально редуцирован. Мезо- и метаплевры полированные. Пропедеум в профиль угловатый (рис. 8), его апикальное поле вогнуто (см. сбоку). Валики пропедеума (за исключением костул) развиты, дорсальные кили базально редуцированы, ареола не отделена от базального поля. Зеркальце переднего крыла узкосидячее. Нервulus постфуркальный; нервеллос надломлен ниже середины, кубитальная жилка депигментирована. Длина заднего бедра в 3.4 раза больше его высоты; 1-й членик задней лапки равен 0.43 задней голени. Длина 1-го тергита метасомы в 1.3 раза больше его апикальной ширины, апикальный край тергита несколько вогнут; дорсальные кили неясные; дыхальца расположены на расстоянии 0.32 от основания тергита; 1-й стернит равен 0.18 длины сегмента. 2-й тергит поперечный, его длина равна 0.86 ширины, тергит в основании с явственными тиридиями; 1-й и 2-й тергиты и основание 3-го матовые, в шагренированной скульптуре, последующие тергиты полированные. Склериты на 2-м стерните метасомы удлинённые (их длина приблизительно в 3 раза больше ширины) и выгнуты книзу. Сегменты метасомы, начиная с 3-го, сжаты с боков. Яйцеклад длинный, на большей части прямой, его апикальная часть слабо изогнута вверх (рис. 10); апикальная расширенная часть ножен яйцеклада в 1.3 раза короче 1-го членика задней лапки. Тело темно-коричневое, мандибулы, щупики, базальные членики жгутика и тегулы желтые. Ноги желтые, задние тазики и бедра слабо затемнены; тергиты темные, тиридии светло-коричневые.

Самец. Неизвестен.

Материал. Голо тип: ♀, Карелия, «Кр: Пудоожский р-н, Приречный; лов. Малеза» 24.06 – 13.08.2009 (Хумала) (ЗИН). Паратип: 1♀, с данными голотипа (КарНЦ).

Распространение. Россия (Карелия).

Batakomacrus mongolicus sp. n. (рис. 3, 4)

Диагноз. От всех остальных видов рода отличается очень сильно удлинённой метасомой, превышающей в 3 раза суммарную длину головы и мезосомы.

Описание. Самка (голотип). Длина тела 6.8 мм, переднего крыла – 3.8 мм. Голова слабо поперечная, ее ширина в 1.2 раза больше высоты. Лицо выпуклое, в слабой поперечной морщинистости, ширина лица равна 0.58 ширины головы; лоб полированный; наличник слабо отделен от лица, апикально усечен. Глаза в коротком опушении, их внутренние орбиты слабо расходятся книзу. Затылочный валик редуцирован. Длина 1-го членика жгутика в 3.7 раза, а 2-го – в 2.9 раза больше их диаметра. Глазки расположены в прямоугольном треугольнике, OOL равно POL, в 1.6 раза больше максимального диаметра бокового глазка. Щеки в 2.1 раза длиннее базальной ширины мандибул; между основанием мандибул и глазом развита субокулярная бороздка. Мандибулы резко сужены к вершине, скручены вовнутрь ротовой выемки, их нижний зубец короче верхнего. Щупики удлинённые. Длина груди в 1.5 раза больше ее высоты. Эпомии имеются. Нотаули не развиты. Препектальный валик редуцирован вентрально; стернаули отсутствуют. Мезо- и метаплевры полированные. Валики пропедеума (за исключением костул) хорошо развиты, ареола слита с базальным полем. Зеркальце переднего крыла сидячее. Нервulus слабо постфуркальный; нервеллос надломлен ниже середины, кубитальная жилка депигментирована. Длина заднего бедра в 3.1 раза больше его высоты; 1-й членик задней лапки составляет 0.33 задней голени. Метасома очень сильно удлинённая, ее длина примерна в 3.0 раза превышает суммарную длину головы и груди (рис. 3). Длина 1-го тергита в 1.2 раза больше его апикальной ширины; глиммы явственные, дорсальные кили развиты; дыхальца расположены на расстоянии 0.3 от основания тергита, 1-й стернит равен 0.22 длины сегмента. 2-й тергит поперечный, его длина равна 0.67 ширины; 1-й и 2-й тергиты и основание 3-го матовые, в шероховатой морщинистой скульптуре; 3-й тергит приблизительно равен суммарной длине двух предыдущих тергитов; тергиты, начиная с 3-го, сильно сжаты с боков, полированные. Яйцеклад слабо изогнут вверх (рис. 4), по длине приблизительно равен 1-му и 2-му тергитам, вместе взятым; длина расширенной апикальной части ножен равна длине 1-го членика задней лапки. Тело темно-коричневое, между усиковыми ямками и глазами развиты желтые пятна; верхний край лица, усики, мандибулы (кроме зубцов), щупики и тегулы желтые, задний угол переднеспинки светло-коричневый. Ноги желтые; тергиты темные.

Самец. Неизвестен

Материал. Голо тип: ♀, Монголия, Хэнтэйский аймак, 15 км Ю Цэнхэр-Мандала, 4–5.09.1975 (Сугоняев) (ЗИН).

Распространение. Монголия.

Batakomacrus noyesi Broad, 2010

Материал. Не изучен.

Распространение. Великобритания

***Batakomacrus subarcticus* sp. n.** (рис. 5, 7, 9)

Диагноз. От остальных видов рода отличается очень длинным яйцекладом, а от близкого *B. karelicus* sp. n. – более длинным яйцекладом, расширенной апикальной частью ножен яйцеклада приблизительно равной длине 1-го членика задней лапки, равномерно округло-выпуклым в профиль проподоумом.

Описание. Самка. Длина тела 3.8–4.7 мм, переднего крыла – 3.4–4.0 мм (рис. 5). Антенны приблизительно равны по длине метасоме, в жгутике 22–24 членика; базальные членики жгутика слабоудлиненные, длина 1-го членика в 3.7–4.0 раза, а 2-го – в 3.0–3.2 раза больше их диаметра. Голова слабопоперечная, ее ширина в 1.2 раза больше высоты; затылочный валик редуцирован. Лоб и лицо выпуклые, ширина лица равна 0.6 ширины головы; наличник выпуклый, слабо отделен от лица, апикально усечен. Внутренние орбиты глаз параллельные. Глазки расположены в прямоугольном треугольнике, POL равно 0.8–1.0 OOL и в 1.3–1.5 раза больше максимального диаметра бокового глазка. Щеки в 2.0–2.2 раза длиннее базальной ширины мандибул; между основанием мандибул и глазом развита субокулярная бороздка. Мандибулы резко сужены к вершине, скручены вовнутрь ротовой выемки, их зубы слабые. Щупики удлиненные. Длина груди в 1.47 раза больше ее высоты. Эпомии, нотаули и стернаули не развиты. Препектальный валик редуцирован вентрально. Мезо- и метаплевры полированные. Проподоум в профиль равномерно округло-выпуклый, более или менее полированный (рис. 7). Валики проподоума (за исключением стерных дорсальных килей и костул) развиты. Зеркальце переднего крыла крупное, узкосидячее. Нервулюс интерстициальный; нервеллюс надломлен ниже середины, кубитальная жилка депигментирована. Длина заднего бедра в 3.3–3.7 раза больше его высоты. 1-й членик задней лапки составляет 0.46–0.47 длины задней голени. Длина 1-го тергита метасомы равна или в 1.1 раза больше его апикальной ширины; дорсальные кили слабые; дыхальца расположены на расстоянии 0.42 от основания тергита; 1-й стернит равен 0.18 длины сегмента. 2-й тергит поперечный, его длина равна 0.6–0.7 апикальной ширины; тергит в основании с явственными тиридиями. 1-й и 2-й тергиты и основание 3-го матовые, в шагренированной скульптуре, последующие тергиты метасомы полированные. Склериты на 2-м стерните метасомы короткие, их длина не более чем в 1.5 раза превышает ширину. Сегменты метасомы, начиная с 3-го, сжаты с боков. Яйцеклад очень длинный, приблизительно равен по длине метасоме, на большей части прямой, его апикальная часть слабо изогнута кверху; апикальная расширенная часть ножен по длине равна 1-му членику задней лапки (рис. 9). Тело темно-коричневое, мандибулы, щупики, верхний край лица между усиковыми ямками, базальные членики жгутика и тегулы желтые. Ноги желтые, задние тазики затемненные; тергиты темные, тиридии светло-коричневые.

Самец. Неизвестен

Материал. Голотип: ♀, Карелия, «Кр: Пудоожский р-н, Приречный; лов. Малеза» 24.06 – 13.08.2009 (Хумала) (ЗИН). Паратипы. 10♀♀, с данными голотипа (КарНЦ, ЗИН); 1♀, Карелия, «Коп: заповедник «Кивач», сосняк черничный, лов. Малеза» 16–19.08.1991 (Хумала) (КарНЦ); 1♀, Карелия, «Крос: г. Воттоваара (417 м), ельник черничный, лов. Малеза» 17.06 – 17.07.2008 (Хумала) (КарНЦ); 1♀, Карелия, «р. Мурдойоки, ельник морошково-сфагновый, лов. Малеза» 3–8.07.2009 (Полевой) (КарНЦ); 2♀, Карелия, «Кпор: оз. Ладозеро, сосняк черничный, лов. Малеза» 27.06 – 13.08.2010 (Хумала) (КарНЦ); 2♀, Мурманская обл., «Лпс: заповедник «Пасвик», о. Варлама, 1 км ЮВ, сосняк лишайниковый, лов. Малеза» 10.07 – 03.08.2007 (Хумала) (КарНЦ); 1♀, Ямало-Ненецкий АО, р. Таз, 20 км выше Ратты, 06.08.1992 (Каспарян) (ЗИН).

Распространение. Россия (Мурманская обл., Карелия, Ямало-Ненецкий АО).

***Batakomacrus sylvicola* sp. n.** (рис. 11–13)

Диагноз. От близкого *B. caudatus* отличается скульптурированным 2-м тергитом метасомы, а от *B. noyesi* – меньшими размерами тела, более стройным 1-м тергитом и наличием на нем грубых дорсальных килей, расширенной апикальной частью ножен яйцеклада не превышающей длину 2-го членика задней лапки.

Описание. Самка. Длина тела 3.2–3.8 мм, переднего крыла – 2.8–3.1 мм (рис. 11). Антенны приблизительно равны по длине метасоме, в жгутике 22–23 членика, длина 1-го членика жгутика в 2.5–2.6 раза, а 2-го – в 1.9–2.0 раза больше их диаметра. Голова слабо поперечная, ее ширина в 1.2 раза больше высоты; затылочный валик редуцирован. Лоб и лицо выпуклые, ширина лица равна 0.58 ширины головы; наличник выпуклый, слабо отделен от лица, апикально усечен. Внутренние орбиты глаз расходятся книзу. Глазки расположены в остроугольном треугольнике, POL равно OOL и в 1.4 раза больше максимального диаметра бокового глазка. Щеки в 2.2 раза длиннее базальной ширины мандибул; между основанием мандибул и глазом развита субокулярная бороздка. Мандибулы резко сужены к вершине, скручены вовнутрь ротовой выемки, зубы слабые. Щупики удлиненные. Длина груди в 1.48–1.53 раза больше ее высоты. Эпомии, нотаули и стернаули не развиты. Препектальный валик вентрально редуцирован. Мезо- и метаплевры полированные. Валики проподоума (за исключением костул) развиты, ареола не

отделена от базального поля. Зеркальце переднего крыла узкосидячее. Нервлюс слабо постфуркальный; нервеллюс надломлен ниже середины, кубитальная жилка депигментирована. Длина заднего бедра в 2.9–3.1 раза больше его высоты, 1-й членик задней лапки составляет 0.36–0.42 длины задней голени. Длина 1-го тергита метасомы равна 1.4–1.5 его апикальной ширины, дорсальные кили грубые (рис. 13); дыхальца расположено на расстоянии 0.43 от основания тергита, 1-й стернит равен 0.25 длины сегмента. 2-й тергит квадратный, его длина почти равна ширине, в основании с явственными тиридиями. 1-й и 2-й тергиты матовые, в шагреневанной скульптуре; последующие тергиты метасомы полированные, сжаты с боков. Яйцеклад короткий, изогнут кверху (рис. 12); апикальная расширенная часть ножен не превышает длины 2-го членика задней лапки. Тело темно-коричневое, мандибулы, щупики, базальные членики усиков, наличник, верхний край лица, пятна на внутренних орбитах у усиковых ямок и тегулы желтые. Ноги желтые, задние тазики и бедра затемнены; тергиты темные, тиридии светло-коричневые.

Самец. Неизвестен.

Материал. Голотип: ♀, Карелия, «Кр: Пудожский р-н, Приречный; ловушка Малеза» 24.06 – 13.08.2009 (Хумала) (ЗИН). Паратипы: 2♀, с данными голотипа (КарНЦ).

Распространение. Россия (Карелия).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 08-04-98837-р_север_а) и программы Президиума РАН «Биоразнообразию».

Литература

- Мейер Н. Ф. 1936. Паразитические перепончатокрылые сем. Ichneumonidae СССР и сопредельных стран // Фауна СССР. Л. 22(6). 356 с.
- Aubert J.F. 1981. Révision des Ichneumonides *Stenomacrus* sensu lato // *Mitteilungen Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 71: 139–159.
- Broad G.R. 2010. Status of *Batakamacrus* Kolarov (Hymenoptera: Ichneumonidae: Orthocentrinae), with new generic combinations and description of a new species // *Zootaxa*, 2394: 51–68.
- Gravenhorst J.L.C. 1829. Ichneumonologia Europaea. Pars III. Vratislaviae. 1097 pp.
- Holmgren A.E. (1856) 1858. Försök till uppställning och beskrifning af de i sverige funna Tryphonider. Monographia Tryphonidum Sueciae // *Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, N.F.*, 1(2): 305–394.
- Kolarov J. A. 1986. A revision of the Orthocentrinae of Bulgaria (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 78: 255–264.
- Thomson C.G. 1897. LVI. Försök till gruppering af arterna inom släktet *Orthocentrus* // *Opuscula Entomologica, Lund*, 22: 2419–2450.
- Townes H.K. 1971. The genera of Ichneumonidae, Part 4 // *Memoirs of the American Entomological Institute*, 17: 1–372.
- Yu D.S., Achterberg C. van, Horstmann K. 2005. World Ichneumonoidea 2004 – Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. DVD/CD. Taxapad.

ФАУНИСТИКА И ЗООГЕОГРАФИЯ

Зоогеографические комплексы ос-блестянок (Hymenoptera: Chrysididae) в фауне высокогорий Центрального Кавказа

Н.Б. Винокуров

Zoogeographical complexes of cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae) in the fauna of high mountains of the Central Caucasus

N.B. Vinokurov

Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН, Нальчик, Россия.

Institute of Ecology of Mountain Territories KBSC, Russian Academy of Science, Nalchik, Russia. E-mail: niko-vinokurov@yandex.ru

Резюме. Для 51 вида ос-блестянок из высокогорий Центрального Кавказа приводятся 20 типов ареалов, которые объединены в 6 зоогеографических комплексов: палеарктический – 21.6 %, европейско-сибирский – 3.9 %, европейско-азиатский – 17.6 %, европейско-средиземноморский – 15.7 %, европейско-кавказский – 29.4 % и средиземноморско-североафриканский – 11.8 %. Европейско-кавказский комплекс видов наиболее многочисленный, что подчеркивает тесные связи между европейской и кавказской фаунами ос-блестянок.

Ключевые слова. Осы-блестянки, зоогеография, высокогорья, Центральный Кавказ.

Abstract. For 51 species of cuckoo wasps from high mountains of the Central Caucasus 20 types of ranges incorporated in 6 zoogeographical complexes are resulted. These are Palaearctic type – 21.6 %, European-Siberian type – 3.9 %, European-Asian – 1.6 %, European-Mediterranean – 1.7 %, European – Caucasian – 29.4 %, and Mediterranean-North-African type – 11.8 %. The European-Caucasian complex of species cuckoo wasps in zoogeographical aspect the most numerous that specifies affinity and close communication of the European and Caucasian faunae of cuckoo wasps.

Key words. Cuckoo wasps, zoogeography, high mountains, Central Caucasus.

Введение

Большинство ос-блестянок – паразиты одиночных пчел, роющих ос и ос-эвменид и распространены в умеренном и субтропическом поясах Северного полушария (Семенов-Тянь-Шанский, 1954; Семенов-Тянь-Шанский, Никольская, 1954; Trautmann, 1927; Balthasar 1954; Linsenmaier, 1959a, 1968, 1987; Kimsey, Bohart, 1990). В мировой фауне известно более 3000 видов ос (Kimsey, Bohart, 1990), в Европе – более 600 видов (Linsenmaier, 1951, 1959b, 1969, 1987), в европейской

части СССР – 99 видов (Никольская, 1978). Фауна России, в целом остается слабо изученной, а имеющиеся сведения относятся преимущественно к Средней полосе России: Московской (Званцов, 1988), Пензенской (Шибяев, 2006), Ульяновской (Благовещенская, 1990) областей и Северной Осетии (Званцов, 1987). Фауна ос-блестянок Центрального Кавказа, в том числе и высокогорий, до сих пор была не изучена. Первые сведения относятся к 2006 г., где для Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника приводится 18 видов ос-блестянок (Винокуров, 2006а, 2006б).

Для хорологического анализа фауны ос-блестянок высокогорий Центрального Кавказа, принято деление Палеарктики на области: Бореальную, Древнего Средиземья и Восточноазиатскую с выделом соответствующих подобластей, надпровинций и провинций (Семенов-Тян-Шанский, 1935; Городков, 1984; Крыжановский, 2002). Кавказ при этом входит в Палеарктику в составе Европейско-сибирской подобласти как провинция Главного Кавказского хребта (Семенов-Тян-Шанский, 1935). Для характеристики ареалов принята классификация, предложенная К.Б. Городковым (1984). Сведения по зоогеографии ос-блестянок высокогорий Центрального Кавказа приводятся впервые.

Работа выполнена по программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразии и динамика генофондов».

Материал и методика

Для сбора материала использованы общепринятые методы: индивидуальный отлов сачком, кошение и использование цветных чашек Мерике. Материал был собран в 2005–2009 гг. на высоте 1010–2345 м н.у.м. в национальном парке «Приэльбрусье», в Кабардино-Балкарском высокогорном государственном заповеднике и на сопредельных территориях в бассейнах рек Черек-Балкарский, Рцивашки, Башиль-Аузузу, Черек Безенгийский, Малка, Ирик, Гунделен, Хазнидон и Баксан.

Результаты и обсуждение

В высокогорьях Центрального Кавказа собран 51 вид из 8 родов: *Elampus* Spin. – 1 вид; *Pseudomalus* Ashmead – 1; *Hedychrum* Latr. – 4; *Hedychridium* Abeille – 2; *Pseudospinolia* Linsenmaier – 1; *Chrysura* Dhlb. – 4; *Trichrysis* Lichtenstein – 1 и *Chrysis* L. – 37. Выделенные ареалы ос-блестянок можно объединить в 6 комплексов: палеарктический, европейско-сибирский, европейско-азиатский, европейско-средиземноморский, средиземноморско-североафриканский и европейско-кавказский.

Палеарктический комплекс (11 видов, 21.6 %) представлен 4 группами. Виды этого комплекса имеют широкие ареалы, которые охватывают всю Палеарктику или ее определенную часть; западную, восточную, юго-западную или центральную.

1. Палеарктический ареал – *Trichrysis cyanea* (L.), *Chrysis fulgida* L.

2. Западно-палеарктический ареал – *Hedychridium ardens* (Coquebert), *Hedychrum nobile* (Scop.), *Chrysis ignita* (L.), *Ch. inaequalis* (Dhlb.), *Ch. variegata* Oliver.

3. Западно-центрально-палеарктический ареал – *Elampus scutellaris* Panzer, *Chrysura radians* Harris, *Chrysis viridula* L.

4. Восточно-палеарктический ареал – *Chrysis grumorum* Semenov.

Европейско-сибирский комплекс (2 вида, 3.9 %) включает 1 группу. Сюда отнесены бореальные виды, широко распространенные в центральной и северной части Европы, лесном поясе на Кавказе и в Сибири.

5. Европейско-кавказско-сибирский ареал – *Chrysis angustula* Schenck, *Ch. fouqueti* (Buysson).

Европейско-азиатский комплекс (9 видов, 17.6 %) включает 5 групп. Сюда отнесены виды, широко представленные в фауне Европы, Кавказа и различных частей Азии. К этой же группе отнесены виды, ареал которых частично заходит и в Сибирь.

6. Южноевропейско-кавказско-переднеазиатский ареал – *Chrysura lydiae* (Mocsáry).

7. Европейско-кавказско-североазиатский ареал – *Chrysis comta* Förster, *Ch. longula* Abeille.

8. Кавказско-западно-центральноазиатский ареал – *Chrysis indica* Schrank.

9. Европейско-кавказско-среднеазиатский ареал – *Hedychrum cholodkovskii* Semenov, *Chrysis mediata* Linsenmaier.
10. Восточноевропейско-кавказско-североазиатский ареал – *Chrysis graelsii* Guérin.
- Европейско-средиземноморский комплекс (8 видов, 15.7%) включает 3 группы. Сюда отнесены виды, широко распространенные в Европе и Средиземноморье.
11. Европейско-средиземноморско-среднеазиатско-кавказский ареал – *Pseudospinolia incrasata* (Spin.), *Chrysis leachii* Shuckard.
12. Европейско-средиземноморско-кавказский ареал – *Pseudomalus pusillus* (F.), *Chrysura dichroa* (Dhlb.), *Chrysis ruddii* Shuckard.
13. Южноевропейско-средиземноморско-кавказский ареал – *Chrysis maderi* Linsenmaier, *Ch. melaensis* Linsenmaier.
- Европейско-кавказский комплекс (15 видов, 29.4 %) включает 4 группы. Сюда отнесены виды ос-блестянок из различных частей Европы и Кавказа. К этому же комплексу отнесены виды, найденные как на Кавказе, так и в Передней Азии.
14. Европейско-кавказский ареал – *Hedychridium cupratum* (Dhlb.), *Hedychrum gerstaeckeri* Chevrier, *Hedychrum intermedium* Dhlb., *Chrysis bicolor* Lep., *Ch. lusitanica* (Bischoff), *Ch. mediata* Linsenmaier, *Ch. pseudobrevitarsis* Linsenmaier, *Ch. rutilans* Oliver, *Ch. rutiliventris* Abeille.
15. Южноевропейско-кавказский ареал – *Chrysis pseudignita*, Linsenmaier.
16. Восточноевропейско-кавказский ареал – *Chrysis helleni* Linsenmaier.
17. Среднеевропейско-кавказский ареал – *Chrysis valida* Mocsary.
- Средиземноморско-североафриканский комплекс (6 видов, 11.8%) включает 3 группы.
18. Кавказско-североафриканский ареал – *Chrysis schousboei* Dhlb..
19. Южноевропейско-кавказско-североафриканский ареал – *Chrysura ignifrons* (Brullé), *Chrysis valesiana* Frey-Gessner.
20. Европейско-кавказско-североафриканский ареал – *Chrysis tianschanica* Semenov.

Заключение

Фауна ос-блестянок высокогорий Центрального Кавказа представлена как степными видами, так и лесными, которые по долинам рек поднимаются высоко в горы, достигая пояса альпийских и субальпийских лугов. Большинство кавказских видов в той или иной степени связано с европейской фауной. Здесь же встречаются виды из Средиземноморья, Средней и Малой Азии, ареалы которых выходят за пределы отдельных подобластей Палеарктики. Отдельную группу видов составляют виды с широким ареалом, занимающим всю Палеарктику или ее часть, а некоторые виды имеют разорванный или не до конца понятный ареал. Полученные данные по фауне и географическому распределению ос-блестянок в высокогорьях Центрального Кавказа позволили выявить 20 типов ареалов, объединяемых в 6 комплексов.

Литература

- Благовещенская Н.Н. 1990. Осы-энтомофаги Среднего Поволжья // *Экология насекомых и их охрана. Межвузовский сборник научных трудов*. Ульяновск: 5–29.
- Винокуров Н.Б. 2006а. Фауна ос-блестянок (Hymenoptera, Chrysididae) горных и предгорных ландшафтов Центрального Кавказа и Предкавказья // *Тезисы докладов Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым*. Москва, 26-29 сентября 2006 года, М.: 21.
- Винокуров Н.Б. 2006б. Биотопическое распределение ос-блестянок (Hymenoptera, Chrysididae) в бассейне реки Черек-Балкарский с указанием новых видов для России и Центрального Кавказа // *Проблемы экологии горных территорий*. М.: 22–24.
- Городков К.Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры лесных зон европейской части СССР // *Ареалы насекомых европейской части СССР*. Л.: 3–20.
- Званцов А.Б. 1987. Осы-блестянки (Hymenoptera, Chrysididae) горных районов Северной Осетии // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, 92(2): 62–66.

- Званцов А.Б. 1988. Фауна и географическое распространение ос-блестянок (Hymenoptera, Chrysididae) в Московской области // *Насекомые Московской области*. М.: 80–97.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК, 237 с. вкл.
- Никольская М.Н. 1978. Надсем. Chryridoidea // *Определитель насекомых европейской части СССР. Пепончатокрылые*. Л.: Наука 3(1): 58–71.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // *Труды Зоологического института*, 2(2–3): 397–410 + карта.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П. 1954. Система трибы Hedychrini Мocs. (Hymenoptera, Chrysididae) и описание новых видов // *Труды Зоологического института АН СССР*, 15: 138–145.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П., Никольская М.Н. 1954. Осы-блестянки (Hymenoptera, Chrysididae) Таджикистана // *Труды Зоологического института АН СССР*, 15: 89–137.
- Шибяев С.В. 2006. Материалы к фауне ос-блестянок (Hymenoptera, Chrysididae) на территории Среднего Поволжья // *Тезисы докладов Симпозиума стран СНГ по пепончатокрылым насекомым*. Москва, 26–29 сентября 2006 г. М.: 93
- Balthasar V. 1954. Fauna ČSR, Zlatěny – Chrysididae – Nakladatelstvi Čechoslovenska. Praha: Akademie Věd, 3: 1–271.
- Kimsey L.S., Bohart R.M. 1990. The Chrysidid Wasp of the World. Oxford; New York; Toronto: Oxford University Press. 652 p.
- Linsenmaier W. 1951. Die europäischen Chrysididen.–Lausanne // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 24: 1–110 S.
- Linsenmaier W. 1959a. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera, Chrysididae) mit besondere Berücksichtigung der europäischen Species // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 32(1): 1–232.
- Linsenmaier W. 1959b. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera). Nachtrag // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 32(2–3): 233–240.
- Linsenmaier W. 1968. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera). Zweiter Nachtrag // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 41: 1–144.
- Linsenmaier W. 1969. The Chrysidid wasps of Palestine (Hym. Chrysididae). A Faunistic Catalogue with descriptions of new species and forms // *Israel Journal of Entomology*, 6: 343–376.
- Linsenmaier W. 1987. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera). 4 Teil // *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 60: 133–158.
- Trautmann W. 1927. Die Goldwespen Europas. Weimar: Lautawerk, Selbstverlag des Verfassers Druck von G. Uschmann. 195 s.

Ареалогический анализ фауны роющих ос семейства Sphecidae (Hymenoptera) России и Казахстана

Ю.Н. Данилов

Chorologic analysis of digger wasps fauna (Hymenoptera: Sphecidae) of Russia and Kazakhstan

Yu.N. Danilov

Сибирский зоологический музей, Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск, 630091; Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова 2, Новосибирск 630090, Россия.

Siberian Zoological Museum of Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, 11 Frunze str., Novosibirsk 630091; Novosibirsk State University, Pirogova str., 2, Novosibirsk 630090, Russia. E-mail: prionyx@mail.ru

Резюме. Проведен ареалогический анализ фауны роющих ос сем. Sphecidae территории России и Казахстана, насчитывающей 73 вида. Виды имеют ареалы 32 типов, объединенных в 11 групп и составляющих 2 комплекса. Большинство видов являются тетийскими.

Ключевые слова. Роющие осы, Sphecidae, зоогеография, Россия, Казахстан.

Abstract. The chorological analysis of the fauna of digger wasps of family Sphecidae of Russia and Kazakhstan is given. The fauna of sphecid-wasps of these countries accounts 73 species. The species have 32 types of ranges which united in 11 groups and two complexes. The majority of the species is tethyan.

Key words. Digger wasps, Sphecidae, zoogeography, Russia, Kazakhstan.

Введение

Сем. Sphecidae – одно из 4 семейств роющих ос (Spheciformes), представленное в мировой фауне более чем 730 видами из 19 родов. Осы-сфециды – активные энтомофаги, их самки запасают в качестве провизии для своих личинок парализованных насекомых из нескольких отрядов (прямокрылых, таракановых, чешуекрылых и перепончатокрылых), а также пауков. Осы родов *Prionyx* Vander Linden и *Eremochares* Gribodo в больших количествах отлавливают саранчовых, а осы *Podalonia* Fernald и *Amotophila* Kirby – гусениц совок. В связи с этим, роющих ос сем. Sphecidae вполне можно считать вероятными агентами для подавления численности вредителей. Немаловажна роль сфецид в опылении многих цветковых растений, причем относительно вытянутый ротовой аппарат этих ос позволяет им опылять не только цветки с открыто расположенными нектарниками (зонтичные), но и цветки бобовых.

Материал и методика

В процессе подготовке работы были изучены коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Сибирского зоологического музея Института систематики и экологии живот-

ных СО РАН (Новосибирск) и Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток). Личный сбор материала производился во время экспедиционных поездок 2006–2009 гг. в Алтайском и Забайкальском краях, в Новосибирской области и Казахстане.

Результаты

Фауна роющих ос сем. Sphecidae России и Казахстана в настоящее время насчитывает 73 вида, относящихся к 11 родам и 3 подсемействам. Распределение видов в региональном отношении очень неравномерное: по числу видов наиболее богат Казахстан – 62 вида (43 % от общей фауны), вдвое меньше их в европейской части России, причем они встречаются в основном в ее южных регионах – 30 видов (21 %); в Западной Сибири отмечен 21 вид (14 %). Далее на восток с ослаблением аридности ландшафтов видовой состав еще беднее: в Восточной Сибири 18 видов (12 %), а на Дальнем Востоке – 14 (10 %). В результате анализа сходства локальных фаун сфещид России и Казахстана (рис. 1) наиболее близкими оказались фауны Западного и Южного/Юго-Восточного Казахстана, ландшафты которых представлены в основном пустынями и полупустынями. Близки к ним, но составляют отдельный кластер фауны Центрального и Восточного Казахстана – здесь представлены степные и полупустынные ландшафты. Схожими оказались фауны европейской части России и Северного Казахстана, а отдельными ветвями располагаются фауны Западной и Восточной Сибири. Значительно обособляется фауна Дальнего Востока, имеющая в своем составе ориентальные субтропические виды.

Виды роющих ос сем. Sphecidae в соответствии с номенклатурой ареалов А.Ф. Емельянова (1974) и работами П.Г. Немкова (1998, 2008) и В.Л. Казенаса (2004) имеют ареалы 32 типов, объединенных в 11 групп и составляющих 2 комплекса.

Комплекс А. Виды, ареалы которых выходят за пределы Палеарктики.

1. Группа палеарктическо-эфиопских видов. Виды этой группы имеют ареалы 4 типов: гесперийско-западносетийско-эфиопские – 1 вид (*Sphex pruinosus* Germar); сетийско-эфиопские – 3 вида [*Prionyx crudelis* (F. Smith), *P. nigropectinatus* (Taschenberg) и *Ammophila gracillima* Taschenberg]; западно-тетийско-эфиопские – 1 вид [*P. kirbyi* (Vander Linden)]; тетийско-эфиопские – 2 вида [*P. niveatus* (Dufour) и *P. subfuscatus* (Dahlbom)].

2. Группа палеарктическо-эфиопско-индомалайских видов. Представлена 2 видами – *Sceliphron madraspatanum* (Fabricius) и *Prionyx viduatus* (Christ).

3. Группа палеарктическо-эфиопско-индомалайско-австралийских видов. Представлена 1 видом *Podalonia tydei* (Le Guillou).

4. Группа палеарктическо-индомалайско-австралийских видов. Включает 1 вид *Isodontia nigella* (F. Smith).

5. Группа палеарктическо-индомалайских видов. Виды имеют ареалы 2 типов: стенопейско-ортрийско-индомалайские – 1 вид [*Chalybion japonicum* (Gribodo)]; южнопалеарктическо-индомалайские – 1 вид [*Sceliphron deforme* (F. Smith)].

Комплекс Б. Палеарктические виды.

6. Группа западнопалеарктических видов. Виды имеют ареалы 2 типов: гесперийско-западносетийские – 3 вида [*Sphex flavipennis* Fabricius, *S. leuconotus* Brullé и *Palmodes melanarius* (Mocsáry)]; западнопалеарктические суббореально-субтропические – 3 вида [*Palmodes strigulosus* (A. Costa), *Podalonia luffii* (E. Saunders) и *Ammophila heydeni* Dahlbom].

7. Группа тетийских видов. Виды имеют ареалы 16 типов: ирано-туранские – 10 видов [*Chalybion turanicum* (Gussakovskij), *Sphex oxianus* Gussakovskij, *Palmodes minor* (F. Morawitz), *Prionyx songaricus* (Eversman), *Prionyx haberhaueri* (Radoszkowski), *Eremochares mirabilis* (Gussakovskij), *Ammophila adelpha* Kohl, *A. dentigera* Gussakovskij, *A. occipitalis* F. Morawitz, *A. tekkensis* Gussakovskij]; транстетийские – 5 видов [*Sceliphron destillatorium* (Illiger), *Palmodes occitanicus* (Lepelletier et Serville), *Prionyx lividocinctus* (A. Costa), *Podalonia atrocyanea* (Eversmann), *Ammophila striata* Mocsáry]; причерноморско-северотуранские – 1 вид (*Ammophila sareptana* Kohl); западно-сетийские – 2 вида [*Parasammophila turanica* F. Morawitz и *Eremochares dives* (Brulle)]; гесперийско-ирано-туранские – 3 вида [*Chalybion femoratum* (Fabricius), *Prionyx macula* (Fabricius) и *Ammophila hungarica* Mocsary];

южнотуранские – 1 вид (*Sceliphron shestakovi* Gussakovskij); причерноморско-турано-монгольские – 1 вид (*Ammophila elongata* Fischer de Waldheim); прибалхашские – 1 вид (*Ammophila iliensis* Kazenas); туранские – 5 видов [*Prionyx radoszkowskyi* (Kohl), *P. sirdariensis* (Radoszkowski), *Ammophila induta* Kohl, *A. lativalvis* Gussakovskij, *A. separanda* F. Morawitz]; западнететийские – 3 вида [*Sphex atropilosus* Kohl, *Prionyx nudatus* (Kohl) и *Podalonia fera* (Lepeletier)]; центральнететийские – 1 вид [*Podalonia caucasica* (Mocsáry)]; гесперийско-западнотетийские – 1 вид [*Podalonia ebenina* (Spinola)]; восточно-тетийские – 1 вид [*Podalonia flavida* (Kohl)]; туранско-монгольские – 3 вида [*Podalonia nigrohirta* (Kohl), *P. pungens* (Kohl) и *Ammophila roborovskyi* Kohl]; причерноморско-турано-южносибирские – 1 вид [*Palmodes orientalis* (Mocsáry)].

8. Группа тетийских дизъюнктивных видов. Включает 1 вид с западнететийским дизъюнктивным ареалом – *Podalonia alpina* (Kohl).

9. Группа восточнопалеарктических видов. Объединяет 3 вида со стенопейско-ортрийским типом ареала: *Hoplammophila aemulans* (Kohl), *Ammophila infesta* F. Smith и *A. sickmanni* Kohl.

10. Группа транспалеарктических видов. Виды имеют ареалы 2 типов: транспалеарктические бореально-субтропические – 4 вида [*Podalonia affinis* (W. Kirby), *P. hirsuta* (Scopoli), *Ammophila pubescens* Curtis и *A. sabulosa* (Linnaeus)]; транспалеарктический суббореально-субтропический – 3 вида [*Sphex funerarius* Gussakovskij, *Ammophila campestris* Latreille и *A. terminata* F. Smith].

11. Группа скифских видов. Виды имеют ареалы 3 типов: скифские – 2 вида (*Ammophila deserticola* Tsuneki и *A. sinensis* Sickmann); южносибирско-монгольские – 1 вид (*Ammophila asiatica* Tsuneki); североказахстанские – 1 вид (*Ammophila cellularis* Gussakovskij).

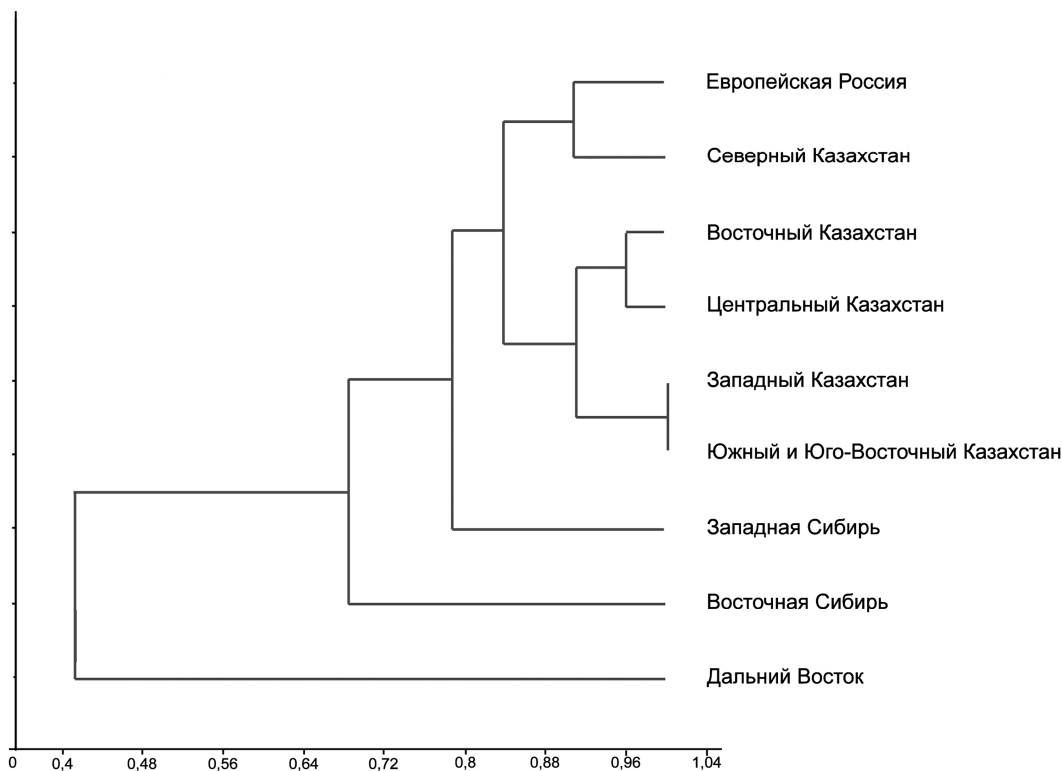


Рис. 1. Сходство локальных фаун сфецид России и Казахстана.

Заключение

Основу фауны Sphecidae России и Казахстана, как и всей Палеарктики в целом, составляют тетийские виды, подавляющее большинство которых являются пустынно-степными и пустынными ксерофилами – 39 (54 %). Намного меньше здесь палеарктическо-эфиопских и транспалеарктических видов [по 7 (10 %) и западнопалеарктических видов [6 (8 %)]; остальные составляют от 1 до 5 %. Осы сем. Sphecidae характерны для аридных территорий и тяготеют к ксерофитным станциям.

Благодарности

Автор искренне признателен С.А. Белокобыльскому, П.Г. Немкову, С.Э. Чернышеву и В.Г. Мордковичу за помощь в работе. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ для поддержки молодых российских ученых МК–7395.2010.4.

Литература

- Емельянов А. Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // *Энтомологическое обозрение*, **53**(3): 497–522.
- Казенас В. Л. 2004. Роющие осы (Hymenoptera: Apoidea: Sphecidae, Crabronidae) Западного Тянь-Шаня // *Tethys Entomological Research*, **10**: 97–116.
- Немков П. Г. 1998. Зоогеографические особенности фауны роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // *Чтения памяти А.И. Куренцова*. Владивосток, **8**: 57–70.
- Немков П. Г. 2008. Фауна роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae, Crabronidae) азиатской части России // *Чтения памяти А.И. Куренцова*. Владивосток, **19**: 15–34.

Материалы к познанию круглоротых браконид (Hymenoptera: Braconidae) Южного Урала

Т.С. Костромина

To the knowledge of the cyclostome braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae) of South Urals

T.S. Kostromina

Свердловский областной краеведческий музей, ул. Горького, 4, Екатеринбург 620151, Россия.

Sverdlovsk regional museum of local lore, Gorky street, 4, Yekaterinburg 620151, Russia. E-mail: Kostromina_TS@mail.ru

Резюме. На Южного Урала обнаружено 87 видов круглоротых браконид (Hymenoptera: Braconidae), относящихся к 23 родам и 6 подсемействам. Наибольшее число видов отмечено в родах *Bracon* F. (23) и *Aleiodes* Wesm. (14).

Ключевые слова. Hymenoptera, Braconidae, круглоротые бракониды, Южный Урал, фауна.

Abstract. Eighty-seven species of cyclostome braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae) from 23 genera and 6 subfamilies were found in Southern Urals. The largest number of species observed in the genera *Bracon* F. (23) and *Aleiodes* Wesm (14).

Key words. Hymenoptera, Braconidae, cyclostome braconid wasps, South Ural, fauna.

Введение

Braconidae – одно из крупнейших семейств паразитических перепончатокрылых насекомых, в котором уже известно более 15 тыс. видов. Благодаря высокой встречаемости в разнообразных биоценозах они играют существенную роль в регуляции численности чешуекрылых, жесткокрылых, двукрылых и других насекомых, паразитируя главным образом в их личинках (Белокобыльский, Тобиас, 1998). В настоящей работе нами рассмотрены круглоротые бракониды Южного Урала, к которым относятся представители подсемейств Doryctinae, Rhyssalinae, Exothecinae, Braconinae, Rogadinae, Gnampodontinae, Oriinae и Alysiinae (последние 2 в данной работе не обсуждаются из-за их слабой изученности). Круглоротые бракониды отличаются от других браконид рядом признаков, основным из которых является наличие ротовой выемки, образованной вырезанным наличником и вогнутой изнутри верхней губой (Белокобыльский, Тобиас, 1998), за исключением более специализированных Alysiinae и частично Oriinae.

Материал и методика

К Южному Уралу относится часть Уральской горной страны между широтным участком верхнего течения р. Уфа и широтным участком течения р. Урал между Орском и Оренбургом

(56°00' – 51°00'). Общая длина хребтов Южного Урала более 500 км. В широтном направлении Южный Урал расположился между Ишимбаем и Магнитогорском (Матвеев, 1990). С запада к Южному Уралу примыкает восточная окраина Русской равнины, с востока – западная окраина Западно-Сибирской равнины.

В пределах Южного Урала и прилегающих к нему территорий можно выделить следующие природные зоны с подзонами: южной тайги с предлесостепной подзоной березово-хвойных лесов; лесостепная; широколиственных лесов с подзонами хвойно-широколиственной и собственно широколиственной; степная (Горчаковский, 1968). Наличие в районе исследования большого количества природных зон, обусловленное ведущими типами растительности, определяет многообразие энтомофауны региона.

Обозначенный район исследования территориально принадлежит Оренбургской, Челябинской, Курганской областям и республике Башкортостан.

Материалом для настоящего исследования послужили личные сборы автора (совместно с В.А. Козловым) в 2007 г. в Оренбургской и Челябинской областях и в республике Башкортостан, а также сборы разных годов сотрудников кафедры зоологии Уральского государственного университета (г. Екатеринбург) и в первую очередь П.В. Рудоискателя из тех же регионов. Помимо того нами были обработаны материалы из коллекции Зоологического института РАН (ЗИН) (С-Петербург), большая часть которых представлена сборами В.И. Тобиаса из Ильменского государственного заповедника (Челябинская область, 1958). Всего было изучено 377 экземпляров круглоротых браконид, собранных в 39 географических пунктах Южного Урала.

Сбор материала производился стандартным энтомологическим сачком в основном кошением по растительности и индивидуальным отловом с цветков. Для сбора использовались также светоловушки, материалы которой существенно дополнили фаунистический список браконид исследуемой территории.

Определение насекомых производилось по опубликованным ключам (Тобиас и др., 1986а, 1986б; Белокобыльский и др., 1998; Белокобыльский, Тобиас, 2000); определенные экземпляры были сверены с коллекцией ЗИН и частично проверены В.И. Тобиасом и С.А. Белокобыльским. Номенклатура и терминология использовалась согласно работе Белокобыльского и Тобиаса (1998), а современный статус и распространение уточнены по «Тахарад 2005» (Yu et al., 2005).

Результаты

Фауна браконид России изучена неравномерно. Итогом многолетних исследований браконид Западной Палеарктики (включая европейскую часть России) стал «Определитель насекомых европейской части России» (Тобиас и др., 1986а, 1986б). Для Восточной и частично Центральной Палеарктики обобщение по этому семейству даны в «Определителе насекомых Дальнего Востока России» (Белокобыльский и др., 1998; Белокобыльский, Тобиас, 2000, 2007). В этих сводках для территории Урала приводится сравнительно небольшое число видов круглоротых браконид. В общей сложности здесь было отмечено 150 видов (включая 102 вида из подсемейств *Oriinae* и *Alysiinae*) из 39 родов 8 подсемейств, а для Южного Урала – всего 95 видов из 35 родов и 8 подсемейств, причем доля видов подсемейств *Oriinae* и *Alysiinae* составляет более 50 % (58) (Тобиас и др., 1986а, 1986б; Белокобыльский и др., 1998, Тобиас, Белокобыльский, 2000, 2007).

Автором было опубликовано несколько фаунистических работ по круглоротым браконидам Южного Урала (Костромина, 2007, 2008, 2010). Для Оренбургской области было отмечено 33 вида (Костромина, 2008). Однако из-за неправильной интерпретации географической этикетки в список браконид этой области ошибочно включен *Iphiaulax umbraculator* (Nees) (в действительности он относится к фауне Челябинской области). Одновременно широко распространенный *I. impostor* (Scoroli) неверно указан как новый для России вместо действительно новой находки в фауне страны *I. tauricus* Shestakov. Таким образом, для Южного Урала в целом ранее было отмечено 63 вида (Костромина, 2007, 2008, 2010). К настоящему времени на Южном Урале обнаружено 87 видов круглоротых браконид, относящихся к 23 родам и 6 подсемействам, список которых приведен ниже [звездочкой (*) отмечены виды, включенные в список только по литературным данным].

Подсем. Rhyssalinae: *Oncophanes minutus* (Wesmael).

Подсем. Doryctinae: *Ontsira imperator* (Haliday); *Doryctes leucogaster* (Nees), *D. striatellus* (Nees), *D. undulatus* (Ratzeburg); *Heterospilus austriacus* (Szépligeti), *H. tauricus* Telenga, *H. zaykovi* van Achterberg; **Hecabolus sulcatus* Curtis; **Spathius phymatodis* Fischer, *S. radzayanus* Ratzeburg, *S. rubidus* (Rossi).

Подсем. Exothecinae: **Phaenodus pallipes* (Foerster); **Pambolus biglumis* (Haliday); *Dimeris mira* Ruthe; *Rhysipolis hariolator* (Haliday), *Rh. meditator* (Haliday); **Clinocentrus excubitor* (Haliday), **C. exsertor* (Nees), *C. vestigator* (Haliday); *Hormius moniliatus* (Nees), *H. similis* Szépligeti; *Colastes (Colastes) braconius* Haliday, *C. (C.) flavitarsis* (Thomson), *C. (Xenarcha) abnormis* (Wesmael), **C. (X.) brevipetiolatus* Tobias, *C. (X.) lustrator* (Haliday).

Подсем. Gnamptodontinae: *Gnamptodon decoris* (Foerster).

Подсем. Rogadinae: *Aleiodes (Aleiodes) bicolor* (Spinola), *A. (A.) circumscriptus* (Nees), *A. (A.) flavicorpus* Belokobylskij, *A. (A.) gastritor* (Thunberg), *A. (A.) jakowlewi* (Kokoujev), *A. (A.) nigriceps* Wesmael, *A. (A.) vittiger* Wesmael, *A. (Chelonorhogas) dimidiatus* (Spinola), *A. (Ch.) dissector* (Nees), *A. (Ch.) ductor* (Thunberg), *A. (Ch.) eurinus* (Telenga), *A. (Ch.) gasterator* (Jurine), *A. (Ch.) miniatus* (Herrich-Schäffer), **A. (Ch.) pulchripes* Wesmael.

Подсем. Braconinae: *Bracon (Bracon) intercessor* Nees, *B. (B.) kosak* Telenga, *B. (B.) longicollis* (Wesmael), *B. (B.) luteator* Spinola, *B. (B.) nigratus* (Wesmael), *B. (B.) subglaber* Szépligeti, *B. (B.) trucidator* Marshall, *B. (B.) variegator* Spinola, *B. (Cyanopterobracon) fallax* Szépligeti, *B. (C.) illyricus* Marshall, **B. (Foveobracon) biimpessus* Telenga, *B. (Glabrobracon) anthracinus* Nees, *B. (G.) atrator* Nees, *B. (G.) cingulator* Szépligeti, *B. (G.) obscurator* Nees, *B. (G.) osculator* Nees, *B. (G.) pineti* Thomson, *B. (G.) popovi* Telenga, *B. (G.) variator* Nees, *B. (Habrobracon) nigricans* (Szépligeti), *B. (Lucobracon) larvicida* (Wesmael), *B. (Rostrobracon) urinator* (Fabricius); *Cyanopterus flavator* (Fabricius), **C. curvatus* (Telenga), **C. nigrator* (Zetterstedt), *Iphiaulax impostor* (Scopoli); *I. tauricus* Shestakov, *I. umbraculator* (Nees); *Vipio insectator* Kokujev, *V. intermedius* Szépligeti, *V. sareptanus* Kawall, **V. terrefactor* (Villers), **V. nominator* (Fabricius); *Atanycolus initiator* (Fabricius), *A. fulviceps* (Kriechbaumer), *A. genalis* (Thomson), *A. neesii* (Marshall), *A. sculpturatus* (Thomson); *Pseudovipio castrator* (Fabricius), *P. inscriptor* (Nees); *Coeloides rossicus* (Kokujev), *C. unguularis* Thomson; *Glyptomorpha discolor* (Thunberg), *G. pectoralis* (Brullé).

Обсуждение и заключение

На Южном Урале наиболее изучена фауна круглоротых браконид Челябинской области благодаря имеющимся большим сборам из Ильменского и Восточно-Уральского заповедников, располагающихся в предлесостепной подзоне хвойных и березовых лесов южной тайги. Здесь выявлен 51 вид круглоротых браконид, среди которых наибольшее число видов указывается для рода *Aleiodes* (11), включая *A. flavicorpus*, ранее отмечавшийся только на Дальнем Востоке России. В фауны области обнаружено немалое число широко распространенных бореальных видов из родов *Colastes* Haliday (5), *Heterospilus* Haliday (2), *Coeloides* Wesmael (2), *Doryctes* Haliday (3), *Spathius* Nees (3) и *Clinocentrus* Thomson (3). Однако наибольший интерес представляют находки здесь представителей степной фауны: *Vipio intermedius*, *V. sareptanus*, *Pseudovipio castrator*, *P. inscriptor*, а также редкого в фауне России *Iphiaulax umbraculator*. В области обнаружено небольшое число видов крупного рода *Bracon* (8), что скорее всего связано с еще недостаточной изученностью ее фауны.

Интересна фауна круглоротых браконид Оренбургской области (всего здесь обнаружен 41 вид), характеризующаяся увеличением числа степных видов (*Glyptomorpha discolor*, *G. pectoralis*, *Pseudovipio castrator*, *P. inscriptor*, *V. insectator*), собранных преимущественно в полевой степи. Из этой области впервые для фауны России указывается *I. tauricus*. В рассмотренном регионе по числу видов преобладают представители рода *Bracon* (17), среди которых, в частности, обнаружены и степные *Bracon fallax*, *B. trucidator*, *B. luteator* и *B. popovi*. В лесостепных районах области отмечены широко распространенные виды из родов *Atanycolus* Foerster (4) и *Cyanopterus* Haliday (3), а также найден редкий для России *Bracon kosak*.

Фауна Башкортостана изучена еще весьма слабо и для нее отмечено всего 11 видов. Однако здесь в подзоне широколиственных лесов обнаружены редкие для фауны России *Heterospilus zaykovi* и *Dimeris mira*; отсюда же по литературным данным указываются *Vipio nominator* и *Bracon biimpressus* (Тобиас и др., 1986а).

В фауне Южного Урала (во всех его регионах) обильно представлены такие палеарктические виды, как *Aleiodes bicolor*, *A. circumscriptus*, *Bracon urinator*, *B. intercessor*, *B. pineti*, *Iphiaulax impostor*, *Doryctes leucogaster*, *D. striatellus*, *Hormius moniliatus*, *Oncophanes minutus* и др.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю признательность П.В. Рудоискателю, Е.Ю. Захаровой, Д.А. Подгорбунских и С.А. Максимову за предоставленные для изучения материалы, собранные на территории Южного Урала. Автор благодарен В.И. Тобиасу и С.А. Белокобыльскому за помощь в определении и за возможность изучения коллекции Зоологического института РАН (С-Петербург). Автор особо признателен В.А. Козлову за организацию экспедиции на Южный Урал в 2007 г. Работа частично выполнена при поддержке гранта РФФИ – Урал (№ 07–04–96096).

Литература

- Белокобыльский С.А., Тобиас В.И. 1998. Введение // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые*. Владивосток, **4(3)**: 8–26.
- Белокобыльский С.А., Тобиас В.И., Тэгер А., Шарки М.Дж. 1998. 54. Сем. Braconidae – Бракониды // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые*. Владивосток, **4(3)**: 8–656.
- Белокобыльский С.А., Тобиас В.И. 2000. 54. Сем. Braconidae – Бракониды // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые*. Владивосток, **4(4)**: 8–571.
- Белокобыльский С.А., Тобиас В.И. 2007. 54. Сем. Braconidae – Бракониды. 9. Подсем. Alysiniinae. Группа родов, близких к Aspilota. // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые*. Владивосток, **4(5)**: 9–133.
- Горчаковский П.Л. 1968. Растительность // *Урал и Приуралье*. М.: 111–261.
- Костромина Т.С. 2007. К фауне круглоротых браконид (Hymenoptera, Braconidae: Cyclostomi) Среднего и Южного Урала // *Горные экосистемы и их компоненты. Труды международной конференции*. М, **2**: 67–69.
- Костромина Т.С. 2008. Фауна наездников (Hymenoptera, Braconidae) Оренбургской области: предварительный список видов семейства Braconidae // *Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Материалы IV международной конференции «Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий»*. Оренбург, **7**: 95–98.
- Костромина Т.С. 2010. К познанию «круглоротых» браконид (Hymenoptera: Braconidae) Южного Урала // *II Симпозиум стран СНГ по перепончатокрылым насекомым, Россия, Санкт-Петербург, 13–17 сентября 2010 г.; 8-й Коллоквиум Российской секции Международного союза исследователей общественных насекомых (IUSSI)*, Санкт-Петербург, 18–19 сентября 2010 г. Программа и тезисы докладов. СПб: 78.
- Матвеев А.К. 1990. Вершины каменного пояса: Название гор Урала. Челябинск: Южно-Уральское книжное издательство. 288 с.
- Тобиас В.И., Белокобыльский С.А., Котенко А.Г. 1986а. Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые. Сем. Braconidae. Т. 3. Ч. 4. Л.: Наука. 500 с.
- Тобиас В.И., Якимавичюс А.Б., Кирияк И.Г. 1986б. Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые. Сем. Braconidae. Т. 3. Ч. 5. Л.: Наука. 308 с.
- Yu D.S., van Achterberg C., Horstmann K. 2005. World Ichneumonoidea 2004. Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. CD/DVD. Taxapad, Vancouver, Canada. www.taxapad.com

Зоогеография дорожных ос (Hymenoptera: Pompilidae) Дальнего Востока России

В.М. Локтионов, А.С. Лелей

Zoogeography of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae) of the Russian Far East

V.M. Loktionov, A.S. Lelej

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия.

Institute of Biology and Soil Science, Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch, Vladivostok, 690022 Russia. E-mail: pompilidaefer@mail.ru; lelej@biosoil.ru

Резюме. На Дальнем Востоке России отмечено 114 видов дорожных ос из 23 родов. В результате ареалогического анализа выделено 9 типов ареалов, объединенных в 4 комплекса: бореальный, центральноазиатский, восточноазиатский и полирегиональный. Основу фауны дорожных ос Дальнего Востока России составляют восточноазиатский (45.7 %) и бореальный (40.5 %) комплексы. Анализ географического распространения показал разделение фауны на северную континентальную, южную континентальную и южную островную. Таксономическое разнообразие дорожных ос увеличивается с севера на юг.

Ключевые слова. Pompilidae, дорожные осы, зоогеография, Дальний Восток России.

Abstract. One hundred and fourteen species of spider wasps of 23 genera recorded from the Russian Far East. There are nine types of the ranges united in four complexes: boreal, Central Asian, East Asian and multiregional. The base of spider wasps fauna of the Russian Far East consists of East Asian (45.7 %) and boreal (40.5 %) complexes. The analysis of geographical distribution shows the division of fauna into north continental, south continental and south insular. The taxonomic diversity of spider wasps increases from north to south.

Key words. Pompilidae, spider wasps, zoogeography, Russian Far East.

Введение

Дорожные осы (Pompilidae) насчитывают в мировой фауне около 5000 видов, относящихся к более чем 230 родам из 4 подсемейств. Они распространены всесветно, но наиболее многочисленны в тропиках (Pitts et al., 2006). В России встречаются 204 вида из 30 родов (Тобиас, 1978; Лелей, 1995, 2000), из них на Дальнем Востоке – 114 видов из 23 родов.

Дорожные осы ведут одиночный образ жизни. Самки гнездятся в земле, древесине, стеблях трав или делают лепные гнезда из глины на камнях, ветвях и стволах деревьев, а также нижней стороне листьев. Самки дорожных ос охотятся на пауков, которые служат кормом для их личинок.

Среди дорожных ос есть и клептопаразиты (*Ceropalinae*, *Evagetes* Lep., *Poecilagenia* Haupt), использующие добычу (пауков) других дорожных ос для выкармливания своего потомства.

Первые работы по исследованию дорожным осам Дальнего Востока России были опубликованы в XIX – начале XX вв. (Motschulsky, 1860; Radoszkowski, 1887; Matsumura, 1911). Важный этап связан с именем В.В. Гуссаковского, который описал отсюда род и 15 видов новых для науки, а также впервые указал 14 видов (Гуссаковский, 1926, 1929, 1930, 1931; Gussakovskij, 1932). В изучение фауны Курильских островов внесли вклад японские энтомологи (Ishikawa, 1966, 1969; Kuwayama, 1967). Начиная с 1985 г. описано 28 новых для науки видов, а еще 44 впервые указаны для данной территории (Лелей, 1985, 1986а, б, 1988, 1990а, б, 2000, 2005; Lelej, 2001; Локтионов, Лелей, 2009; Локтионов и др., 2009; Петрова, Лелей, 2005; Lelej, Loktionov, 2008, 2009; Loktionov, 2010; Lelej, Yamane, 1992, 1994; Lelej et al., 1994; Kurzenko et al., 1995). В «Определителе насекомых Дальнего Востока России» приведены определительные таблицы 23 родов и 107 (Лелей, 1995).

Материал и методика

Основу работы составляет фондовая коллекция Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), собранная за последние 40 лет многими сборщиками на территории России и сопредельных странах и насчитывающая более 15000 экземпляров дорожных ос, в том числе 8500 – с Дальнего Востока России. Используются материалы из коллекций Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) и Зоологического музея МГУ (Москва). Статистическая обработка данных проведена с использованием программ PAST (версия 1.57) (Hammer et al., 2006) и Microsoft Excel. В качестве меры сходства использован коэффициент Чекановского-Сьеренсена, рекомендованный для сравнения фаун (Песенко, 1982). Ареалогический анализ основан на схеме разделения Палеарктики, предложенной А.П. Семеновым-Тян-Шанским (1935).

Особенности распространения дорожных ос по регионам Дальнего Востока России

На основании изученного материала и литературных данных подготовлена таблица распространения дорожных ос по 9 регионам Дальнего Востока России, на основании которой составлена матрица сходства, представленная в виде ординации в пространстве двух основных координат. Фауна дорожных ос Дальнего Востока России разделена на северную (Камчатка, Магаданская область) и южную (юг Хабаровского края, Амурская область, Приморский край) материковые и островную (Южный Сахалин, Южные Курилы) части (рис. 1). Фауна дорожных ос Серного Сахалина занимает промежуточное положение между северной материковой и островной фаунами, а фауна Чукотки, представленная небольшим числом бореальных видов, заняла обособленное положение.

Числа таксонов дорожных ос в регионах Дальнего Востока России представлено на рис. 2. Таксономическое разнообразие помпидид значительно увеличивается по градиенту север-юг. Число родов и видов (в скобках) в Приморском крае в 1.5 (1.8) раза больше по сравнению с Амурской областью, в 1.6 (1.8) раза – с Хабаровским краем, в 2.5 (4.9) раза – с Магаданской областью, в 3.8 (8.5) раза – с Камчаткой и в 7.6 (17) раза – с Чукоткой.

Ареалогический анализ фауны

Ареалогический анализ фауны дорожных ос Дальнего Востока России предварительно был сделан на основе поясно-секторной системы подразделения Палеарктики (Емельянов, 1974), что уже ранее было сделано на примере подсем. *Perpinae* (Лелей, 1990а). Однако схема подразделения Палеарктики, предложенная А.П. Семеновым-Тян-Шанским (1935), особенно ее Палеархеарктической подобласти, оказалась более удачной и лучше отражающей особенности распространения дорожных ос на Дальнем Востоке России. Во многом границы провинций Палеархеарктической подобласти Семенова-Тян-Шанского совпадают с флористическими провинциями Восточноазиатской флористической области (Takhtajan, 1986).

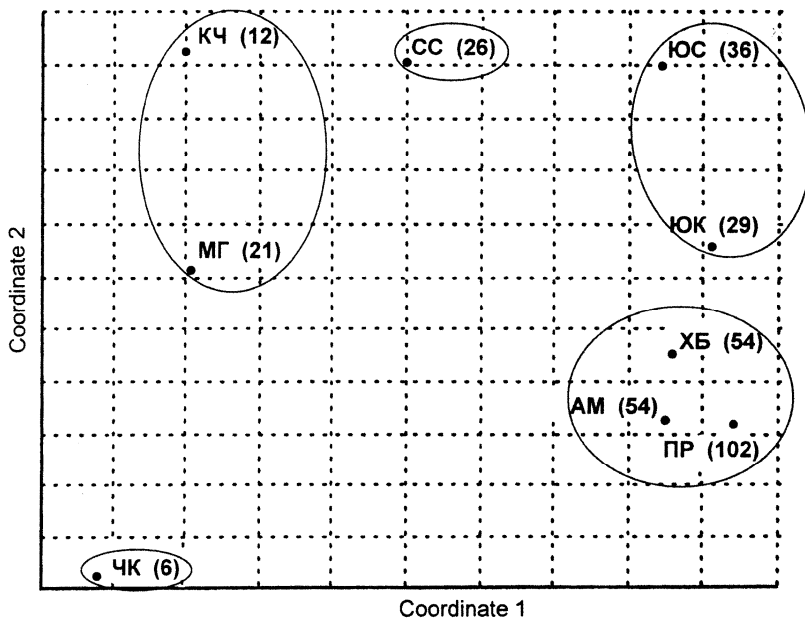


Рис. 1. Ординация фаун дорожных ос регионов Дальнего Востока России.

Используемые сокращения: АМ – Амурская область, КЧ – полуостров Камчатка, МГ – Магаданская область и север Хабаровского края, ПР – Приморский край, ЮС – Южный Сахалин (южнее 48° с.ш., включая о-в Монерон), СС – Северный Сахалин (севернее 48° с.ш.), ХБ – юг Хабаровского края (южнее р. Тугур, включая Еврейскую АО), ЧК – Чукотка (включая север бывшего Корякского АО), ЮК – южные Курильские острова (южнее пролива Буссоль).

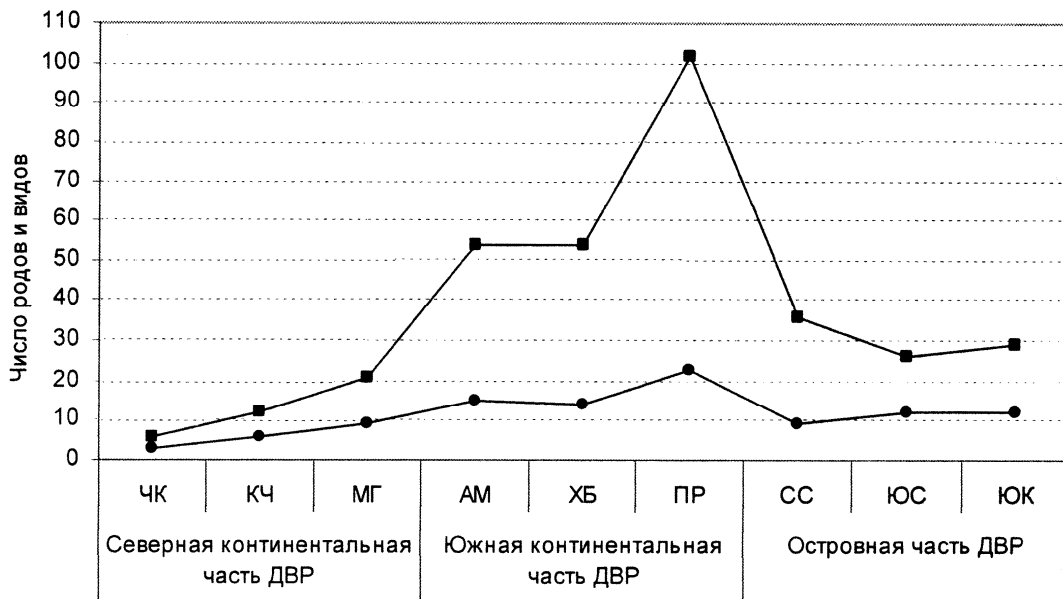


Рис. 2. Число родов и видов дорожных ос в регионах Дальнего Востока России.

Примечание. ● – роды, ■ – виды. Сокращения регионов как на рис. 1.

В результате анализа выделено 9 типов ареалов, объединенных в 4 комплекса. Б о р е - а л ь н ы й комплекс (47 видов; 40.5 % всей фауны) представлен 3 типами ареалов.

1. Голарктический ареал (4 вида, 3.5 %) имеют виды, распространенные в Палеарктической и Неарктической областях: *Arachnospila fumipennis* (Zett.), *Evagetes crassicornis* (Shuck.), *Anoplius nigerrimus* (Scop.), *A. tenuicornis* (Tourn.).

2. Транспалеарктический ареал (35 видов; 30.1 %) имеют виды, широко распространенные в Палеарктической области: *Ceropales maculate* (F.), *C. variegata* (F.), *Aporus unicolor* Spin., *Homonotus sanguinolentus* (F.), *Eoferreola manticata* (Pallas), *E. rhombica* (Christ), *Batozonellus lacerticida* (Pallas), *Episyron albonotatum* (Vander Linden), *E. candiotum* (Wahis), *E. rufipes* (L.), *Arachnospila abnormis* (Dahl.), *A. anceps* (Wesm.), *A. malaisei* (Nord. et Fors.), *A. minutula* (Dahl.), *A. spissa* (Schjødte), *A. trivialis* (Dahl.), *A. usurata* (Blüthgen), *Evagetes dubius* (Vander Linden), *E. littoralis* (Wesm.), *E. pectinipes* (L.), *E. proximus* (Dahl.), *E. sahlbergi* (F. Mor.), *E. tumidosus* (Tourn.), *Anoplius concinnus* (Dahl.), *A. infuscatus* (Vander Linden), *A. samariensis* (Pallas), *A. viaticus* (L.), *Caliadurgus fasciatellus* (Spin.), *Priocnemis minuta* (Vander Linden), *P. parvula* Dahl., *Dipogon bifasciatus* (Geoffr.), *D. vechti* Day, *Auplopus carbonarius* (Scop.), *Poecilagenia rubricans* (Lep.), *P. sculpturata* (Kohl).

3. Восточносибирский ареал (8 видов; 6.9 %) имеют виды, распространенные по всему Дальнему Востоку России, на юге Восточной Сибири и на японских островах Хоккайдо и Хонсю: *Arachnospila kurentzovi* Lelej, *Evagetes deirambo* Ishikawa, *E. sikhotealinensis* (Lelej), *Anoplius petiolaris* Guss., *Priocnemis fenestrata* (Guss.), *P. japonica* Guss., *P. yasumatsui* Ishikawa, *P. unicolor* (Guss.).

Ц е н т р а л ь н о а з и а т с к и й комплекс (11 видов; 9.5 %) представлен 1 типом ареала.

4. Турано-монгольский ареал имеют виды, распространенные в Туркменистане, Казахстане и Монголии и заходящие на юг Дальнего Востока России, юг Восточной Сибири и на о. Хонсю (Япония): *Ceropales bicoloripes* Móczár, *Arachnospila amurensis* (Motsch.), *A. mongolica* Móczár, *A. mongolopinata* Wolf, *A. mongolospissa* Wolf et Móczár, *Evagetes ishikawai* Lelej, *Cryptocheilus gyrifrons* (F. Mor.), *C. manchurianus* Yasum., *Priocnemis amurensis* Lelej, *P. pseudopogonia* Guss., *Dipogon petiolatus* Lelej.

В о с т о ч н о а з и а т с к и й комплекс (51 вид; 45.7 %) представлен 3 типами ареалов.

5. Маньчжурский ареал (18 видов; 17.2 %) имеют виды, распространенные на материковой части юга Дальнего Востока России (Маньчжурская провинция Палеархейктической подобласти): *Ceropales magnifica* Guss., *Agenioideus amurensis* (Guss.), *A. udegeicus* Lelej, *Arachnospila eoabnormis* Lelej, *A. wolffi* Lelej, *Eopompilus luteus* Lelej, *Priocnemis belokobylskii* Lelej, *P. ghilarovi* Lelej, *P. gussakovskii* Lelej, *P. pseudojaponica* Lelej, *Auplopus mandshuricus* Lelej, *A. pacificus* Lelej, *A. yasumatsui* Lelej, *Mesagenia antropovi* Lelej, *Dipogon bokhaicus* Lelej, *D. rossicus* Lelej, *Poecilagenia shimizui* Lelej, *Machaerothrix ussuriensis* Lelej.

6. Сахалино-куруло-японский ареал (4 вида; 3.5 %) имеют виды, распространенные на островах юга Дальнего Востока России, а также на островах Хоккайдо и северной части Хонсю (Япония): *Episyron kurilense* Lelej, *Arachnospila eisukei* (Ishikawa), *A. kuwayamai* (Ishikawa), *Dipogon kurilensis* Lelej.

7. Широкораспространенный палеархейктический ареал (29 видов; 25.0 %) имеют виды, широко распространенные на юге Дальнего Востока России, в Японии, Корее, а также в Северо- и Юго-Восточном Китае (Палеархейктическая подобласть): *Homonotus iwatai* Yasum., *Parabatozonus jankowskii* (Rad.), *Agenioideus pacificus* Lelej, *A. rufus* Haupt, *Anoplius carbonicolor* (Guss.), *Arachnospila ainu* Lelej, *A. subvittata* (F. Mor.), *A. ussuriensis* (Guss.), *Evagetes orientalis* Lelej et Loktionov, *Anoplius eous* Yasum., *A. fratellus* (Pérez), *A. iwatai* Yasum., *A. ryukyuensis* Tsun., *A. sachalinensis* Lelej, *Cryptocheilus maruyamai* Ishikawa, *Caliadurgus ussuriensis* (Guss.), *Ctenopriocnemis filicornis* Ishikawa, *Eopompilus internalis* (Mats.), *E. minor* Guss., *Priocnemis cyphonota* Pérez, *P. mitakensis* Ishikawa, *P. ussuriensis* Lelej, *Dipogon albicypeatus* Lelej, *D. immarginatus* (Guss.), *D. nipponicus* (Yasum.), *D. ro-mankovae* Lelej, *Poecilagenia hirashimai* (Ishikawa), *Auplopus pygialis* (Pérez), *A. takahihoi* (Yasum.).

П о л и р е г и о н а л ь н ы й комплекс (5 видов; 4.3 %) представлен 2 типами ареалов.

8. Ориентально-палеарктический ареал (4 вида; 3.4 %) имеют виды, распространенные в Палеарктической и Ориентальной областях: *Ceropales pygmaea* (Kohl), *Episyron arrogans* (Smith), *Anoplius separatus* (Haupt), *Auplopus constructor* (Smith).

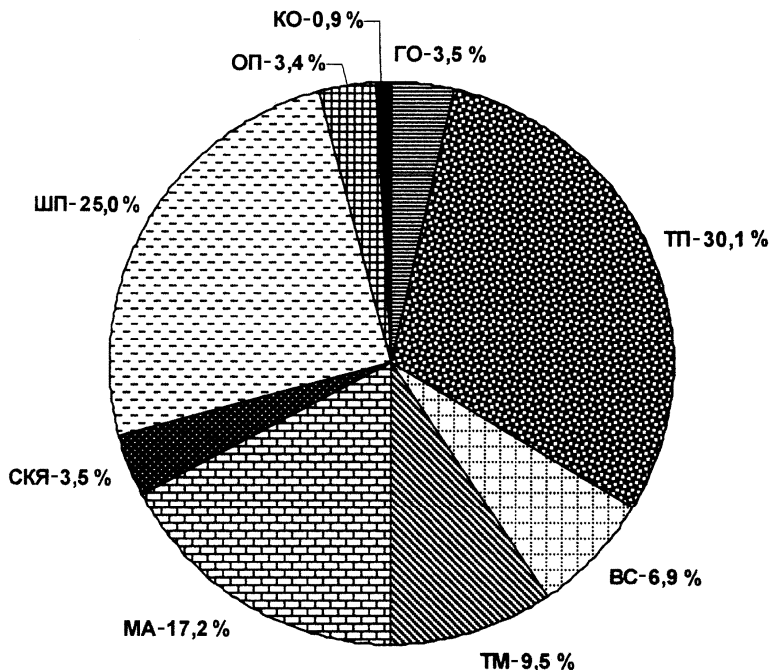


Рис. 3. Состав фауны дорожных ос Дальнего Востока России по типам ареалов в процентном отношении.

Обозначения типов ареалов. Бореальный комплекс: BC – восточносибирские, ГО – голарктические, TP – транспалеарктические; центральноазиатский комплекс: TM – турано-монгольские; восточноазиатский комплекс: MA – маньчжурские, СКЯ – сахалино-курило-японские, ШП – широкораспространенные палеарктические; полирегиональный комплекс: ОП – ориентально-палеарктические, КО – космополиты.

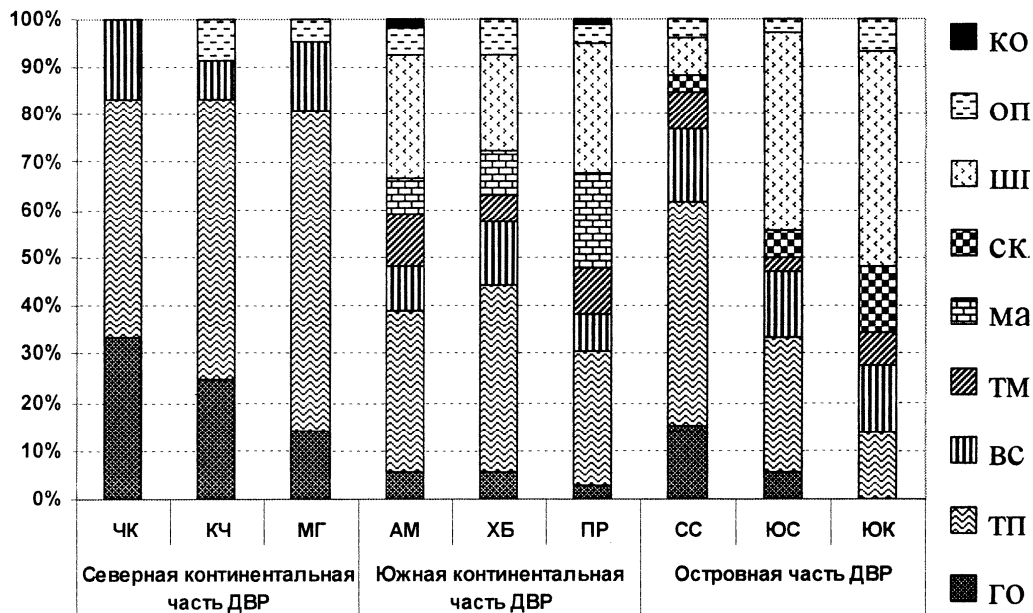


Рис. 4. Соотношение зоогеографических групп дорожных ос в регионах Дальнего Востока России.

Примечание. Сокращение регионов как на рис. 1, а типов ареалов – как на рис. 3.

9. Космополитный ареал (1 вид; 0.9 %) характерен для распространенного всесветно *Pompilus cinereus* (F.).

Основу фауны дорожных ос Дальнего Востока России образует виды восточноазиатского (49.1 %) и бореального (40.5 %) комплексов (рис. 3, 4). Ядром восточноазиатского комплекса являются широкораспространенные палеаркхейрктические виды (25.0 %), однако достаточно хорошо здесь представлены и маньчжурские виды – условные эндемики (17.2 %). Так, 12 видов распространены только на юге Приморского края (*Agenioideus udegeicus*, *Arachnospila wolffi*, *Eopompilus luteus*, *Priocnemis ghilarovi*, *P. pseudojaponica*, *Auplopus mandshuricus*, *A. yasumatsui*, *Dipogon bokhaicus*, *D. rossicus*, *Mesagenia antropovi*, *Poecilagenia shimizui*, *Machaerotherix ussuriensis.*), 4 вида – в Приморском и Хабаровском краях и в Амурской области (*Ceropales magnifica*, *Agenioideus amurensis*, *Arachnospila eoabnormis*, *Priocnemis belokobylskii*) и 2 вида – на юге континентальной части Дальнего Востока и в Южной Корее (*Priocnemis gussakovskii* и *Auplopus pacificus*). Возможно в дальнейшем эти виды будут найдены и в сопредельных районах Китая. Сахалино-курило-японские виды эндемичны для островной части Дальнего Востока и севера японских островов и представлены в фауне незначительно (3.5 %), причем из них 2 вида (*Episyron kurilense* и *Dipogon kurilensis*) распространены только на Южных Курилах. Бореальный комплекс включает преимущественно транспалеарктическими видами (30.1 %), в то время как голаркты и восточносибирские виды составляют небольшой процент (3.5 % и 6.9 % соответственно). Центральнoазиатский комплекс представлен турано-монгольскими видами, составляющими 9.5 % от общего состава фауны Дальнего Востока. Полирегиональный комплекс, доля которого составляет всего 4.3 %, включает в себя 1 космополитный и 4 ориентально-палеарктических вида.

Заключение

В фауне дорожных ос Дальнего Востока России можно выделить 3 комплекса: северный и южный континентальный и южный островной. Фауна северных регионов (Чукотка, Камчатка и Магаданская область) состоит преимущественно из бореальных видов, хотя сюда проникает и 1 ориентально-палеарктический вид (*Anoplius separatus*). Фауна южных континентальных регионов (Амурская область, юг Хабаровского и Приморский края) характеризуется уменьшением числа бореальных видов и появлением значительного числа теплолюбивых видов из восточно- и центральноазиатского комплексов. Важной особенностью этой фауны является обилие эндемичных видов (Приморский край – 12, Приамурье – 4, Приамурье и Южная Корея – 2). Ядром южной островной фауны (Южный Сахалин и Южные Курилы) являются восточноазиатские виды: широкораспространенные палеаркхейрктические и эндемичные сахалино-курило-японские, 2 из которых обитают только на Южных Курилах. Фауна Северного Сахалина занимает промежуточное положение между северной континентальной и южной островной фаунами, что связано с преобладанием в ее составе бореальных видов.

Особенностью дальневосточной фауны является то, что в ее состав входят виды из 3 родов (*Parabatozonus* Yasum., *Stenopriocnemis* Ishikawa и *Eopompilus* Guss.) и 2 подродов рода *Dipogon* Fox (*Nipponodipogon* Ishikawa и *Stigmatodipogon* Ishikawa), эндемичных для Восточной Палеарктики. Наличие на юге Дальнего Востока представителей 2 ориентальных родов (*Mesagenia* Haupt и *Machaerotherix* Haupt) свидетельствуют о связях палеарктической фауны Дальнего Востока России с фауной Ориентальной области. Анализ таксономического разнообразия дорожных ос показал 5 степеней разнообразия (с севера на юг): 6 видов (Чукотка), 12–21 вид (Камчатка, Магаданская область, север Хабаровского края), 26–36 видов (Сахалин и Южные Курилы), 54 вида (Амурская область и юг Хабаровского края) и 100 видов (Приморский край). Наблюдаемое увеличение числа таксонов с севера на юг совпадает с основными закономерностями, выявленными ранее для всех насекомых Дальнего Востока России (Лелей, Стороженко, 2010).

Благодарности

Благодарим кураторов энтомологических коллекций С.А. Белокобыльского (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и В.А. Антропова (Зоологический музей МГУ, Москва) за воз-

возможность изучения типового и сравнительного материала. Мы признательны С.Ю. Стороженко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток) за критические замечания. Работа поддержана грантами РФФИ (№ 08–04–00184) и Дальневосточного отделения РАН (№ 09–I–П23–09, 09–III–А–06–174).

Литература

- Гуссаковский В.В. 1926. Новые и малоизвестные виды Pompilidae (Hymenoptera) // *Русское энтомологическое обозрение*, **20**(3–4): 250–259.
- Гуссаковский В.В. 1929. Новые виды семейства Psammocharidae (Hymenoptera). I. // *Русское энтомологическое обозрение*, **23**(1–2): 1–10.
- Гуссаковский В.В. 1930. Новые виды семейства Psammocharidae (Hymenoptera). II. // *Русское энтомологическое обозрение*, **24**(1–2): 78–85.
- Гуссаковский В.В. 1931. Обзор рода *Ceropales* Latreille (Hymenoptera, Psammocharidae) // *Ежегодник Зоологического музея АН СССР*, **32**: 1–27.
- Емельянов А.Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // *Энтомологическое обозрение*, **53**(3): 497–522.
- Лелей А.С. 1985. Осы семейства Ceropalinae (Hymenoptera) Дальнего Востока СССР // *Таксономия и экология членистоногих Дальнего Востока*. Владивосток: 71–74.
- Лелей А.С. 1986а. К познанию дорожных ос подсемейства Pepsinae (Hymenoptera, Pompilidae) Дальнего Востока // *Систематика и экология насекомых Дальнего Востока*. Владивосток: 73–82.
- Лелей А.С. 1986б. Дорожные осы родов *Dipogon* Fox и *Poecilageniella* Ishikawa (Hymenoptera, Pompilidae) Дальнего Востока // *Энтомологическое обозрение*, **65**(4): 799–808.
- Лелей А.С. 1988. Дорожные осы рода *Priocnemis* Schiödte (Hymenoptera, Pompilidae) Дальнего Востока СССР // *Труды Всесоюзного энтомологического общества (Систематика насекомых и клещей)*, **70**: 74–87.
- Лелей А.С. 1990а. Дорожные осы подсемейства Pepsinae (Hymenoptera, Pompilidae) Дальнего Востока СССР // *Материалы X съезда Всесоюзного энтомологического общества 11–15 сентября 1989 г.* Ленинград: 80–81.
- Лелей А.С. 1990б. Новые и малоизвестные виды дорожных ос (Hymenoptera, Pompilidae) с Дальнего Востока СССР // *Новости систематики насекомых Дальнего Востока*. Владивосток: 71–78.
- Лелей А.С. 1995. Сем. Pompilidae – Дорожные осы // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылые, скорпионницы, перепончатокрылые*. СПб: Наука, **4**(1): 261–264.
- Лелей А.С. 2000. Сем. Pompilidae – Дорожные осы. Дополнение // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылые, скорпионницы, перепончатокрылые*. Владивосток: Дальнаука, **4**(4): 615–624.
- Лелей А.С. 2005. Дорожные осы (Hymenoptera, Pompilidae) острова Сахалин // *Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта)*. Часть 2. Владивосток: 122–140.
- Лелей А.С., Стороженко С.Ю. 2010. Таксономическое разнообразие насекомых Дальнего Востока России // *Энтомологическое обозрение*, **89**(1): 219–233.
- Локтионов В.М., Лелей А.С. 2009. Обзор рода *Evagetes* Lepelletier, 1845 (Hymenoptera, Pompilidae) фауны России // *Евразийский энтомологический журнал*, **8**(4): 387–398.
- Локтионов В.М., Лелей А.С., Квест М. 2009. Семейство Pompilidae – Дорожные осы // *Насекомые Лазовского заповедника*. Владивосток: 226–229.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 136 с.
- Петрова Л.К., Лелей А.С. 2005. Биология и поведение дорожной осы *Auplopus takachihoi* (Yasumatsu, 1943) (Hymenoptera, Pompilidae) в Приморском крае // *Евразийский энтомологический журнал*, **4**(3): 173–182.
- Семенов-Тянь-Шанский А.П. 1935. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // *Труды Зоологического института*, **2**(2–3): 397–410 + карта.
- Тобиас В.И. 1978. Надсем. Pompiloidea // *Определитель насекомых европейской части СССР*. Л.: Наука, **3**(1): 83–147.
- Gussakovskij V. 1932. Verzeichnis der von Herrn Dr. R. Malaise im Ussuri und Kamtschatka gesammelten aculeaten Hymenopteren // *Arkiv för Zoologi*, **24A**(10): 1–66.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2006. Paleontological statistics (Version 1.57). 78 p.
- Ishikawa R. 1966. Descriptions of the new spider wasps in the genera *Pompilus* and *Clistoderes*, with notes on the subgenus *Ceratocnemis* Wolf, 1960 (Hymenoptera, Pompilidae) // *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, **9**(2): 85–99.

- Ishikawa R. 1969. On the Japanese subspecies of *Pompilus (Arachnospila) fumipennis* Zetterstedt (Hymenoptera, Pompilidae) // *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, **12**(1): 1–3.
- Kurzenko N.V., Lelej A.S., Taeger A. 1995. Data to the fauna of the Aculeata of the Ussuri area (Hymenoptera, Sapygidae, Pompilidae, Vespidae) // *Beiträge zur Entomologie*, **45**: 299–305.
- Kuwayama S. 1967. Insect fauna of the Southern Kurile Islands. Sapporo: Hoku-noukai. 225 p.
- Lelej A.S. 2001. Spider wasps (Hymenoptera, Pompilidae) of the Kuril Islands // *International Symposium on Kuril Island Biodiversity*. Sapporo: 23–24.
- Lelej A.S., Loktionov V.M. 2008. A review of the genus *Poecilagenia* Haupt, 1927 (Hymenoptera, Pompilidae) of the Russia with the world catalogue of the species // *Far Eastern entomologist*, **190**: 1–16.
- Lelej A.S., Loktionov V.M. 2009. Review of the *Evagetes crassicornis* species-group (Hymenoptera: Pompilidae), with description of new species // *Zootaxa*, **2230**: 42–50.
- Lelej A.S., Yamane Sk. 1992. Spider wasps (Hymenoptera, Pompilidae) from Kyushu and the Ryukyus, southern Japan // *The Reports of the Faculty of Science Kagoshima University (Earth Sciences and Biology)*, **25**: 95–110.
- Lelej A.S., Yamane Sk. 1994. A review of the East Asian species of *Anoplius* Dufour (Hymenoptera, Pompilidae) // *The Reports of the Faculty of Science Kagoshima University (Earth Sciences and Biology)*, **27**: 229–244.
- Lelej A.S., Saigusa T., Chang, E.L. 1994. Spider wasps (Hymenoptera, Pompilidae) of Korea // *Russian Entomological Journal*, **3**(1–2): 135–148.
- Loktionov V.M. 2010. *Anoplius eous* Yasumatsu, 1936 (Hymenoptera, Pompilidae) is newly recorded from Russia // *Far Eastern entomologist*, **211**: 11–12.
- Matsumura S. 1911. Erster beitrage zur insekten-fauna von Sachalin // *The Journal of the College of Agriculture Tohoku Imperial University, Sapporo*, **4**: 97–104.
- Motschulsky V. (1859) 1860. Catalogue des insectes rapportés des environs du fle. Amour, depuis la Schilka jusqu'à Nikolaévsk, examinés et énumérés // *Bulletin de la Société Naturaliste de Moscou*, **32**(4): 487–507.
- Pitts J.P., Wasbauer M.S., von Dohlen C.D. 2006. Preliminary morphological analysis of relationships between the spider wasp subfamilies (Hymenoptera: Pompilidae): revisiting an old problem // *Zoologica Scripta*, **35**: 63–84.
- Radoszkowski O.I. 1887. Insecta in itinere cl.N. Przewalskii in Asia centrali. Novissime lecta // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, **21**: 41–52.
- Takhtajan A.L. 1986. Floristic Regions of the World. Berkeley: University of California Press. 522 p.

Фауна роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) бассейна Верхней и Средней Волги

М.В. Мокроусов

Fauna of digger wasps (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) of the Upper and Middle Volga basin

M.V. Mokrousov

Международный независимый эколого-политологический университет, ул. Нижегородская, 5, Нижний Новгород 603109, Россия.

International independent university of environmental and political sciences, Nizhegorodskaja str., 5, Nizhnij Novgorod 603109, Russia. E-mail: sphecid@inbox.ru

Резюме. В бассейне Верхней и Средней Волги выявлено 208 видов роющих ос, что значительно больше, чем на сопредельных территориях Восточной Европы.

Ключевые слова. Роющие осы, Верхняя Волга, Средняя Волга, фауна.

Abstract. In the Upper and Middle Volga basin there are 208 species of digger wasps. This number is much more than in neighboring territories of Eastern Europe.

Key words. Digger wasps, Upper Volga, Middle Volga, fauna.

Введение

Роющие осы (Spheciformes) – большая группа жалоносных перепончатокрылых из надсемейства Apoidea, которая включает около 9650 рецентных видов из 4 семейств, относящихся примерно к 315 родам. Больше всего их в тропиках, субтропиках и пустынях. В Южной и Центральной Европе обитает более 700 видов, а в Северной Европе – менее 200 (Lomholdt, 1984).

Бассейн Верхней и Средней Волги расположен в центральной части Восточно-Европейской равнины. Территория исследуемого района охватывает: области – Владимирская (Вл.), Ивановская (Ив.), Кировская (Кир.), Костромская (Кос.), Нижегородская (Ниж.), Ярославская (Яр.); республики – Марий Эл (Мар.), Мордовия (Мор.), Татарстан (Тат.), Чувашия (Чув.); она ограничена координатами: юг – 53°55'N, 45 29'E; север – 60 17'N, 47°40'E; запад – 57°58'N, 38°69'E; восток – 55 29'N, 53°53'E. Протяженность района исследования около 700 км с севера на юг и более 1000 км с запада на восток. Фауна и экология роющих ос этих мест освещается в следующих работах: *Владимирская обл.*: Гуссаковский, 1937; Немков, 1990, 2009; Каталог..., 2003; Красный список..., 2004 (2008); Ермилов, Мокроусов, 2010; *Ивановская обл.*: Pulawski, 1984; *Кировская обл.*: Круликовский, 1908; Гуссаковский, 1936; Шернин, 1960; Леви и др., 1974; Юферев и др., 2001; Юферев, 2004; *Костромская обл.*: Гуссаковский, 1927, 1936, 1937; Маршаков, 1979; Антропов, 1991; Немков, 1990, 2009; Pulawski, 1971; *Марий Эл*: Мокроусов, 2009; *Мордовия*: Редикорцев, 1938; Пла-

вильщиков, 1964; Анциферова, Добромислов, 1966; Ручин и др., 2007, 2009; Ручин, 2008; Мокроусов и др., 2009; Нижегородская обл.: Мокроусов, 2000а, 2000б, 2002, 2003а, 2003б, 2003в, 2004, 2008а, 2008б, 2008в; Ануфриев, Баянов, 2002; Немков, 2009; Ермилов, Мокроусов, 2010; Татарстан: Eversmann, 1849; Мейер, 1915; Гуссаковский, 1937; Фомичев, Миноранский, 1971; Барабанщиков и др., 1985; Сапаев, 1995а, 1995б, 1995в, 2004; Немков, 2007, 2009; Жуков, 2008; Мокроусов, 2008а; Ермилов, Мокроусов, 2010; Мокроусов, Вафин, 2010; Ярославская обл.: Кокуев, 1906; Шестаков, 1925; Гуссаковский, 1927, 1936, 1937; Немков, 1990, 1995, 2009; Pulawski, 1971.

Материал и методика

Основой для работы послужили сборы жалоносных перепончатокрылых автора преимущественно из Нижегородской области. Кроме того изучены коллекции: Зоологического музея МГУ (Москва); Зоологического института РАН (Санкт Петербург); Государственного природного биосферного заповедника «Керженский» (Нижний Новгород); Государственного природного заповедника «Присурский» (Чебоксары); кафедры зоологии биологического факультета и музея Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского; Биологического музея Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева; Музея Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича (Саранск); Зоологического музея Казанского государственного университета; частные коллекции В.А. Ануфриева, В.Н. Колмагорова, М.Л. Кривоногова, Г.И. Юферева, А.Р. Вафина, Л.В. Егорова, А.Ю. Березина, В.П. Лосманова, А.А. Ластухина и др. Всего изучено более 11000 экз. роющих ос. В приведенный ниже список включены только виды, материал по которым был изучен автором лично. В тексте использованы следующие сокращения для авторов видов: F. – Fabricius, Lep. – Lepeletier, L. – Linnaeus.

Список роющих ос

Семейство Ampulicidae

Триба Dolichurini

1. *Dolichurus corniculus* (Spinola, 1808) (Кир., Мар., Ниж., Чув.).

Семейство Sphecidae

Триба Ammophilini

2. *Ammophila campestris* (Latreille, 1809) (Ниж., Тат.). 3. *A. heydeni* Dahlbom, 1845 (Тат.). 4. *A. pubescens* Curtis, 1836 (Вл., Кир., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 5. *A. sabulosa* (L., 1758) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 6. *Podalonia affinis* (Kirby, 1798) (Ниж., Тат.). 7. *P. hirsuta* (Scopoli, 1763) (Кир., Кос., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 8. *P. luffii* Saunders, 1903 (Ниж., Тат.). 9. *P. tydei* (Guillou, 1841) (Ниж.).

Триба Sceliphriini

10. *Sceliphron (Hensenia) deforme* (F. Smith, 1856) (Ниж.). 11. *S. (Sceliphron) destillatorium* (Piller, 1807) (Вл., Мор., Ниж., Тат.).

Триба Sphecini

12. *Prionyx nudatus* (Kohl, 1885) (Ниж.). 13. *Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934 (Кир., Ниж., Тат., Чув.).

Семейство Crabronidae

Подсемейство Astatinae

14. *Astata boops* (Schrank, 1781) (Ив., Кир., Кос., Мар., Ниж., Чув., Яр.). 15. *A. kashmirensis* Nurse, 1909 (Ниж.). 16. *A. minor* Kohl, 1885 (Кир., Кос., Ниж.). 17. *Dryudella lineata* Mocsáry, 1879 (Ниж., Чув.). 18. *D. pinguis* (Dahlbom, 1832) (Вл., Кир., Ниж.). 19. *D. stigma* (Panzer, 1809) (Ниж.).

Подсемейство Vembicinae

Триба Alyssontini

20. *Alysson pertheesi* Gorski, 1852 (Кос., Мар., Ниж.). 21. *A. ratzeburgi* Dahlbom, 1843 (Кир., Ниж., Тат.). 22. *A. spinosus* (Panzer, 1801) (Кос., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 23. *Didineis lunicornis* (F., 1798) (Мар., Ниж., Яр.).

Триба Vembicini

24. *Argogorytes fargeii* (Shuckard, 1837) (Ниж., Тат., Яр.). 25. *A. mystaceus* (L., 1761) (Кос., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 26. *Bembecinus hungaricus* (Frivaldszky, 1876) (Тат.). 27. *B. tridens* (F., 1781) (Вл., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 28. *Bembix rostrata* (L., 1758) (Вл., Ив., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 29. *Gorytes fallax* Handlirsch, 1888 (Вл., Ниж., Чув.). 30. *G. laticinctus* (Lep., 1832) (Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 31. *G. neglectus* Handlirsch, 1895 (Ниж.). 32. *G. procrustes* Handlirsch, 1888 (Кос., Тат., Яр.). 33. *G. quadrifasciatus* (F., 1804) (Кир., Кос., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 34. *G. quinquecinctus* (F., 1793) (Вл., Кир., Кос., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 35. *G. quinquefasciatus* (Panzer, 1798) (Вл., Мор., Ниж., Чув.). 36. *G. sulcifrons* (A. Costa, 1867) (Тат.). 37. *Harpactus elegans* (Lep., 1832) (Вл., Ниж.). 38. *H. lunatus* (Dahlbom, 1832) (Мар., Ниж.). 39. *H. morawitzi* Radoszkowski, 1884 (Ниж.). 40. *H. tumidus* (Panzer, 1801) (Ниж., Чув.). 41. *Hoplisoides punctuosus* (Eversmann, 1849) (Ниж.). 42. *Stizus perrisi* Dufour, 1838 (Кир., Мор., Ниж., Тат.).

Триба Nyssonini

43. *Brachystegus scalaris* (Illiger, 1807) (Ниж.). 44. *Nysson dimidiatus* Jurine, 1807 (Ниж.). 45. *N. interruptus* (F., 1798) (Ниж., Яр.). 46. *N. maculosus* (Gmelin, 1790) (Вл., Ниж., Тат., Чув., Яр.). 47. *N. niger* Chevrier, 1868 (Вл., Ниж., Чув.). 48. *N. spinosus* (Forster, 1771) (Вл., Кос., Мор., Ниж., Тат., Яр.). 49. *N. tridens* Gerstaecker, 1867 (Ниж.). 50. *N. trimaculatus* (Rossi, 1790) (Ниж.).

Подсемейство Crabroninae

Триба Crabronini

51. *Crabro (Crabro) cribrarius* (L., 1758) (Ив., Кир., Ниж., Тат., Чув.). 52. *C. (C.) ingriscus* (F. Morawitz, 1888) (Ниж.). 53. *C. (C.) peltarius* (Schreber, 1784) (Вл., Кир., Ниж., Тат., Чув.). 54. *C. (C.) scutellatus* (Scheven, 1781) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 55. *Crossocerus (Ablepharipus) assimilis* (F. Smith, 1856) (Кир., Ниж., Чув.). 56. *C. (A.) congener* (Dahlbom, 1844) (Кир., Мар., Ниж., Чув.). 57. *C. (A.) podagricus* (Vander Linden, 1829) (Кир., Ниж., Тат.). 58. *C. (Acanthocrabro) vagabundus* (Panzer, 1798) (Кир., Ниж.). 59. *C. (Blepharipus) annulipes* (Lep. et Brullé, 1835) (Кир., Кос., Мар., Чув., Яр.). 60. *C. (B.) barbipes* (Dahlbom, 1845) (Кир., Мар., Ниж., Чув.). 61. *C. (Blepharipus) capitosus* (Shuckard, 1837) (Ниж.). 62. *C. (B.) cetratus* (Shuckard, 1837) (Кир., Ниж., Чув.). 63. *C. (B.) cinxius* (Dahlbom, 1838) (Кос.). 64. *C. (B.) leucostoma* (L., 1758) (Кир., Ниж.,). 65. *C. (B.) megacephalus* (Rossi, 1790) (Кос., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 66. *C. (B.) nigratus* (Lep. et Brullé, 1834) (Кос., Мар., Ниж.). 67. *C. (B.) walkeri* (Shuckard, 1837) (Кир., Ниж., Чув.). 68. *C. (Cuphopterus) binotatus* Lep. et Brullé, 1835 (Ниж.). 69. *C. (C.) subulatus* (Dahlbom, 1845) (Ниж., Чув.). 70. *C. (Hoplocrabro) quadrimaculatus* (F., 1793) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат.). 71. *C. (Crossocerus) distinguendus* (A. Morawitz, 1866) (Мар., Ниж., Тат.). 72. *C. (C.) elongatulus* (Vander Linden, 1829) (Кос., Мар., Ниж., Тат.). 73. *C. (C.) exiguus* (Vander Linden, 1829) (Ниж.). 74. *C. (C.) ovalis* Lep. et Brullé, 1835 (Кир., Ниж.). 75. *C. (C.) palmipes* (L., 1767) (Ниж., Чув.). 76. *C. (C.) pullulus* (A. Morawitz, 1866) (Мар., Ниж.). 77. *C. (C.) tarsatus* (Shuckard, 1837) (Мор.). 78. *C. (C.) varus* Lep. et Brullé, 1835 (Кир., Мар., Ниж.). 79. *C. (C.) wesmaeli* (Vander Linden, 1829) (Вл., Мар., Ниж., Чув.). 80. *Ectemnius (Cameronitus) nigratarsus* (Herrich-Schaeffer, 1841) (Ниж.). 81. *E. (Clytochrysus) cavifrons* (Thomson, 1870) (Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 82. *E. (C.) lapidarius* (Panzer, 1805) (Вл., Ив., Кир., Кос., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 83. *E. (C.) ruficornis* (Zetterstedt, 1838) (Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). 84. *E. (Hypocrabro) continius* (F., 1804) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 85. *E. (H.) rubicola* (Dufour et Perris, 1840) (Кир., Ниж.). 86. *E. (Metacrabro) cephalotes* (Olivier, 1792) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 87. *E. (M.) fossorius* (L., 1758) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). 88. *E. (M.)*

lituratus (Panzer, 1805) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). **89.** *E. (M.) spinipes* (A. Morawitz, 1866) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). **90.** *E. (s. str.) borealis* (Zetterstedt, 1838) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Чув.). **91.** *E. (Ectemnius) dives* (Lep. et Brullé, 1835) (Вл., Ив., Кир., Ниж., Тат., Чув.). **92.** *E. (E.) guttatus* (Vander Linden, 1829) (Вл., Кир., Мар., Ниж., Чув.). **93.** *E. (E.) rugifer* (Dahlbom, 1845) (Ниж., Тат.). **94.** *Entomognathus brevis* (Vander Linden, 1829) (Кир., Мар., Ниж., Чув.). **95.** *Lestica (Lestica) alata* (Panzer, 1797) (Ив., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **96.** *L. (L.) subterranea* (F., 1775) (Ив., Кир., Мор., Ниж.). **97.** *L. (Solenius) camelus* (Eversmann, 1849) (Кир., Мор., Ниж., Тат., Чув.). **98.** *L. (S.) clypeata* (Schreber, 1759) (Вл., Ив., Кир., Ниж., Тат., Чув.). **99.** *Lindenius albilabris* (F., 1793) (Кир., Ниж., Тат., Чув.). **100.** *L. panzeri* (Vander Linden, 1829) (Кир., Ниж.). **101.** *L. parkanensis* Zavadil, 1948 (Ниж.). **102.** *L. rugmaeus* (Rossi, 1794) (Кос., Мар., Ниж., Тат.). **103.** *Rhopalum (Corynopus) coarctatum* (Scopoli, 1763) (Кос., Мар., Ниж.). **104.** *Rh. (C.) gracile* Wesmael, 1852 (Ниж.). **105.** *Rh. (Rhopalum) clavipes* (L., 1758) (Кир., Ниж., Чув.).

Триба Larrini

106. *Tachysphex consocius* Kohl, 1892 (Ниж.). **107.** *T. ferrugineus* Pulawski, 1967 (Ниж.). **108.** *T. fulvitaris* (Costa, 1867) (Кир., Ниж.). **109.** *T. helveticus* Kohl, 1885 (Вл., Мар., Ниж., Чув.). **110.** *T. nitidus* (Spinola, 1805) (Вл., Ив., Кир., Ниж.,). **111.** *T. obscuripennis* (Schenck, 1857) (Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **112.** *T. pompiliformis* (Panzer, 1805) (Вл., Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **113.** *T. psammobius* (Kohl, 1880) (Ив., Ниж., Чув.). **114.** *T. unicolor* (Panzer, 1806-1809) (Тат.). **115.** *Tachytes panzeri* (Dufour, 1841) (Мор., Ниж., Тат.).

Триба Miscophini

116. *Miscophus ater* Lep., 1845 (Вл., Кир., Мар., Ниж.). **117.** *M. bicolor* Jurine, 1807 (Мар., Ниж., Чув.). **118.** *M. concolor* Dahlbom, 1844 (Ниж.). **119.** *M. johni* Mokrousov, 2004 (Ниж.). **120.** *M. niger* Dahlbom, 1844 (Вл., Кир., Мар., Ниж., Тат.). **121.** *M. percitus* Mokrousov, 2004 (Ниж.). **122.** *M. pretiosus* Kohl, 1884 (Ниж.). **123.** *Nitela borealis* Valkeila, 1974 (Кир., Мар., Ниж., Тат.). **124.** *N. fallax* Kohl, 1884 (Ниж.). **125.** *N. lucens* Gayubo et Felton, 2000 (Вл., Ниж.). **126.** *Solierella compedita* (Piccioli, 1869) (Ниж.).

Триба Oxybelini

127. *Belomicrus borealis* Forsius, 1923 (Кир.). **128.** *Oxybelus argentatus* Curtis, 1833 (Ниж.). **129.** *O. bipunctatus* Olivier, 1812 (Вл., Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **130.** *O. dissectus* Dahlbom, 1845 (Ниж.). **131.** *O. haemorrhoidalis* Olivier, 1812 (Ниж.). **132.** *O. lineatus* (F., 1787) (Ниж.). **133.** *O. mandibularis* Dahlbom, 1845 (Кир., Ниж.). **134.** *O. quatuordecimnotatus* Jurine, 1807 (Мар., Ниж.). **135.** *O. trispinosus* (F., 1787) (Кир., Ниж., Тат.). **136.** *O. uniglumis* (L., 1758) (Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **137.** *O. variegatus* Wesmael, 1852 (Ниж.).

Триба Trypoxylini

138. *Trypoxylon attenuatum* F. Smith, 1851 (Ниж., Чув.). **139.** *T. clavicerum* Lep. et Serville, 1828 (Мар., Ниж., Чув.). **140.** *T. deceptorium* Антропов, 1991 (Ниж.). **141.** *T. figulus* (L., 1758) (Вл., Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.). **142.** *T. fronticorne* Gussakovskij, 1936 (Ниж., Тат.). **143.** *T. medium* de Beaumont, 1945 (Кир., Мар., Ниж.). **144.** *T. minus* de Beaumont, 1945 (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.).

Подсемейство Dinetinae

145. *Dinetus pictus* (F., 1793) (Ив., Кир., Кос., Ниж., Чув.).

Подсемейство Mellininae

146. *Mellinus arvensis* (L., 1758) (Кир., Кос., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **147.** *M. crabroneus* (Thunberg, 1791) (Кир., Кос., Ниж., Яр.).

Триба Pemphredonini

148. *Ammoplanus marathroicus* (De-Stefani, 1887) (Ниж.). **149.** *Ceratophorus clypealis* (Thomson, 1870) (Ниж.). **150.** *C. morio* (Vander Linden, 1829) (Кос., Ниж., Яр.). **151.** *Diodontus brevilabris* de Beaumont, 1967 (Ниж.). **152.** *D. insidiosus* Spooner, 1938 (Вл., Ниж.). **153.** *D. luperus* Shuckard, 1837 (Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **154.** *D. medius* Dahlbom, 1845 (Кир., Ниж.). **155.** *D. minutus* (F., 1793) (Вл., Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат., Яр.). **156.** *D. tristis* (Vander Linden, 1829) (Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **157.** *Passalocus borealis* Dahlbom, 1844 (Мар., Ниж., Тат.). **158.** *P. clypealis* Faester, 1947 (Ниж.). **159.** *P. corniger* Shuckard, 1837 (Вл., Кир., Кос., Мар., Ниж., Чув.). **160.** *P. eremita* Kohl, 1893 (Кир., Мар., Ниж.). **161.** *P. gracilis* (Curtis, 1834) (Кир., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **162.** *P. monilicornis* Dahlbom, 1842 (Кир., Кос., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **163.** *P. singularis* Dahlbom, 1844 (Кир., Кос., Мор., Ниж., Чув., Яр.). **164.** *Pemphredon (Cemonus) austriaca* (Kohl, 1888) (Ниж.). **165.** *P. (Cemonus) enslini* (Wagner, 1932) (Ниж., Чув.). **166.** *P. (Cemonus) fabricii* (M. Müller, 1911) (Ниж.). **167.** *P. (Cemonus) inornata* Say, 1824 (Вл., Кир., Кос., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **168.** *P. (Cemonus) lethifer* (Shuckard, 1837) (Кос., Ниж., Чув., Яр.). **169.** *P. (Cemonus) mortifer* Valkeila, 1972 (Мар., Ниж., Яр.). **170.** *P. (Cemonus) rugifer* (Dahlbom, 1844) (Вл., Кир., Кос., Мор., Ниж., Яр.). **171.** *P. (Cemonus) wesmaeli* (A. Morawitz, 1864). (Ниж., Тат., Чув.). **172.** *P. (Pemphredon) flavistigma* Thomson, 1874 (Кир., Ниж.). **173.** *P. (P.) lugens* Dahlbom, 1843 (Кир., Мор., Ниж., Яр.). **174.** *P. (P.) lugubris* (F., 1793) (Вл., Кир., Кос., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **175.** *P. (P.) montana* Dahlbom, 1845 (Вл., Кир., Мар., Ниж., Тат., Яр.). **176.** *Polemistus abnormis* (Kohl, 1888) (Ниж.). **177.** *Spilomena enslini* Blüthgen, 1953 (Чув.). **178.** *S. troglodytes* (Vander Linden, 1829) (Кос., Ниж., Чув.). **179.** *Stigmus convergens* Tsuneki, 1954 (Мар., Ниж., Чув.). **180.** *S. pendulus* Panzer, 1804 (Кос., Ниж., Чув.). **181.** *S. solskyi* A. Morawitz, 1864 (Кир., Ниж., Чув., Яр.).

Триба Psenini

182. *Mimesa bicolor* (Jurine, 1807) (Кир., Кос., Ниж., Чув., Яр.). **183.** *M. bruxellensis* Bondroit, 1934 (Кос., Мар., Ниж., Чув.). **184.** *M. crassipes* A. Costa, 1871 (Кир.). **185.** *M. equestris* (F., 1804) (Вл., Кос., Ниж., Тат., Чув., Яр.). **186.** *M. lutaria* (F., 1787) (Кос., Ниж., Яр.). **187.** *M. vindobonensis* Maidl, 1914 (Ниж.). **188.** *Mimunesa atratina* (F. Morawitz, 1891) (Вл., Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **189.** *M. beaumonti* (van Lith, 1949) (Мар., Ниж.). **190.** *M. dahlbomi* (Wesmael, 1852) (Кир., Кос., Мар., Ниж., Чув., Яр.). **191.** *M. littoralis* (Bondroit, 1934) (Кос., Яр.). **192.** *M. unicolor* (Vander Linden, 1829) (Кир., Кос., Мар., Ниж., Тат.). **193.** *Psen ater* (Olivier, 1792) (Кос., Ниж.). **194.** *Pseno exaratus* (Eversmann, 1849) (Ниж., Тат.). **195.** *Psenulus concolor* (Dahlbom, 1843) (Ниж., Тат.). **196.** *P. fuscipennis* (Dahlbom, 1843) (Вл., Кир., Кос., Мор., Ниж., Тат.). **197.** *P. laevigatus* (Schenck, 1857) (Ниж.). **198.** *P. meridionalis* de Beaumont, 1937 (Ниж., Тат.). **199.** *P. pallipes* (Panzer, 1798) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Яр.). **200.** *P. schencki* (Tournier, 1889) (Мор., Чув.).

Подсемейство Philanthinae

Триба Cercerini

201. *Cerceris arenaria* (L., 1758) (Кир., Мар., Ниж., Тат., Чув.). **202.** *C. flavilabris* (F., 1793) (Ниж., Тат.). **203.** *C. interrupta* (Panzer, 1799) (Тат.). **204.** *C. quadrifasciata* (Panzer, 1799) (Ниж., Тат., Чув.). **205.** *C. quinquefasciata* (Rossi, 1792) (Ниж., Тат., Чув.). **206.** *C. ruficornis* (F., 1793) (Ниж., Тат., Чув.). **207.** *C. rybensis* (L., 1771) (Кир., Мар., Мор., Ниж., Тат., Чув.).

Триба Philanthini

208. *Philanthus triangulum* (F., 1775) (Мор., Ниж., Чув.).

Обсуждение и заключение

Несмотря на обширный изученный материал, в литературе указано несколько видов, материал по которым с Поволжья автор непосредственно не видел: *Crossocerus (Cuphopterus) dimidia-*

tus (F., 1781) (Тат.: Немков, 2007, 2009); *Ectemnius (Clytochrysus) sexcinctus* (F., 1775) (Кир.: Леви и др., 1974; Яр.: Шестаков, 1925); *Lindenius mesopleuralis* (F. Morawitz, 1890) (Тат.: Сапаев, 2004); *Passaloecus insignis* (Vander Linden, 1829) (Тат.: Немков, 2009); *Larra anathema* (Rossi, 1790) (Яр.: Шестаков, 1925); *Nitela spinolae* Latreille, 1809 (Мор.: Плавильщиков, 1964); *Ammatomus rogenhoferi* (Handlirsch, 1888) (Тат.: Сапаев, 2004).

Следующие 4 вида роющих ос были указаны для региона ошибочно: *Miscophus spurius* Dahlbom, 1832 (Ниж.: Мокроусов, 2000б) относится к описанному позднее *M. percitus* Mokrousov; *M. postumus* Bischoff, 1921 (Кир.: Юферев и др., 2001) относится к *M. niger* Dhlb.; *Oxybelus micronatus* (F., 1793) (Кир.: Леви и др., 1974; Ниж.: Мокроусов, 2000б) относятся к *O. uniglumis* L. (экземпляры *O. micronatus* с Поволжья автору не известны); *O. subspinosus* Klug, 1835 (Ниж.: Мокроусов, 2000б) относится к *O. mandibularis* Dhlb.

Многолетние исследования автора позволили выявить в фауне бассейна Верхней и Средней Волги 208 видов роющих ос, которая может считаться наиболее изученной по сравнению с другими регионами Восточной Европы. Наиболее полно выявлена фауна Нижегородской обл. (194 вида), в Чувашии этих ос – 90, в Кировской обл. – 88, в Татарстане – 85, в Марий Эл – 67, в Костромской обл. – 45, в Мордовии – 42, во Владимирской обл. – 41, в Ярославской обл. – 37 и в Ивановской обл. – 11.

Благодарности

Искренне благодарен А.В. Антропову (Зоологический музей Московского университета), С.А. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН, Санкт Петербург), А.В. Муханову (ННГУ, Нижний Новгород), С.Г. Ермилову (НГПУ, Нижний Новгород), Г.А. Ануфриеву (ГПБЗ «Керженский», Нижний Новгород), А.В. Беспятовых (Зоологический музей Казанского университета) и А.Б. Ручину (МорГУ, Саранск) за возможность работы с коллекциями научных учреждений; Д.В. Жукову (Национальный парк «Нижняя Кама», Татарстан), А.Р. Вафину (Казань), М.Л. Кривоногову, Ю.Н. Колмагорову, В.А. Зрянину (Нижний Новгород), Г.И. Юфереву (Шмелево, Кировской обл.), Л.В. Егорову, А.Ю. Березину, В.П. Лосманову, А.А. Ластухину (Чебоксары) за предоставленные материалы, Е.А. Сапаеву (Казань) и Н.В. Шулаеву (КГУ, Казань) за ценные консультации.

Литература

- Антропов А.В. 1991. О таксономическом статусе *Trypoxylon attenuatum* Smith, 1851 и близких видов роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) // *Энтомологическое обозрение*, **70**(3): 672–685.
- Ануфриев Г.А., Баянов Н.Г. 2002. Фауна беспозвоночных Керженского заповедника по результатам исследований 1993–2001 годов // *Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Труды Государственного природного заповедника «Керженский»*, **2**: 152–354.
- Анциферова Т.А., Добромислов П.А. 1996. Энтомофауна вико-овсяно-фацелиевых и вико-овсянных смесей в Мордовской АССР // *Эколого-фаунистические связи некоторых групп беспозвоночных и позвоночных животных (Серия зоологическая)*. Саранск: 64–81.
- Барабанщиков Б.И., Стекольщиков М.Г., Сапаев Е.А. 1985. Изучение заселяемости насекомыми искусственных гнездовых для диких пчел в Татарской АССР // *Взаимодействие между компонентами экологических систем*. Казань: 109–115.
- Гуссаковский В.В. 1927. Палеарктические виды рода *Astathes* Latr. (Hymenoptera, Sphecidae) // *Ежегодник Зоологического Музея АН СССР*, **28**: 265–296.
- Гуссаковский В.В. 1936. Палеарктические виды рода *Trypoxylon* Latr. Hymenoptera, Sphecidae // *Труды Зоологического института АН СССР*, **3**: 639–667.
- Гуссаковский В.В. 1937. Обзор Палеарктических видов родов *Didineis* Wesm., *Pison* Latr., и *Psen* Latr. (Hymenoptera, Sphecidae) // *Труды Зоологического института АН СССР*, **4**(3–4): 599–698.
- Ермилов С.Г., Мокроусов М.В. 2010. Клещи (Acari), форезирующие на роющих осах (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) в Среднем Поволжье // *Энтомологические и паразитические исследования в Поволжье*. Саратов, **8**: 85–95.

- Жуков Д. В. 2008. Редкие и исчезающие виды насекомых национального парка «Нижняя Кама» // *Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы III Всероссийской научной конференции*. Йошкар-Ола, Пушкино: 527.
- Каталог беспозвоночных животных (Invertebrata: Protozoa et Animalia) Владимирской области. 2003. Владимир. 128 с.
- Кокуев Н. Р. 1906. О русских представителях подсемейства Alysonini Dalla Torre (Hymenoptera, Crabronidae) // *Труды Русского энтомологического общества*, **37**: 209–219.
- Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений (2-й выпуск). 2004(2008). Ч. 2. Беспозвоночные животные. М. 512 с.
- Круликовский Л. К. 1908. Краткий очерк фауны Вятской губернии // *Памятная книжка и календарь на 1909 г.* Вятка: 37–69.
- Леви Э. К., Сысолетина Л. Г., Шернин А. И. 1974. Отряд Перепончатокрылые // *Животный мир Кировской области*. Киров, **2**: 236–288.
- Маршаков В. Г. 1979. Роющие осы родов *Protostigmus* Turner и *Ammoplanus* Giraud (Hymenoptera, Sphecidae) фауны Монголии и Средней Азии // *Насекомые Монголии*. Л. **7**: 362–374.
- Мейер Э. 1915. Систематический каталог коллекций и препаратов беспозвоночных животных музея зоологического кабинета Императорского Казанского университета // *Ученые записки Казанского императорского университета*, **5**: 193–389.
- Мокроусов М. В. 2000а. Редкие и интересные находки особобразных (Hymenoptera, Vespomorpha) на территории Нижегородской области // *Биосистемы: структура и регуляция. (Труды биол. ф-та ННГУ)*. Н. Новгород, **3**: 22–25.
- Мокроусов М. В. 2000б. Фауна роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Нижегородской области // *Чтения памяти проф. В. В. Станчинского*. Смоленск, **3**: 29–33.
- Мокроусов М. В. 2002. Осы (Hymenoptera, Vespomorpha) Керженского заповедника // *Труды природного заповедника «Керженский»*. Н. Новгород, **2**: 141–151.
- Мокроусов М. В. 2003а. Стизус – *Stizus perrisii* Duf. // *Красная Книга Нижегородской области*. **1**: 220–221.
- Мокроусов М. В. 2003б. Пелопей обыкновенный – *Sceliphron destillatorium* Illiger // *Красная Книга Нижегородской области*. **1**: 221–222.
- Мокроусов М. В. 2003в. Пелопей безобразный – *Sceliphron deforme* Smith // *Красная Книга Нижегородской области*. **1**: 222–223.
- Мокроусов М. В. 2004. *Miscophus johni* и *M. percitus* spp. n. – два новых вида роющих ос (Hymenoptera, Crabronidae, Miscophini) из Восточной Европы // *Зоологический журнал*, **83**(4): 503–507.
- Мокроусов М. В. 2008а. Предложения по внесению в Красную книгу Нижегородской области некоторых видов насекомых // *Редкие виды живых организмов Нижегородской области*. Н. Новгород, **1**: 25–31.
- Мокроусов М. В. 2008б. Предложения по изменению природоохранного статуса некоторых видов насекомых, включенных в Красную книгу Нижегородской области // *Редкие виды живых организмов Нижегородской области*. Н. Новгород, **1**: 31–32.
- Мокроусов М. В. 2008в. Номенклатурные уточнения и детализация распространения некоторых видов насекомых, включенных в Красную книгу Нижегородской области // *Редкие виды живых организмов Нижегородской области*. Н. Новгород, **1**: 33–34.
- Мокроусов М. В. 2009. К фауне ос (Hymenoptera, Vespomorpha) Республики Марий Эл // *Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага»*, **4**: 264–299.
- Мокроусов М. В., Антропов А. В., Ручин А. Б., Бугаев К. Е. 2009. Некоторые сведения о фауне ос (Hymenoptera: Chrysididae, Tiphiidae, Pompilidae, Vespidae, Sphecidae, Crabronidae) Мордовского заповедника (по материалам коллекций) // *Материалы II Международной научно-практической интернет-конференции «Актуальные вопросы энтомологии» (г. Ставрополь, 1 марта 2009)*. Ставрополь, **5**: 77–79.
- Мокроусов М. В., Вафин А. Р. 2010. Роющие осы (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Республики Татарстан // *Ученые записки Казанского государственного университета. Серия Естественные науки*: **152**. (в печати).
- Немков П. Г. 1990. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СССР. Роды *Gorytes* Latreille, *Pseudoplisus* Ashmead, *Kohlia* Handlirsch // *Энтомологическое обозрение*, **69**(3): 675–690.
- Немков П. Г. 1995. Роющие осы трибы Gorytini (Hymenoptera, Sphecidae) фауны СНГ. Роды *Argogorytes* Ashmead, *Hoplisoides* Gribodo, *Psammaecius* Lepelletier // *Труды Зоологического института РАН*, **258**: 128–137.

- Немков П. Г. 2007. Фауна роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Курильских островов // *Евразийский энтомологический журнал*, **6**: 67–76.
- Немков П. Г. 2009. Аннотированный каталог роющих ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) азиатской части России. Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Плавильщиков Н. Н. 1964. Список видов насекомых, найденных на территории Мордовского государственного заповедника // *Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Сидовича*, **2**: 105–134.
- Ручин А. Б. 2008. Список видов насекомых национального парка «Смольный» // *Научные труды Национального парка «Смольный»*. Саранск. **1**: 151–180.
- Ручин А. Б., Логинова Н. Г., Курмаева Д. К. 2007. К фауне насекомых двух лесничеств Национального парка «Смольный» (Республика Мордовия) // *Фауна и экология насекомых*. Ростов-на-Дону. **1**: 24–33.
- Ручин А. Б., Антропов А. В., Шибяев С. В. 2009. Материалы к фауне ос (Hymenoptera: Chrysididae, Scoliididae, Tiphiidae, Pompilidae, Vespidae, Sphecidae, Trigonalylidae) Республики Мордовия // *Вестник Мордовского университета*, **1**: 164–172.
- Сапаев Е. А. 1995а. Сфекс зубастый (*Sphex maxillosus* F.) // *Красная Книга Республики Татарстан*. Казань: 165–166.
- Сапаев Е. А. 1995б. Бембикс носатый (*Bembix rostrata* Linnaeus) // *Красная Книга Республики Татарстан*. Казань: 167.
- Сапаев Е. А. 1995в. О наиболее массовых видах диких пчелиных и ос Казани // *Защита растений и охрана природы «Биоцимт»*. Казань: 61–65.
- Сапаев Е. А. 2004. Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые // *Кадастр полезных насекомых Республики Татарстан*. Казань: 123–212.
- Фомичев А. И., Миноранский В. А. 1971. Адаптации вида *Sceliphron destillatorium* Ill., вызванные его расселением в северном направлении // *Труды XIII Международного энтомологического конгресса*, **1**: 494–495.
- Шернин А. И. 1960. Беспозвоночные. Перепончатокрылые // *Природа Кировской области*. Киров: 156–158.
- Шестаков А. В. 1925. Материалы к познанию роющих ос Ярославской губернии // *Труды Ярославского естественно-исторического и краеведческого общества*, **4**(1): 35–37.
- Юферев Г. И. 2004. Энтомофауна Кировской области. Новые материалы. Киров: «Триада плюс». 24 с.
- Юферев Г. И., Целищева Л. Г., Алалыкина Н. М. 2001. Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые // *Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). Дополнение*. Киров, **5**: 186–208.
- Eversmann E. 1849. Fauna Hymenopterologica Volgo-Uralensis. Fam. III. Sphegidae Latr. // *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*, **22**: 359–436.
- Lomholdt O. 1984. The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Second edition // *Fauna Entomologica Scandinavica*, **4**: 1–452.
- Pulawski W. J. 1971. Les *Tachysphex* (Hym., Sphecidae) de la région paléarctique occidentale et centrale. Wrocław: Państwowe Wydawnictwo Naukowe. 464 p.
- Pulawski W. J. 1984. The status of *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758), *medium* de Beaumont, 1945, and *minus* de Beaumont, 1945 (Hymenoptera: Sphecidae) // *Proceedings of the California Academy of Sciences*, **43**: 123–140.

Пилильщики семейства Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) Якутии

А.А. Попов, Е.Л. Каймук

The sawflies of the family Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) of Yakutia

A.A. Popov, E.L. Kajmuk

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия.

Institute for the biological problems for Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia. E-mail: ananpo@mail.ru

Резюме. Изучен видовой состав пилильщиков сем. Tenthredinidae Якутии. В республике обнаружено 192 вида, из которых 10 впервые указываются для фауны Якутии. Показаны трофические связи, выделены экологические группы и изучено ландшафтно-биотопическое распределение пилильщиков.

Ключевые слова. Hymenoptera, Tenthredinidae, пилильщики, Якутия, фауна, ландшафтно-биотопическое распределение, трофические связи.

Abstract. The taxonomic structure of sawflies of the family Tenthredinidae of Yakutia is studied. As a result, it is here revealed 192 species, 10 of which are firstly recorded for fauna of Yakutia. Trophic relations, ecological groups, and landscape-biotope distribution of sawflies were investigated.

Key words. Hymenoptera, Tenthredinidae, sawflies, Yakutia, fauna, landscape-biotope distribution, trophic relations.

Введение

Пилильщики сем. Tenthredinidae – небольшого или среднего размера (3–18 мм) насекомые, имаго которых растительноядные или совсем не питаются, хотя некоторые из них хищничают. Личинки большинства видов симфит открытоживущие, а некоторые обитают и в тканях растений. Тентрединиды распространены почти всесветно (кроме Австралии), но особенно многочисленны и разнообразны в зоне широколиственных лесов.

Мировая фауна сем. Tenthredinidae насчитывает более 5500 видов из 414 родов (Taeger, Blank, 2008; Taeger et al., 2010); для Дальнего Востока России указано 475 видов из 76 родов (Лелей, Тэгер, 2007).

Первая публикация, посвященная пилильщикам Якутии, была подготовлена на основе сборов с низовий рек Яны и Лены (Копов, 1907): в ней приводится для региона 18 видов пилильщиков сем. Tenthredinidae. Специальные исследования дендрофильных пилильщиков Якутии начались со второй половины 1960-х гг. после открытия в Институте биологии ЯФ СО АН СССР энтомологической лаборатории. Необходимо отметить большой вклад в развитие региональных ис-

следований симфит основателя этой лаборатории Ю.Н. Аммосова и научного сотрудника Е.Л. Каймук (Аммосов, 1971; Аммосов, Каймук, 1972, 1974; Аммосов и др., 1980; Каймук, 1972, 1974, 1975, 1986, 1988). Разнообразные сведения о тентрединидах Якутии представлены также в целом ряде последующих публикаций российских и иностранных авторов (Желоховцев, 1951, 1976, 1988; Venson, 1960; Петренко, 1965; Vikberg, 1970; Taeger, 1985, 1988; Гребенщикова, 1986; Строганова, Василенко, 1990; Желоховцев, Зиновьев, 1992, 1996; Zinovjev, 1994, 1995; Винокуров и др., 1992, 2007; Каймук, Попов, 2003, 2006, 2007; Аверенский и др., 2006; Попов, 2007, 2008; Попов, Каймук, 2007а, 2007б, 2008, 2009а, 2009б, 2009в). Таким образом, за все время изучения пилильщиков Якутии здесь было обнаружено 182 вида пилильщиков сем. Tenthredinidae.

Материал и методы

Материалом для данной работы послужили собственные сборы авторов в период с 1998 по 2009 гг., а также материалы коллекционных фондов Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (Якутск) и Зоологического института РАН. Всего было изучено около 5000 экз. пилильщиков.

Результаты и обсуждение

В результате наших исследований для Якутии указывается 192 вида пилильщиков сем. Tenthredinidae из 5 подсемейств, 16 триб и 37 родов, из которых 10 видов приводятся впервые для местной фауны: *Pontania pedunculi* Htg., *P. hastatae* Vikb., *Euura weiffenbachii* Erm., *Dolerus pachycerus* Htg., *D. subarcticus* Hell., *D. stygius* Först., *Tenthredo alaskana* Ensl., *T. solitaria xyloa* Jak., *T. peninsularis* Malaise и *T. nigripleuris* Ensl. По числу видов в Якутии наиболее многочисленны роды *Pristiphora* Latr. (34 вида), *Tenthredo* L. (28), *Dolerus* Panzer (20) и *Nematus* Panzer (18). Остальные роды представлены заметно менее разнообразно: 8 видов у *Amauronematus* Konow; по 7 – у *Allantus* Panzer и *Pachynematus* Konow; по 6 – у *Empria* Lep. et Serv.; по 5 – у *Anoplonyx* Marlatt, *Cladius* Illiger, и *Macrophya* Dahlbom; по 4 – у *Pontania* Costa и *Rhogogaster* Konow; по 3 – у *Aglaostigma* W.F. Kirby, *Hemichroa* Stephens, *Euura* Newman и *Phyllocolpa* Benson; по 2 – у *Brachythops* Curtis, *Craesus* Leach, *Dineura* Dahlbom, *Pachyprotasis* Hartig *Pikonema* Ross, *Selandria* Leach, *Siobla* Cameron, *Taxonus* Hartig и *Tenthredopsis* Costa; по 1 – у *Ametastegia* Costa, *Athalia* Leach, *Birka* Malaise, *Caliroa* Costa, *Dinax* Konow, *Fenusa* Leach, *Hoplocampoides* Enslin, *Monostegia* Costa *Nematinus* Rohwer, *Nesoselandria* Rohwer и *Poppia* Konow.

Тентрединиды Якутии трофически связаны с 54 родами 27 семейств растений (табл. 1). Наибольшее число видов приурочено к ивовым и розоцветным (62), березовым (30), хвойным (23), хвощовым (15), злаковым (11) и осоковым (10).

В группе преобладают обитатели древесно-кустарниковых формаций (дендро- и тамнофилы) – 110 видов, а группа хортофилов (развивающихся на травянистых растениях) насчитывает 44 вида. Кроме того, известно 17 видов полифагов с широким спектром кормовых растений, включающих как древесно-кустарниковые, так и травянистые формации.

Большинство видов пилильщиков трофически связаны с покрытосеменными растениями, поэтому наибольшее видовое разнообразие наблюдается в пойменных лиственных лесах с зарослями кустарников – 112 видов (табл. 2). В составе растительности здесь преобладают ивы, соответственно здесь представлен целый комплекс пилильщиков, связанных с этой породой. Некоторые из тентрединид питаются открыто на листьях (*Amauronematus stenogaster* Först., *Nematus flavescens* Steph., *Cladius grandis* Serv.), другие ведут скрытый образ жизни, вызывая формирование на листьях и стеблях растений галлов (*Euura amerinae* L. и *Pontania pedunculi* Htg.). Помимо ивовых, широко представлены виды пилильщиков, развивающиеся на березе (*Cladius compressicornis* F., *Dineura virididorsata* Retz., *Nematus viridis* Steph., *Empria candidata* Fall., *Allantus basalis* Kl.), осине (*Cladius aeneus* Zadd., *Amauronematus puniceus* Christ, *Euura amerinae* L., *Tenthredo moniliata* Kl.), шиповнике (*Allantus cinctus* L., *Siobla pacifica* Smith, *Tenthredo stulta* Jak.), спирее (*Nematus spiraeae* Zadd., *Tenthredo finschi* Kby, *Tenthredo olivacea* Kl.) и смородине (*Nematus ribesii* Scop., *N. ribesicola* Lqv, *Pristiphora rufipes* Serv.).

Таблица 1. Трофические связи пилильщиков сем. Tenthredinidae Якутии.

№	Семейства растений	Число используемых родов растений	Число видов пилильщиков, питающихся на этих растениях
1	Equisetaceae – Хвощевые	1	15
2	Pinaceae – Сосновые	2	23
3	Poaceae – Злаки	4	11
4	Superaceae – Осоковые	1	10
5	Juncaceae – Ситниковые	1	5
6	Liliaceae – Лилейные	1	1
7	Salicaceae – Ивовые	2	62
8	Betulaceae – Березовые	2	30
9	Polygonaceae – Гречишные	2	5
10	Raeoniaceae – Пионовые	1	1
11	Ranunculaceae – Лютиковые	3	4
12	Brassicaceae – Крестоцветные	1	1
13	Crassulaceae – Толстянковые	1	1
14	Grossulariaceae – Крыжовниковые	1	7
15	Rosaceae – Розоцветные	11	62
16	Fabaceae – Бобовые	3	4
17	Onagraceae – Кипрейные	2	5
18	Apiaceae – Зонтичные	1	1
19	Vacciniaceae – Брусничные	1	5
20	Primulaceae – Первоцветные	2	1
21	Lamiaceae – Губоцветные	2	2
22	Solanaceae – Пасленовые	2	2
23	Scrophulariaceae – Норичниковые	2	3
24	Plantaginaceae – Подорожниковые	1	2
25	Rubiaceae – Мареновые	1	1
26	Caprifoliaceae – Жимолостные	1	5
27	Asteraceae – Астровые	2	6
	Всего	54	192

В Якутии широко распространены сухие травяно-брусничные лиственничники, в древостое которых наблюдается редкая примесь березы и иногда сосны. Здесь обнаружено 80 видов пилильщиков, из которых на лиственнице развиваются *Anoplonyx apicalis* Brisch., *A. bilineatus* Verzh., *A. lariciphagus* Zadd., *Pachynematus imperfectus* Zadd., *P. itoi* Ok., *Pristiphora bufo* Brisch., *P. erichsonii* Htg., *P. wesmaeli* Tischb. Подлесок из шиповника, ивы, спиреи и других кустарников способствуют распространению здесь *Cladius pectinicornis* Geoffr., *Pristiphora punctifrons* Thoms., *P. coactula* Ruthe, *P. staudingeri* Ruthe, *Siobla pacifica* Smith, *Allantus calliblepharus* Knw, *A. togatus* Panz., *Empria immersa* Kl., *Rhogogaster viridis* L. и многих других.

Сырые багульничковые лиственничники распространены в республике повсеместно, но занимают небольшую площадь и приурочены к северным склонам и террасам рек. Древостой здесь изреженный, но с редкой примесью березы и сосны, что разнообразит их фауну тентрединид, насчитывающую 76 видов. Из видов, развивающихся здесь на березе, можно указать *Cladius compressicornis* F., *Dineura virididorsata* Retz., *Craesus brischkei* Zadd., *Nematus acuminatus* Thoms., *Hemichroa australis* Serv., *Nematus viridis* Steph. и *Pristiphora ruficornis* Ol. Фауна подлеска лиственничников складывается в основном из обитателей ив, а в кустарниковом ярусе встречаются багульник с голубикой и брусникой: в таком биотопе обычны *Cladius aeneus* Zadd., *Phyllocolpa crassispina* Thoms., *Pontania pedunculi* Htg. и *Nematus flavescens* Steph. Ель сибирская имеет очень ограниченное распространение и тяготеет к долинам больших рек (Лена, Алдан, Вилюй), где растет

Таблица 2. Биотопическое распределение пилильщиков сем. Tenthredinidae Якутии.

№	Роды пилильщиков	Типы биотопов и число обитающих в них видов пилильщиков						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
1	<i>Cladius</i> Illiger, 1807	5	4	4	3	–	1	1
2	<i>Anoplonyx</i> Marlatt, 1896	5	5	5	5	–	–	–
3	<i>Dineura</i> Dahlbom, 1835	2	2	1	1	1	1	–
4	<i>Nematinus</i> Rohwer, 1911	1	1	1	1	–	1	–
5	<i>Hemichroa</i> Stephens, 1835	3	2	2	2	2	2	2
6	<i>Craesus</i> Leach, 1817	2	2	2	2	1	2	1
7	<i>Nematus</i> Panzer, 1801	18	14	9	8	–	2	–
8	<i>Amauronematus</i> Konow, 1890	8	6	5	6	–	–	–
9	<i>Euura</i> Newman, 1837	3	3	3	3	–	–	–
10	<i>Pontania</i> Costa, 1852	4	4	4	4	–	–	–
11	<i>Phyllocolpa</i> Benson, 1960	3	3	3	3	–	–	–
12	<i>Pachynematus</i> Konow, 1890	7	4	3	3	1	1	–
13	<i>Pikonema</i> Ross, 1937	2	2	–	–	2	–	–
14	<i>Pristiphora</i> Latreille, 1810	34	27	12	13	10	4	1
15	<i>Selandria</i> Leach, 1817	2	–	–	–	–	1	–
16	<i>Brachythops</i> Curtis, 1839	2	–	–	–	–	–	–
17	<i>Nesoselandria</i> Rohwer, 1910	1	–	–	–	–	–	–
18	<i>Birka</i> Malaise, 1944	1	1	–	–	–	–	–
19	<i>Poppia</i> Konow, 1904	1	–	–	–	–	–	–
20	<i>Dolerus</i> Panzer, 1801	20	–	–	–	14	4	–
21	<i>Athalia</i> Leach, 1817	1	1	–	–	–	–	–
22	<i>Caliroa</i> Costa, 1859	1	1	1	1	–	1	–
23	<i>Hoplocampoides</i> Enslin, 1914	1	1	–	–	–	–	–
24	<i>Fenusa</i> Leach, 1817	1	1	1	1	–	1	–
25	<i>Monostegia</i> Costa, 1859	1	–	–	–	–	–	–
26	<i>Empria</i> Lepeletier et Serville, 1828	6	3	2	2	–	1	–
27	<i>Ametastegia</i> Costa, 1882	1	–	–	–	1	–	–
28	<i>Allantus</i> Panzer, 1801	7	5	6	4	–	3	4
29	<i>Taxonus</i> Hartig, 1837	2	2	–	–	–	–	–
30	<i>Siobla</i> Cameron, 1877	2	–	1	–	–	–	1
31	<i>Dinax</i> Konow, 1897	1	–	–	–	–	–	–
32	<i>Aglaostigma</i> W.F. Kirby, 1882	3	–	–	–	–	–	–
33	<i>Tenthredopsis</i> Costa, 1859	2	–	–	–	–	1	–
34	<i>Pachyprotasis</i> Hartig, 1837	2	1	1	1	–	–	–
35	<i>Macrophya</i> Dahlbom, 1835	5	1	1	–	–	1	1
36	<i>Rhogogaster</i> Konow, 1884	4	3	2	2	2	1	2
37	<i>Tenthredo</i> Linné, 1758	28	13	11	11	4	4	5
	Всего	192	112	80	76	38	32	18

Примечание. I – всего пилильщиков, II – пойменный лиственный лес с зарослями кустарников, III – сухой травяно-брусничный лиственный лес, IV – сырой багульниковый лиственный лес, V – ельник хвощово-моховый, VI – злаково-разнотравный березняк, VII – сосняк.

преимущественно на островах. Наиболее распространен ельник хвощово-моховый, в котором обнаружено 38 видов пилильщиков. Потребителями хвои ели являются *Pachynematus montanus* Zadd., *Pikonema insigne* Htg., *P. scutellatum* Htg., *Pristiphora abietina* Christ и *P. compressa* Htg. В еловом подлеске растут ольха кустарниковая и рябина, а с ними трофически связаны *Craesus septentrio-*

nalis L., *Dineura testaceipes* Kl., *Hemichroa australis* Serv., *H. crocea* Geoffr., *Pristiphora geniculata* Htg., *Rhogogaster chlorosoma* Bens., *Rh. viridis* L., *Tenthredo ferruginea* Schr., *T. velox* F., *T. fagi* Panz. и *T. livida* L.

Березняки типичны для лесостепных ландшафтов и перемежаются со степями, лугами и лиственничными лесами: они образуют «колки» – чараны. В злаково-разнотравных березняках обитает 32 вида, большинство из которых трофически связаны с березой (*Cladius compressicornis* F., *Dineura virididorsata* Retz., *Craesus brischkei* Zadd., *C. septentrionalis* L., *Nematinus acuminatus* Thoms., *Hemichroa australis* Serv., *H. crocea* Geoffr., *Nematus papillosus* Retz.). Травостой здесь представлен в основном разнотравно-злаковыми сообществами, где встречаются *Pachynematus extensicornis* Nort., *Pristiphora mollis* Htg., *Dolerus asper* Zadd., *D. liogaster* Thoms., *D. haematodes* Schr., *D. aeneus* Htg., *Selandria serva* F., *Macrophya duodecimpunctata sodalitia* Mocs. и *Tenthredopsis nassata* L.

Сосновые леса приурочены к Лено-Вилюйскому междуречью, в особенности к бассейну нижнего течения р. Вилюй; сосна также встречается в долинах рек Лена, Алдан и Амга. Повсеместно распространены лишайниковые и толокнянковые сосновые боры. Чистые сосняки отличаются ксерофитностью, поэтому фауна тентрединид здесь сильно обеднена и включает только 18 видов: *Cladius pectinicornis* Geoffr., *Pristiphora punctifrons* Thoms., *Craesus septentrionalis* L., *Hemichroa australis* Serv., *H. crocea* Geoffr., *Allantus basalis* Kl., *A. cinctus* L., *A. cingillum* Kl., *A. truncatus* Kl., *Siobla pacifica* Smith, *Macrophya annulata* Geoffr., *Rhogogaster chlorosoma* Bens., *Rh. viridis* L., *Tenthredo stulta* Jak., *T. moniliata* Kl., *T. livida* L., *T. ferruginea* Schr., *T. velox* F.

Из хозяйственно значимых объектов необходимо отметить вредителя белокачанной капусты и ярового рапса в Центральной Якутии – рапсового пилильщика (*Athalia rosae* L.). Сотрудниками лаборатории энтомологии Института биологии СО АН СССР подробно изучены его жизненный цикл и экология в условиях Якутии и предложен комплекс приемов по ограничению его численности в агроценозах этих культур (Аммосов и др., 1980, Винокуров и др., 1992). Из-за высокой численности в некоторые годы также потенциально вредными могут быть хвоегрызущие виды пилильщиков *Anoplonyx apicalis* Brisch., *Pristiphora erichsonii* Htg. и *P. wesmaeli* Tischb.

Литература

- Аверенский А.И., Багачанова А.К., Бурнашева А.П., Винокуров Н.Н., Ермакова Ю.В., Каймук Е.Л., Новиков Д.А., Ноговицына С.Н., Попов А.А., Попова Л.В., Потапова Н.К. 2006. Состав фауны членистоногих Ленского района // *Почвы, растительный и животный мир Юго-Западной Якутии*. Новосибирск: 103–155.
- Аммосов Ю.Н. 1971. Насекомые – вредители хвои и листьев деревьев, кустарников и кустарничков Юго-Западной Якутии // *Вредные насекомые и гельминты Якутии*. Якутск: 17–39.
- Аммосов Ю.Н., Каймук Е.Л. 1972. О насекомых – потребителях хвои лиственницы даурской в Центральной и Южной Якутии // *Фауна и экология насекомых Якутии*. Якутск: 62–70.
- Аммосов Ю.Н., Каймук Е.Л. 1974. Особенности повреждения насекомыми хвои лиственницы даурской в среднетаежной зоне Якутии // *Биологические проблемы Севера*. Якутск, 2: 143–147.
- Аммосов Ю.Н., Багачанова А.К., Винокуров Н.Н., Каймук Е.Л. 1980. Насекомые – вредители капусты белокачанной в Центральной Якутии. Якутск. 109 с.
- Винокуров Н.Н., Багачанова А.К., Каймук Е.Л., Аверенский А.И., Федоров И.А. 1992. Насекомые рапсового агроценоза в Центральной Якутии. Якутск. 76 с.
- Винокуров Н.Н., Потапова Н.К., Багачанова А.К., Бурнашева А.П., Попов А.А., Евдокарлова Т.Г. 2007. Новые виды насекомых, обнаруженных на территории природного парка «Ленские столбы» // *Природный парк «Ленские столбы»: прошлое, настоящее и будущее*. Якутск: 182–198.
- Гребенщикова В.П. 1986. Еловые почковые пилильщики рода *Sharliphora* Wong (Hymenoptera, Tenthredinidae) северо-запада европейской части СССР // *Энтомологическое обозрение*, 65(2): 294–299.
- Желоховцев А.Н. 1951. Обзор палеарктических пилильщиков подсемейства *Selandriinae* (Hymenoptera, Tenthredinidae) // *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 7: 123–153.
- Желоховцев А.Н. 1976. Фауна пилильщиков и рогахостов (Hymenoptera, Symphyta) юга Магаданской области // *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, 15: 74–96.
- Желоховцев А.Н. 1988. Подотряд Symphyta (Chalastogastra) – Сидячебрюхие // *Определитель насекомых европейской части СССР*. Л.: Наука, 3(6): 1–268.

- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. 1992. Подотряд Symphyta – Сидячебрюхие // *Насекомые Хинганского заповедника*. Владивосток, 2: 199–221.
- Желоховцев А.Н., Зиновьев А.Г. 1996. Список пилильчиков и рогохвостов (Hymenoptera, Symphyta) фауны России и сопредельных территорий. II // *Энтомологическое обозрение*, 72(2): 357–415.
- Каймук Е.Л. 1972. Материалы по фауне пилильчиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea) Южной Якутии // *Фауна и экология насекомых Якутии*. Якутск: 71–90.
- Каймук Е.Л. 1974. Заметки по ландшафтно-биотопическому распределению пилильчиков Южной Якутии // *Фаунистические ресурсы Якутии*. Якутск: 120–124.
- Каймук Е.Л. 1975. Хвоегрызущие пилильчики (Hymenoptera, Symphyta) Южной Якутии // *Насекомые средней тайги Якутии*. Якутск: 24–31.
- Каймук Е.Л. 1986. Новый вид пилильчиков рода *Nematus* Panzer (Hymenoptera, Tenthredinidae) из Якутии // *Энтомологическое обозрение*, 61(1): 138–141.
- Каймук Е.Л. 1988. Хвоегрызущие пилильчики подсемейства *Nematinae* Центральной Якутии // *Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии*. Якутск: 81–87.
- Каймук Е.Л., Попов А.А. 2003. Энтомофауна дикорастущих и культурных ягодных кустарников окрестностей г. Якутска // *Энтомологические исследования в Якутии*. Якутск: 162–170.
- Каймук Е.Л., Попов А.А. 2006. К фауне пилильчиков (Hymenoptera, Symphyta) – обитателей деревьев и кустарников Якутии // *Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы. Мерзлотное лесоведение и лесоводство. Лесная экология*. Якутск, 1: 160–163.
- Каймук Е.Л., Попов А.А. 2007. Пилильчики трибы *Sioblini* Якутии // *Zoocenosis-2007. IV международная научная конференция: Биоразнообразие и роль животных в экосистемах*. Днепропетровск: 259.
- Лелей А.С., Тэгер А. 2007. Сем. Tenthredinidae – Настоящие пилильчики // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. Владивосток: Дальнаука, 4(5): 947–958.
- Петренко Е.С. 1965. Насекомые – вредители лесов Якутии. М.: Наука. 167 с.
- Попов А.А. 2007. К фауне пилильчиков (Hymenoptera, Symphyta) ягодных и декоративных кустарников и кустарничков Якутии // *Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества*. Краснодар: 171–172.
- Попов А.А. 2008. Пилильчики пригородной зоны Якутска // *Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Материалы Международной научно-практической конференции*. Ставрополь, 4: 127–129.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2007а. К фауне пилильчиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea) Якутского ботанического сада // *Разнообразие насекомых и пауков особо охраняемых природных территорий Якутии*. Якутск: 84–86.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2007б. Пилильчики трибы *Selandriini* (Hymenoptera, Symphyta) Якутии // *Животный мир Дальнего Востока*. Благовещенск, 6: 134–135.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2008. Фауна пилильчиков трибы *Dineurini* (Hymenoptera, Tenthredinidae) Якутии // *Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического общества*. Кемерово, 6: 95–99.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2009а. Пилильчики трибы *Macrophyini* (Hymenoptera, Symphyta) Якутии // *Современные проблемы биоразнообразия. Материалы Международной научной конференции*. Воронеж: 315–318.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2009б. Материалы по фауне пилильчиков (Hymenoptera, Tenthredinoidea) ресурсного резервата «Пилька» (Юго-Западная Якутия) // *Человек и Север: Антропология, археология, экология. Материалы всероссийской конференции*. Тюмень, 1: 169–171.
- Попов А.А., Каймук Е.Л. 2009в. Пилильчики (Hymenoptera, Symphyta) особо охраняемых природных территорий Якутии // *Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере. Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием*. Сыктывкар: 367–369.
- Строганова В.К., Василенко С.В. 1990. К фауне пилильчиков (Hymenoptera, Symphyta) Якутии. Сообщение 1 // *Членистоногие и гельминты*. Новосибирск: 71–75.
- Benson R. B. 1960. Studies in *Pontania* (Hymenoptera, Tenthredinidae) // *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology*, 8: 367–384.
- Konow F. 1907. Ueber die Ausbeute der russischen Polar-Expedition an Blattwespen im arctischen Sibirien // *Mémoires de L'Académie Impériales Sciences de St-Petersbourg. Serie 8*, 18(3): 1–26.
- Taeger A. 1985. Zur Systematik der Blattwespengattung *Tenthredo* (s. str.) L. (Hymenoptera, Symphyta, Tenthredinidae) // *Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkund*, 48(8): 83–148.
- Taeger A. 1988. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Blattwespengattung *Tenthredo* L. (Hymenoptera, Symphyta: Tenthredinidae) // *Beiträge zur Entomologie*, 38(2): 337–359.
- Taeger A., Blank S. M. 2008. Electronic World Catalog of Symphyta. Online version 4.0. <http://www.zalf.de>

/home_zalf/institute/dei/php_e/ecatsym/index.html.

- Taeger A., Blank S.M., Liston A.D. 2010. World catalog of Symphyta (Hymenoptera) // *Zootaxa*, **2580**: 1–1064.
- Vikberg V. 1970. The genus *Pontania* O. Costa (Hym., Tenthredinidae) in the Kilpisjärvi district, Finnish Lapland // *Annales Entomologici Fennici*, **36**(1): 10–24.
- Zinovjev A.G. 1994. Revision of sawflies of the genus *Aglaostigma*, subgenus *Neurosiobla* (Hymenoptera: Tenthredinidae) // *Zoosystematica. Rossica*, **3**(1): 115–127.
- Zinovjev A.G. 1995. The gall-making species of *Pontania* subgenus *Eupontania* (Hymenoptera, Tenthredinidae) of Eastern Fennoscandia and their host plant specificity // *Acta Zoologica Fennica*, **199**: 49–53.

Ландшафтное распределение одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Крыма

А.В. Фатерыга

Landscape distribution of potter wasps of the subfamily Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) of Crimea

A.V. Fateryga

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 95007, Украина.

Vernadskiy Taurida National University, Academician Vernadskiy Av., 4, Simferopol, 95007, Ukraine. E-mail: fater_84@list.ru

Резюме. Фауна Крыма включают 76 видов ос-эвменин из 27 родов. В фауне Крыма преобладают виды со средиземноморскими ареалами (37), широкие ареалы имеют 24 вида, а 15 видов – иные типы ареалов. Выделено 7 эколого-ландшафтных комплексов видов. Фауна горного Крыма в целом (72 вида) богаче равнинного (53 вида). Фауне степей и яйл свойственна большая выравненность видов по обилию (0.58–0.75), чем фауне лесов (0.43–0.44). Ландшафтные зоны Крыма по сходству населения ос-эвменин разделяются на два кластера. Первый кластер включает зоны горных лесов и яйл, где преобладают виды с широкими ареалами. Второй кластер образуют остальные ландшафтные зоны, где преобладают виды со средиземноморскими ареалами.

Ключевые слова. Vespidae, Eumeninae, фауна, ландшафтное распределение, Крым.

Abstract. Crimean fauna includes 76 species and 27 genera of potter wasps. Species with Mediterranean range (37) prevail in the Crimean fauna; 24 species have broad range and 15 species have other range types. Seven ecological-landscape complexes of potter wasps species are recognized. The fauna of Mountain Crimea (72 species) is richer than one of the Plains (53 species). The evenness of species abundance in the fauna of steppe and mountain is higher (0.58–0.75) than in forest (0.43–0.44). Crimean landscape zones form two clusters by the similarity of potter wasps' population. First cluster includes zones of mountain forests and pastures where the species with broad range are dominated. Second cluster includes other zones where the species with Mediterranean range are dominated.

Key words. Vespidae, Eumeninae, fauna, landscape distribution, Crimea.

Введение

Первая работа, в которой содержатся сведения о видовом составе ос-эвменин полуострова, опубликована Ф. Моравицем (Morawitz, 1895): в ней для территории Крыма приводится 13 видов. Работа Г. Костылева, посвященная осам-эвменинам Крыма (Kostylev, 1928) уже содержит 31 вид. Наиболее полный список ос-эвменин Крыма включает 58 видов (Амолин, 2003). С учетом других работ (Białynicki-Birula, 1926; Kostylev, 1940; Попов, 1958; Blüthgen, 1961; van der Vecht, Fischer,

1972; Курзенко, 1977, 1978, 1981, 1995; Тобиас, Курзенко, 1978; Иванов, Лавренюк, 1997) для территории Крыма приводится 77 видов и подвидов ос-эвменин.

Несмотря на небольшую площадь (26 900 км²), Крым обладает высоким ландшафтным разнообразием. Через полуостров проходит граница Бореальной области и области Древнего Средиземья (Крыжановский, 2002).

Изучение распространения ос-эвменин в Крыму начато нами в 2002 г. К настоящему времени опубликованы сведения по фауне отдельных, прежде всего заповедных территорий (Фатерыга, 2005, 2006, 2007; Фатерыга, Филатов, 2006; Фатерыга, Иванов, 2009). Цель настоящей работы – изучить особенности распространения ос-эвменин Крыма по ландшафтным зонам полуострова, что ранее не проводилось.

Материал и методика

Исследовано 6 192 экз. ос-эвменин, собранных в Крыму в 1864–2008 гг. и хранящихся в Зоологическом институте РАН, Санкт Петербург (361 экз.); Зоологическом музее Московского государственного университета (1126 экз.); Институте зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев (281 экз.); Таврическом национальном университете им. В.И. Вернадского, Симферополь (3515 экз.); Харьковском энтомологическом обществе (142 экз.); Одесском государственном зоопарке (255 экз.); частных коллекциях А.В. Амолина, Д.В. Пузанова и С.А. Мосякина. Исследованный материал собран в 145 пунктах полуострова (рис. 1), расположенных во всех ландшафтных зонах (Выработка приоритетов..., 1999).

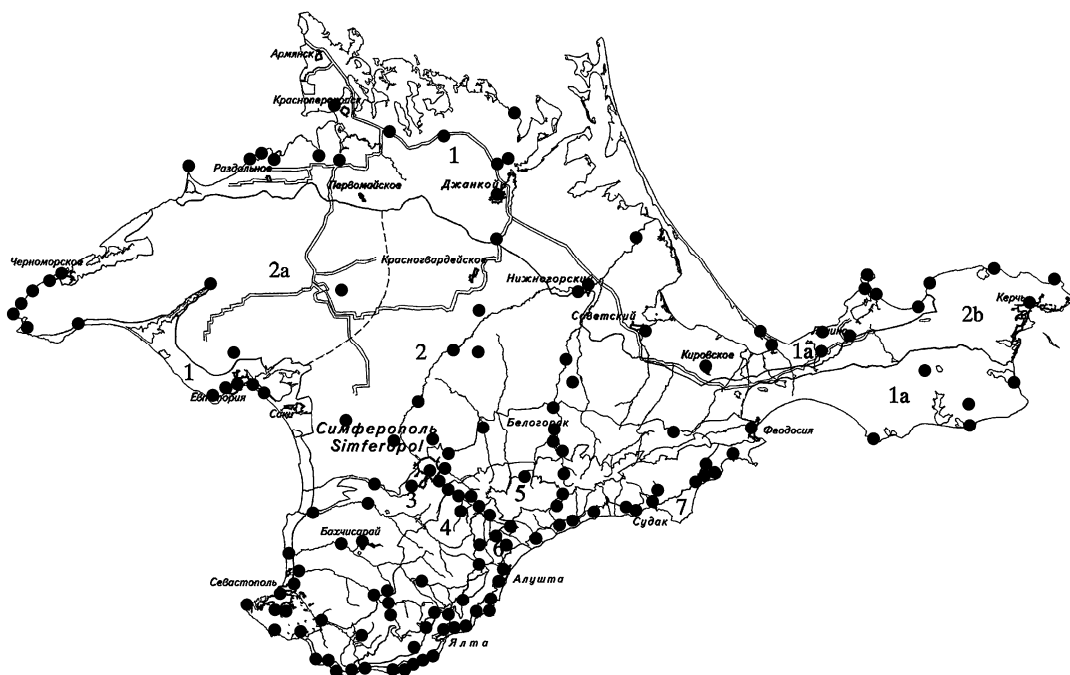


Рис. 1. Пункты сборов ос-эвменин в Крыму. Ландшафтные зоны: 1 – полупустынные степи и солончаки центральной части; 1а – полупустынные степи и солончаки Керченского географического региона; 2 – настоящие степи центральной части; 2а – настоящие степи Тарханкутского географического региона; 2b – настоящие степи Керченского географического региона; 3 – предгорные лесостепи; 4 – леса северного макросклона; 5 – горные луга и степи яйл; 6 – леса южного макросклона; 7 – редколесья южного берега.

Для оценки характера распространения каждого вида ос-эвменин на территории Крыма и его ландшафтной приуроченности использовалось картирование находок и анализ долей особей, собранных в каждой из ландшафтных зон. Математическая обработка фаунистических выборок проводилась по Ю.А. Песенко (1982): сходство ландшафтных зон по населению ос-эвменин рассчитывалось с использованием индекса Чекановского-Сьеренсена для количественных данных в форме b , а дендрограмма, отражающая данное сходство, строилась методом полного присоединения групп; оценка относительного обилия видов проводилась по пятибалльной логарифмической шкале; для оценки разнообразия фаун отдельных ландшафтных зон применялись показатели выравненности видов по обилию и полидоминантности.

Типы ареалов для 41 вида ос-эвменин даны по диссертации Н.В. Курзенко (1978); ареалы остальных видов и подвидов даны на основе коллекционных материалов и литературных источников.

Результаты

Фауна Крыма включает 76 видов ос-эвменин из 27 родов (табл. 1). Из 77 приведенных в статьях таксонов видового ранга 9 видов и подвидов исключены из фауны полуострова: *Alastor atropos* (Lepelletier de Saint Fargeau), *Euodynerus curictensis* Blüthgen, *Pseudepipona lativentris* (de Saussure), *Symmorphus connexus* (Curtis), *Ancistrocerus claripennis* Thomson, *Eumenes subpomiformis* Blüthgen, *E. coarctatus coarctatus* (Linnaeus), *Katamenes arbustorum* (Panzer), *K. sesquicinctus* (Lichtenstein). Вместе с тем, добавлено 8 новых для Крыма видов (Фатерига, 2010), а 1 определенный только до рода (*Stenodynerus* sp.) вид, возможно, является новым для науки таксоном.

По относительному обилию осы-эвменины фауны Крыма разделены на 4 группы (табл. 1): виды, встречающиеся единично (1 балл – 12 видов), малочисленные виды (2 балла – 28 видов), среднечисленные виды (3 балла – 26 видов) и многочисленные виды (4 балла – 10 видов). Очень многочисленных видов (5 баллов) в Крыму не выявлено. Три вида ос-эвменин из числа единично встречающихся – *Odynerus simillimus* Morawitz, *Microdynerus nugdunensis* (de Saussure) и *Pseudepipona superba* (Morawitz), возможно, являются исчезнувшими из фауны Крыма. Эти виды не регистрируются на территории полуострова уже более 100 лет (*P. superba* – почти 150 лет).

Осы-эвменины фауны Крыма разделены по типам ареалов на 8 групп (табл. 1): 1) голарктические виды (2); 2) транспалеарктические виды (11); 3) европейско-сибирские виды (11); 4) собственно средиземноморские виды (23); 5) восточносредиземноморские виды (14); 6) ирано-туранские виды (2); 7) евразийские степные виды (8); 8) понтические виды (5).

Анализ распространения ос-эвменин в Крыму позволил выделить 7 основных эколого-ландшафтных комплексов видов (табл. 1), каждому из которых свойственны свои закономерности распространения по территории полуострова.

1). Ксерофильные полупустынно-степные виды (15) встречаются в Крыму, главным образом, в равнинной части, обычны в степях Тарханкутского и Керченского полуострова, но могут изредка встречаться в предгорной лесостепи и еще реже – на южном берегу. Сюда же относятся виды, приуроченные к песчаным степям [*Pterocheilus phaleratus* (Panzer), *Onychopterocheilus pallasii* (Klug), *Eumenes tripunctatus* (Christ)] и солончакам [*Pseudepipona augusta* (Morawitz), *P. beckeri* (Morawitz), *Brachyodynerus magnificus* (Morawitz)].

2). Ксерофильные степные и лесостепные виды (16) встречаются в предгорной лесостепи и зоне редколесий южного берега так же, как и в равнинной части.

3). Ксерофильные виды лесостепей и редколесий (19) наиболее обычны на южном берегу Крыма, часто встречаются и в предгорной лесостепи (3а) или в предгорной лесостепи и на Керченском полуострове (3б).

4). Мезофильные горно-лесные виды (16) встречаются в горной части полуострова и приурочены главным образом к зонам горных лесов северного и южного макросклонов; нередки на яйлах, на южном берегу и в предгорьях. Единичные находки таких видов в равнинном Крыму относятся к городским паркам, садам и лесополосам.

5). Ксеро-мезофильные горно-луговые виды (2) также встречаются в горной части полуострова, однако приурочены к луговой и лугово-степной растительности.

Таблица 1. Видовой состав ос-эвменин Крыма, число коллекционных экземпляров видов, их относительное обилие, типы ареалов и принадлежность к эколого-ландшафтным комплексам.

Вид	Количество экз. (I)	Балл относительного обилия (II)	Тип ареала (III)	Эколого-ландшафтный комплекс (IV)
<i>Discoelius dufourii</i> Lepeletier de Saint Fargeau, 1841	32	2	2	4
<i>D. zonalis</i> (Panzer, 1801)	12	2	3	4
<i>Paravespa (P.) rex</i> (Schulthess, 1924)	7	2	5	7
<i>Tropidodynerus interruptus</i> (Brullé, 1832)	48	3	4	1
<i>Paragynomerus signaticollis tauricus</i> (Kostylev, 1940)	4	1	8	(2)
<i>Gynomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837)	75	3	2	4
<i>Odynerus (Odynerus) femoratus</i> de Saussure, 1856	33	3	4	6
<i>O. (O.) melanocephalus</i> (Gmelin, 1790)	27	2	7	1
<i>O. (Spinicoxa) albopictus calcaratus</i> (Morawitz, 1885)	77	3	5	3b
<i>O. (S.) simillimus</i> Morawitz, 1867	1	1	3	(1)
<i>Hemipterochilus bembeciformis</i> (Morawitz, 1867)	110	3	5	1
<i>Pterocheilus phaleratus</i> (Panzer, 1797)	2	1	7	1
<i>Onychopterocheilus (O.) pallasii</i> (Klug, 1805)	3	1	7	1
<i>Alastor (Alastor) bieglebeni</i> Giordani Soika, 1942	294	4	5	3b
<i>Alastorynerus microdynerus</i> (Dalla Torre, 1889)	12	2	5	1
<i>Leptochilus (Lionotulus) alpestris</i> (de Saussure, 1855)	49	3	4	2
<i>L. (L.) membranaceus</i> (Morawitz, 1867)	76	3	5	2
<i>L. (L.) regulus</i> (de Saussure, 1855)	10	2	4	3a
<i>Microdynerus (M.) longicollis</i> Morawitz, 1895	18	2	4	3a
<i>M. (M.) mirandus</i> Giordani Soika, 1947	6	2	5	(3)
<i>M. (M.) nugdunensis</i> (de Saussure, 1855)	1	1	4	(3)
<i>M. (M.) timidus</i> (de Saussure, 1856)	7	2	4	3a
<i>M. (Pseudomicrodynerus) parvulus</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	20	2	3	4
<i>Syneuodynerus egregius</i> (Herrich-Schaeffer, 1839)	138	3	4	3a
<i>Euodynerus (Euodynerus) dantici</i> (Rossi, 1790)	168	3	2	2
<i>E. (E.) disconotatus</i> (Lichtenstein, 1884)	114	3	4	2
<i>E. (E.) fastidiosus</i> (de Saussure, 1853)	29	2	4	3b
<i>E. (E.) velutinus</i> Blüthgen, 1951	25	2	5	2
<i>E. (Pareuodynerus) notatus</i> (Jurine, 1807)	1	1	3	4
<i>E. (P.) posticus</i> (Herrich-Schaeffer, 1841)	27	2	4	3a
<i>E. (P.) quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793)	7	2	2	4
<i>Stenodynerus bluethgeni</i> van der Vecht, 1971	35	3	5	6
<i>S. chevrieranus</i> (de Saussure, 1855)	96	3	4	3a
<i>S. fastidiosissimus difficilis</i> (Morawitz, 1867)	55	3	5	2
<i>S. orenburgensis</i> (André, 1884)	27	2	2	1
<i>S. steckianus</i> (Schulthess, 1897)	16	2	4	1
<i>S. xanthomelas</i> (Herrich-Schaeffer, 1833)	17	2	3	4
<i>Stenodynerus</i> sp.	1	1	(8)	(3)
<i>Allodynerus delphinalis</i> (Giraud, 1866)	29	2	2	6
<i>A. floricola</i> (de Saussure, 1853)	14	2	2	2
<i>A. nigricornis</i> (Morawitz, 1885)	8	2	5	3a

Таблица 1. Окончание.

Вид	I	II	III	IV
<i>A. rossii</i> (Lepeletier de Saint Fargeau, 1841)	52	3	4	3a
<i>Antepipona deflenda</i> (S. S. Saunders, 1853)	339	4	4	2
<i>A. orbitalis ballioni</i> (Morawitz, 1867)	44	3	7	2
<i>Parodontodynerus ephippium</i> (Klug, 1817)	104	3	4	3b
<i>Pseudepipona (Deuterepipona) superba</i> (Morawitz, 1867)	1	1	8	(3)
<i>P. (Pseudepipona) augusta</i> (Morawitz, 1867)	4	1	7	1
<i>P. (P.) beckeri</i> (Morawitz, 1867)	75	3	8	1
<i>P. (P.) herrichii</i> (de Saussure, 1856)	106	3	1	1
<i>Brachyodynerus magnificus</i> (Morawitz, 1867)	3	1	5	1
<i>B. quadrimaculatus</i> (André, 1884)	112	3	8	7
<i>Symmorphus (Symmorphus) bifasciatus</i> (Linnaeus, 1761)	29	2	2	4
<i>S. (S.) crassicornis</i> (Panzer, 1798)	6	2	2	4
<i>S. (S.) debilitatus</i> (de Saussure, 1855)	51	3	3	4
<i>S. (S.) gracilis</i> (Brullé, 1832)	77	3	3	4
<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)	19	2	1	4
<i>A. auctus</i> (Fabricius, 1793)	172	3	5	2
<i>A. gazella</i> (Panzer, 1798)	349	4	4	6
<i>A. nigricornis</i> (Curtis, 1826)	304	4	2	4
<i>A. oviventris</i> (Wesmael, 1836)	15	2	3	5
<i>A. parietinus</i> (Linnaeus, 1761)	17	2	3	4
<i>A. parietum</i> (Linnaeus, 1758)	28	2	2	6
<i>A. trifasciatus</i> (Müller, 1776)	21	2	3	4
<i>Eustenancistrocerus (Parastenancistrocerus) amadanensis</i> (de Saussure, 1855)	244	4	4	2
<i>Eumenes coarctatus lunulatus</i> (Fabricius, 1804)	586	4	4	2
<i>E. coronatus</i> (Panzer, 1799)	360	4	3	4
<i>E. dubius</i> de Saussure, 1852	442	4	4	2
<i>E. mediterraneus</i> Kriechbaumer, 1879	67	3	4	2
<i>E. papillarius</i> (Christ, 1791)	228	4	7	3a
<i>E. pomiformis</i> (Fabricius, 1781)	290	4	4	3b
<i>E. punctaticlypeus kostylevi</i> (Kurzenko, 1976)	7	2	6	3a
<i>E. sareptanus</i> André, 1884	117	3	7	2
<i>E. tripunctatus</i> (Christ, 1791)	2	1	6	1
<i>Katamenes dimidiatus</i> (Brullé, 1832)	73	3	7	1
<i>K. flavigularis</i> (Blüthgen, 1951)	115	3	5	5
<i>Delta unguiculatum</i> (Villers, 1789)	2	1	4	(6)

Примечание. Обозначения баллов относительного обилия, типов ареалов и эколого-ландшафтных комплексов см. в тексте. В скобках указаны данные, требующие дальнейших подтверждений.

6). Политопные виды (6) встречаются как в лесных, так и степных биотопах примерно в одинаковых количествах.

7). Ксерофильные виды «бедлендов» восточной части южного берега Крыма (2) довольно обычны в пределах полупустынных ландшафтов сильно эродированных холмов с разреженным травянистым покровом между Судаком и Карадагским природным заповедником.

Объем собранного материала, количество зарегистрированных видов, выравненность видов по обилию и индекс полидоминантности для каждой ландшафтной зоны Крыма приведены в табл. 2. Наиболее богатой по числу видов ос-эвменин является фауна южного берега и предгорий, наименее богатой – фауна яйл, настоящих степей и лесов южного макросклона. Фауна горного Крыма

Таблица 2. Показатели видового разнообразия ос-эвменин локальных фаун ландшафтных зон Крыма.

Ландшафтные зоны	Количество кземпляров	Количество видов	Выравненность по обилию	Индекс полидоминантности
Полупустынные степи и солончаки центральной части	190	36	0.69	17.3
Полупустынные степи и солончаки Керченского географического региона	410	36	0.58	12.1
Настоящие степи центральной части	74	24	0.75	13.5
Настоящие степи Тарханкутского географического региона	485	24	0.71	12.2
Настоящие степи Керченского географического региона	96	21	0.66	9.2
Предгорные лесостепи	922	57	0.68	26.1
Леса северного макросклона	676	42	0.44	8.2
Горные луга и степи яйл	57	17	0.70	8.4
Леса южного макросклона	245	20	0.43	3.7
Редколесья южного берега	3037	63	0.54	18.4
Весь Крым	6192	76	0.58	25.2

в целом (72 вида) богаче равнинного (53 вида). В то же время фауне степей и яйл свойственна большая выравненность видов по обилию, чем фауне лесов. Безусловно фауна степного Крыма в настоящее время претерпела сильные изменения в сторону обеднения в связи с хозяйственным освоением земель, и приведенные данные относятся к сохранившимся небольшим участкам нетронутых и прежде всего заповедных территорий. Наиболее высокое значение индекса полидоминантности присуще зоне предгорной лесостепи, что, на наш взгляд, связано с экотонным эффектом.

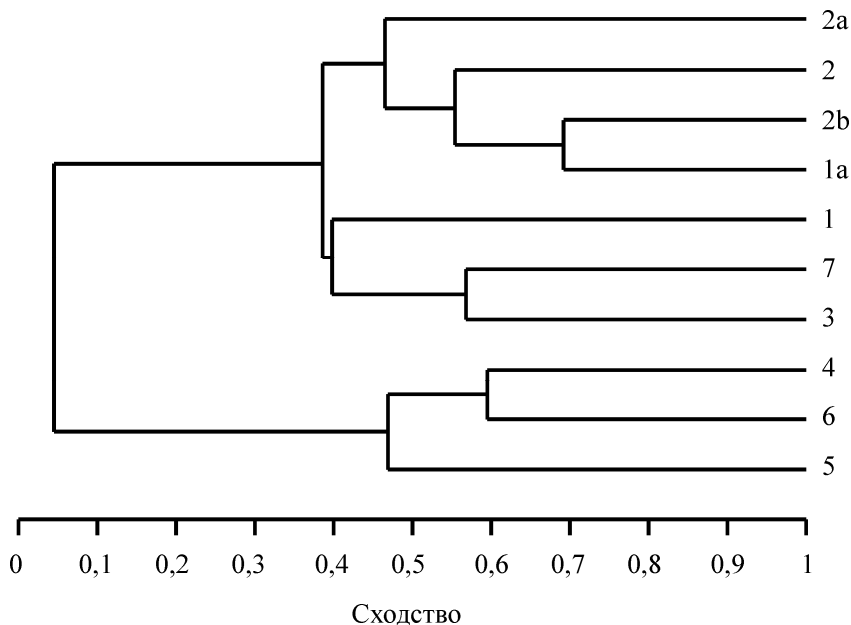


Рис. 2. Характер сходства между ландшафтными зонами Крыма по населению ос-эвменин (индекс Чекановского-Сьеренсена в форме β , метод полного присоединения групп). Обозначение ландшафтных зон как на рис. 1.

Наибольшим сходством по населению ос-эвменин обладают фаунистические комплексы полупустынных степей и солончаков Керченского географического района и его же настоящих степей (0.69), предгорных лесостепей и редколесий южного берега (0.57), лесов северного макросклона и лесов южного макросклона (0.60). Высоким сходством (0.46–0.58) также характеризуются фаунистические комплексы полупустынных степей и солончаков Керченского географического района и его же настоящих степей с фаунами настоящих степей центральной части и настоящих степей Тарханкутского географического района.

Ландшафтные зоны Крыма по сходству населения ос-эвменин разделяются на 2 кластера (рис. 2). В один из них попадают 3 зоны с преобладанием мезофильных биотопов – леса северного макросклона, горные степи и луга яйл и леса южного макросклона. Во второй кластер попадают остальные зоны, где преобладают ксерофильные биотопы. Причем, оба кластера обладают очень низким сходством между собой.

Второй кластер делится, в свою очередь, на два. В один из них попадают предгорные лесостепи, редколесья южного берега и полупустынные степи и солончаки, а в другой – остальные зоны. Фауна полупустынных степей и солончаков обладает невысоким сходством с фауной предгорий и южного берега (рис. 2). Очевидно, эта зона попала в один кластер с ними случайно по причине находок нескольких лесных видов ос-эвменин в зеленой зоне Евпатории. Если учесть это обстоятельство, то ландшафтные зоны Крыма по особенностям фаунистического состава ос-эвменин (без учета влияния человека) можно разделить на 3 группы. 1) Леса северного и южного макросклонов и яйлы, где преобладают (65.7–89.4 %) виды с широкими ареалами (голарктические, транспалеарктические и европейско-сибирские). В остальных ландшафтных зонах преобладают (52.1–81.7 %) виды с ареалами в пределах области Древнего Средиземья (собственно средиземноморские и восточно-средиземноморские). 2) Зоны предгорных лесостепей и редколесий южного берега, где доля видов с евроазиатским степным, понтическим и ирано-туранским типами ареалов минимальна (9.9–10.7 %). 3) Зоны полупустынных степей и солончаков и настоящих степей (включая полуострова Тарханкутский и Керченский), где доля таких видов достигает 30.5 %.

Обсуждение и заключение

В фауне Крыма ос-эвменин обнаружено на 17 видов и 2 рода больше, чем на Юго-Востоке Украины (Амолин, 2009). Фауна ос-эвменин Крыма в целом имеет средиземноморский характер и почти половина ее видов обладает средиземноморскими типами ареалов. Большая доля транспалеарктических и европейско-сибирских видов (по 14 %) свидетельствует о родстве фауны полуострова с фауной материковой Украины. Существенное значение при формировании фауны Крыма сыграли и евроазиатские степные виды (11 %).

Характер распространения видов ос-эвменин по ландшафтным зонам полуострова хорошо отражает особенности их видовых ареалов. Транспалеарктические и европейско-сибирские виды приурочены главным образом к мезофильным биотопам горных лесов и яйл. Средиземноморские виды населяют в Крыму остальные территории, но наиболее многочисленны и обильны на южном берегу. В равнинном же Крыму наряду с ними хорошо представлены евроазиатские степные и понтические виды.

Особенности распространения ос-эвменин по территории Крыма подтверждают предложение (Ковблюк, 2006) о проведении границы в Крыму между Бореальной областью и Областью Древнего Средиземья по нижней границе зоны лесов северного и южного макросклонов. Горные леса и яйлы Крыма относятся к Бореальной области, а южный берег, предгорья и равнинная часть Крыма – к области Древнего Средиземья.

Благодарности

Автор признателен С.П. Иванову за помощь в сборе материала, А.В. Амолину за сравнительный материал и литературные источники, А.В. Антропову, Ю.А. Песенко, М.А. Филатову,

И.В. Мальцеву, С.А. Мосьякину и Д.В. Пузанову за возможность работать с коллекциями ос-эвменин, Н.В. Курзенко, W. Borsato и J. Gusenleitner за помощь в определении отдельных видов ос, консультации и присланную литературу.

Литература

- Амолин А.В. 2003. Складчатокрылые осы подсемейства Eumeninae Крыма // *VI з'їзд Українського ентомологічного товариства*. Ніжин: 5.
- Амолин А.В. 2009. Эколого-фаунистический обзор ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Юго-Восточной Украины. Донецк: ДонНУ. 123 с.
- Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. 1999. Вашингтон: Biodiversity Support Program. 257 с.
- Иванов С.П., Лавренюк В.А. 1997. Складчатокрылые осы // *Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения*. Вашингтон: 40.
- Ковблюк М.М. 2006. Пауки родины Gnaphosidae (Arachnida, Aranei) фауны Криму. Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук. Київ. 20 с.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 237 с.
- Курзенко Н.В. 1977. Обзор одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР. Роды *Paravespa* Rad., *Paragymnomerus* Blüthg., *Gymnomerus* Blüthg. и *Odynerus* Latr // *Энтомологическое обозрение*, **56**(3): 676–690.
- Курзенко Н.В. 1978. Обзор одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР. Диссертация ... кандидата биологических наук. Владивосток. 339 с.
- Курзенко Н.В. 1981. Обзор родов одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР // *Перепончатокрылые Дальнего Востока*. Владивосток: 81–112.
- Курзенко Н.В. 1995. Семейство Vespidae – Складчатокрылые осы // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*. СПб, **4**(1): 295–324.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Попов В.В. 1958. Перепончатокрылые – Hymenoptera // *Животный мир СССР*. М.; Л., **5**: 100–115.
- Тобиас В.И., Курзенко Н.В. 1978. Семейство Eumenidae // *Определитель насекомых европейской части СССР*. М.; Л., **3**(1): 152–173.
- Фатерыга А.В. 2005. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) сосновых лесов Ялтинского горно-лесного заповедника // *Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах*. Днепропетровск: 315–316.
- Фатерыга А.В. 2006. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) Казантипского природного заповедника // *Труды Никитского ботанического сада*, **126**: 292–294.
- Фатерыга А.В. 2007. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) Природного заповедника Мыс Мартыан // *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах*. Днепропетровск: 305–306.
- Фатерыга О.В. 2010. Фауна і біологія гніздування поодиноких складчатокрылих ос підродини Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) Криму. Автореферат дисертації ... кандидата біологічних наук. Київ. 24 с.
- Фатерыга А.В., Иванов С.П. 2009. Результаты 100-летнего изучения фауны складчатокрылых ос Карадагского природного заповедника и прилегающих территорий // *Заповідна справа в Україні*, **15**(1): 65–70.
- Фатерыга А.В., Филатов М.А. 2006. Складчатокрылые осы (Hymenoptera: Vespidae) Опукского природного заповедника // *Труды Никитского ботанического сада*, **126**: 292–294.
- Białynicki-Birula A. 1926. Ein Beitrag zur Kenntniss der paläarktischen *Hoplomerus*-Arten (Hymenoptera – Diptoptera) // *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **20**(10–11): 885–906.
- Blüthgen P. 1961. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diptoptera) // *Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie*, **2**: 1–252.
- Kostylev G. 1928. Materialien zur Kenntnis der Vespidenfauna der östlichen Krim // *Entomologische Mitteilungen*, **17**(6): 398–407.

- Kostylev G. 1940. Espèces nouvelles et peu connues de Vespides, d'Euménides et de Masarides paléarctiques (Hymenoptera) I // *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou. Section Biologique*, **49**(3–4): 137–154; **49**(5–6): 24–42.
- Morawitz F. 1895. Materialien zu einer Vespidenfauna des Russischen Reiches // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, **29**: 407–493.
- Vecht J. van der, Fischer F.C.J. 1972. Palaearctic Eumenidae. Hymenopterorum Catalogus, 8. 's-Gravenhage. 199 p.

Первые результаты изучения фауны наездников семейства Diapriidae (Hymenoptera) Самарской области

В.Г. Чемырева

The first results of the study of parasitoid fauna of the family Diapriidae (Hymenoptera) in Samara Region

V.G. Chemyreva

Самарский государственный университет, Самара, Россия.

Samara State University, Samara, Russia. E-mail: diapriids.vas@mail.ru

Резюме. На территории Самарской области впервые выявлено 57 видов из 17 родов и 2 подсемейств наездников сем. Diapriidae. Были обнаружены представители 10 родов подсем. Belytinae (*Aclista* Foerster, *Acropiasta* Foerster, *Belyta* Jurine, *Cinetus* Jurine, *Miota* Foerster, *Opazon* Haliday, *Pantoclis* Foerster, *Pantolyta* Foerster, *Scorpioteleia* Ashmead, *Zygota* Foerster) и 7 родов подсем. Diapriinae (*Aneurinchus* Westwood, *Basalys* Westwood, *Entomacis* Foerster, *Paramecius* Westwood, *Psilus* Panzer, *Spilomicrus* Westwood, *Trichopria* Ashmead). Наибольшее число видов обнаружено в родах *Belyta* и *Trichopria*. По численности и видовому разнообразию диаприиды преобладают в биотопах мезофильного характера.

Ключевые слова. Diapriidae, Belytinae, Diapriinae, фауна, биотопическое распределение, Самарская область.

Abstract. Fifty-seven species of Diapriidae of 17 genera and two subfamilies were recorded for the first time for Samara Region. The members of ten genera of subfamily Belytinae (*Aclista* Foerster, *Acropiasta* Foerster, *Belyta* Jurine, *Cinetus* Jurine, *Miota* Foerster, *Opazon* Haliday, *Pantoclis* Foerster, *Pantolyta* Foerster, *Scorpioteleia* Ashmead, *Zygota* Foerster) and seven genera of subfamilies Diapriinae (*Aneurinchus* Westwood, *Basalys* Westwood, *Entomacis* Foerster, *Paramecius* Westwood, *Psilus* Panzer, *Spilomicrus* Westwood, *Trichopria* Ashmead) were discovered in this region. The most number of species was recorded in the genera *Belyta* and *Trichopria*. Diapriidae is the most abundant and diverse in the mesophilous biotopes.

Key words. Diapriidae, Belytinae, Diapriinae, fauna, biotopic distribution, Samara Region.

Введение

Наездники сем. Diapriidae (надсем. Proctotrupoidea) – крупное и всеветно распространенное семейство паразитических перепончатокрылых насекомых. В настоящее время в мире описано свыше 2300 видов, из них на территории Европы отмечен 781 вид из 61 рода (Fauna Europaea, 2010). В пределах России исследование группы было начато в 60-е годы XX в. М.А. Козловым (1971).

В настоящее время для фауны России указывается около 300 видов из 28 родов и 3 подсемейств диаприид, из которых только 2 подсемейства (Belytinae и Diapriinae) имеют большое число

видов (Козлов, 1987). Третье подсемейство (Ismarinae) на территории России представлено только 1 родом и 2 видами (Козлов, 1987). Наиболее богаты видами в Европе и в России роды *Aclista* Foerster, *Basalys* Westwood, *Belyta* Jurine, *Pantoclis* Foerster и *Trichopria* Ashmead.

Фауна диаприид регионов России исследована неравномерно, а к наиболее слабо изученным регионам относится Среднее Поволжье, включающее и Самарскую область. Данная территория, располагаясь на границе 2 природных зон (степной и лесостепной), характеризуется повышенным разнообразием беспозвоночных животных. Однако до сих пор паразитические перепончатокрылые, и в первую очередь представители надсем. Proctotrupoidea, остаются крайне слабо затронутыми исследованиями: для Самарской области не был указан ни один вид из сем. Diapriidae (Краснобаев, Дюжаева, 2007).

Сем. Diapriidae делится на 4 подсемейства (Ambositrinae, Ismarinae, Belytinae, Diapriinae), из которых только 3 последних представлены в Палеарктике. Представители подсем. Ismarinae являются вторичными эктопаразитами равнокрылых (Homoptera), развиваясь на личинках ос-дриинид (Dryinidae) в цикадках (Козлов, 1971). Наездники подсем. Belytinae паразитируют в пупариях мух главным образом семейств Mucetophilidae и Sciaridae (Nixon, 1957). Виды подсем. Diapriinae развиваются в личинках чешуекрылых и жесткокрылых (Staphylinidae и Psephenidae), а также в личинках и пупариях мух различных семейств (Bibionidae, Tabanidae, Agromyzidae, Chloropidae, Muscidae и др.) (Nixon, 1980). Вслед за своими хозяевами диаприины проникают в необычные места обитания: известны их находки в приливной зоне континентов и субарктических островов, глубоко в почве, в норах млекопитающих и гнездах птиц, в муравейниках (Козлов, 1971).

Материал и методика

Целью нашего исследования было предварительное изучение фауны диаприид на территории Самарской области.

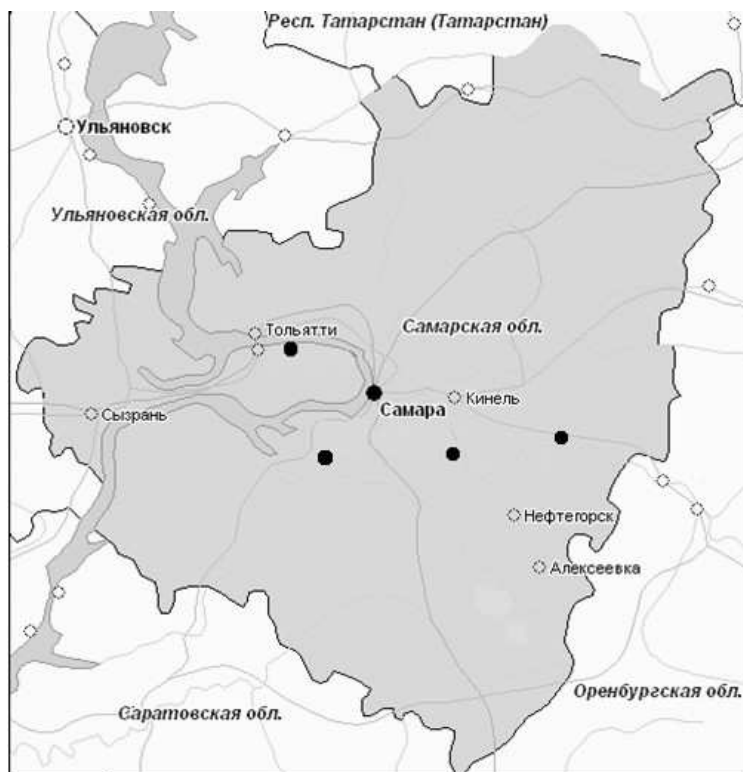


Рис. 1. Точки сбора диаприид в Самарской области.

Полевой сбор материалов осуществлялся автором в период с 2007 по 2009 гг. преимущественно в биотопах мезофильного характера (смешанные и широколиственные леса, ольховники, дубравы и пойменные луга); значительно меньше диаприид было собрано на суходольных лугах и остепненных участках. Сборы проводились кошением энтомологическим сачком (50 взмахов на одну пробу) и с помощью почвенных ловушек Барбера. Также были изучены сборы других энтомологов, собранные в области в 2002–2009 гг. Весь исследованный материал был собран в 5 точках на территории 3 районов области (Волжском, Ставропольском и Кинельском) (рис. 1). Всего собрано и определено более 250 экз. наездников сем. Diapriidae. Для определения диаприид использовались определительные таблицы из ряда работ (Nixon, 1957, 1980; Козлов, 1986, 1995).

Результаты

В результате обработки материала в фауне Самарской области обнаружено 57 видов из 17 родов: 35 вида из 10 родов подсем. Belytinae и 22 вида из 7 родов подсем. Diapriinae (таблица). Часть материала удалось определить только до рода, поэтому число обнаруженных видов имеет предварительный характер. В подсем. Belytinae по числу видов преобладает род *Belyta* (их 9) (рис. 2а), а обычными являются представители родов *Aclista* (рис. 2б), *Cinetus*, *Pantoclis* и *Zigota* (по 3 и более в каждом). В подсем. Diapriinae наиболее широко представлен род *Trichopria* (9 видов), менее обильным оказался *Basalys* с 5 видами (рис. 3). По числу экземпляров в сборах преобладают роды *Aclista* и *Trichopria*: на них приходится 43 % от общего числа собранных экземпляров.

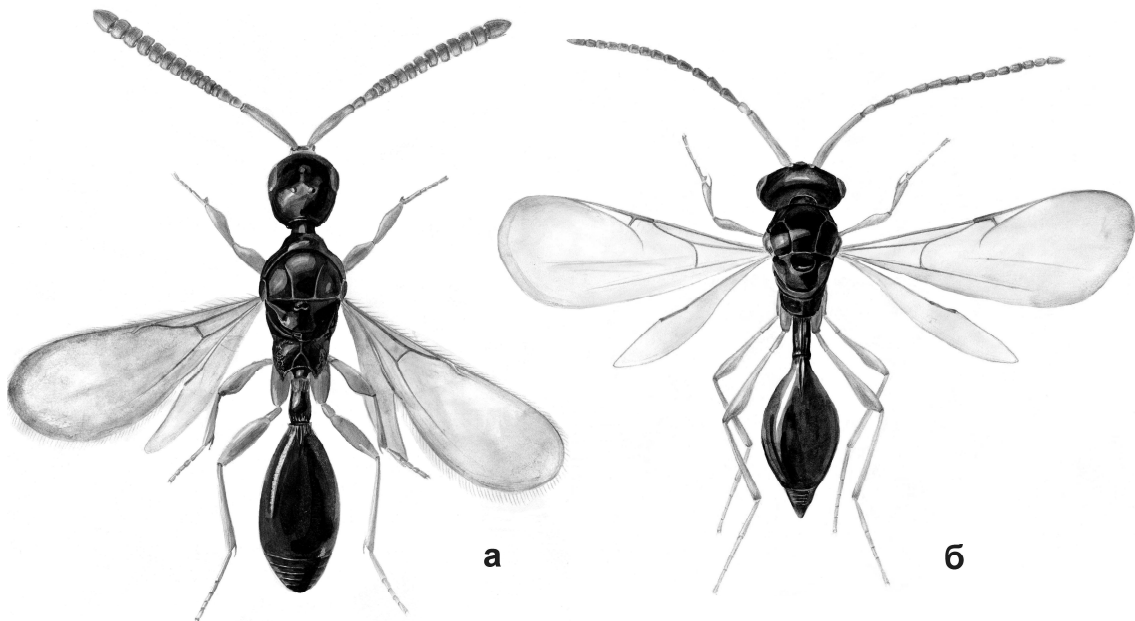


Рис. 2. Внешний вид: а – *Belyta depressa* Thomson; б – *Aclista tristis* Nixon. (Ориг.).

Наиболее массовым в пределах г. Самара оказался *Trichopria oxygaster* Masner. На территории Самарской Луки пока не выявлено массовых видов, но наиболее обычны для данной местности являются *Belyta depressa* Thomson, *B. quadridens* Kieffer, *Aclista acuta* Kieffer и *A. tristis* Nixon.

Находки белитин приурочены исключительно к биотопам мезофильного характера: заливым лугам, широколиственным лесам и узким степным балкам с ярко выраженной мезофильной растительностью. Представители подсем. Diapriinae также наиболее многочисленны в мезофильных стациях, но они представлены и в сборах с суходольных лугов и остепненных участков городских парков.

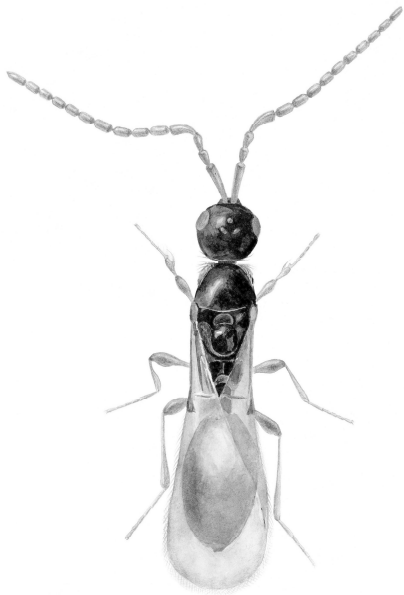
Таблица 1. Список видов сем. Diapriidae Самарской области.

Подсемейство Belytinae	Подсемейство Diapriinae
<i>Aclista acuta</i> Kieffer	<i>Aneurhynchus pentatomus</i> Thomson
<i>A. alticollis</i> Thomson	<i>Basalys adrupta</i> Thomson
<i>A. cantiana</i> Curtis	* <i>B. formicaria</i> Kieffer
<i>A. nigriceps</i> Kieffer	<i>B. fumipennis</i> Westwood
<i>A. prudens</i> Nixon	<i>B. longipennis</i> Kieffer
<i>A. tristis</i> Nixon	* <i>B. stramineipes</i> Kieffer
<i>Acropiستا rufiventris</i> Kieffer	<i>Entomacis cordata</i> Kieffer
<i>Acropiستا</i> sp.	<i>E. perplexa</i> Haliday
<i>Belyta carinifrons</i> Kieffer	<i>Paramecius</i> sp.
<i>B. depressa</i> Thomson	<i>Psilus rufitarsis</i> Kieffer
<i>B. elegans</i> Kieffer	* <i>P. tenuisulcus</i> Kieffer
<i>B. foscicornis</i> Cameron	<i>Spilomicrus bipunctatus</i> Kieffer
* <i>B. lativentris</i> Cameron	<i>S. integer</i> Thomson
<i>B. longifursa</i> Kieffer	<i>Trichopria elongata</i> Thomson
<i>B. quandridens</i> Kieffer	* <i>T. musciperda</i> Kieffer
* <i>B. tenuicornis</i> Kieffer	<i>T. myrmecobia</i> Kieffer
<i>B. validicornis</i> Kieffer	<i>T. oxygaster</i> Masner
<i>Cinetus ditomus</i> Kieffer	* <i>T. rotundata</i> Kieffer
<i>C. iridipennis</i> Lepeletier	* <i>T. stilata</i> Kieffer
<i>C. piceus</i> Thomson	<i>T. tenuicornis</i> Thomson
<i>C. sequestor</i> Nixon	<i>T. verticillata</i> Latreille
<i>Cinetus</i> sp.	<i>Trichopria</i> sp.
<i>Miota egregia</i> Kieffer	
<i>Opazon claysa</i> Kieffer	
<i>O. parvulum</i> Haliday	
<i>Pantoclis brevior</i> Thomson	
<i>P. sulcata</i> Thomson	
<i>P. numen</i> Nixon	
<i>Pantoclis</i> sp.	
* <i>Pantolyta subtilis</i> Kieffer	
* <i>Scoprioteleia cebes</i> Nixon	
<i>Scoprioteleia</i> sp.	
<i>Zygotia claviscapa</i> Thomson	
<i>Z. dentatipes</i> Kieffer	
<i>Z. fossulata</i> Thomson	

Примечание. Звездочкой (*) помечены виды, ранее не отмечавшиеся на территории России.

Средняя численность диаприид на одну пробу кошения в 50 взмахов в стациях различного характера значительно варьирует: она максимальна в широколиственных лесах (до 12 экз. на 1 пробу), но гораздо меньше на заливных лугах (3-4 экз. на пробу). В других типах биотопов и на территории г. Самары средняя численность диаприид не превышает 3 экз. на 1 пробу кошения.

Подавляющее число выявленных нами видов широко распространены по всей Европе, однако несомненный интерес представляют находки редких *Belyta tenuicornis* Kieffer, *Basalys formicaria* Kieffer, *Trichopria musciperda* Kieffer и *T. stilata* Kieffer, ранее отмечавшиеся только для отдельных стран Западной Европы. Впервые для России нами указываются следующие виды (таблица, помечены звездочкой): *Belyta lativentris* Cameron, *B. tenuicornis* Kieffer, *Pantolyta subtilis* Kieffer, *Scoprioteleia cerbes* Nixon (Belytinae), *Basalys formicaria* Kieffer, *B. stramineipes* Kieffer, *Psilus tenuisulcus* Kieffer, *Trichopria musciperda* Kieffer, *T. rotundata* Kieffer, *T. stilata* Kieffer (Diapriinae).



Заклучение

Исследование фауны наездников сем. Diapriidae на территории Среднего Поволжья ранее не проводились, поэтому все определенные нами виды впервые приводятся для данной территории. Для Саратовской области ранее указывался *Ismarus halidayi* Foerster (Козлов, 1987), однако в наших сборах он (как и само подсемейство) еще не обнаружен.

Из-за слабо разработанной систематики сем. Diapriidae, большого числа синонимов видового ранга и нередко используемых нечетких и изменчивых диагностических признаков определение видов в группе остается очень сложным. Видовой состав диаприид к настоящему времени все еще слабо изучен как в Европе (тем более в восточной ее части), так и в гораздо большей степени на территории азиатской части Палеарктики.

Рис. 3. Внешний вид *Basalys formicaria* Kieffer. (Ориг.).

Благодарности

Автор благодарен сотрудникам Жигулевского заповедника за помощь при сборе материала на его территории, К.Г. Самарцеву и Е.А. Белослудцеву за предоставление материалов полевых сборов. Автор признателен сотрудникам Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН за внимание, помощь и возможность работы с фондовой коллекцией. Особая благодарность В.А. Коляде и И.В. Дюжаевой за консультации и помощь в процессе работы с материалом по диаприидам.

Литература

- Козлов М.А. 1971. Проктоотрупоидные наездники (Hymenoptera, Proctotrupoidea) фауны СССР // *Труды Всесоюзного энтомологического общества*, **54**: 3–67.
- Козлов М.А. 1987. Надсемейство Proctotrupoidea – проктоотрупоидные наездники // *Определитель насекомых Европейской части СССР. Перепончатокрылые*, **5(2)**: 538–665.
- Козлов М.А. 1995. Сем. Diapriidae – диаприиды // *Определитель насекомых Дальнего Востока России. Сетчатокрылые, скорпионицы, перепончатокрылые*. Владивосток. **4(2)**: 45–59.
- Краснобаев Ю.П., Дюжаева И.В. 2007. Кадастр беспозвоночных животных Самарской Луки: учебное пособие. Самара: Офорт: 272–287.
- Nixon G.E.J. 1957. Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae, subfamily Belytinae // *Handbooks for the Identification of British Insects*. London. **7(3)**: 1–107.
- Nixon G.E.J. 1980. Diapriidae (Diapriinae), Hymenoptera, Proctotrupoidea // *Handbooks for the Identification of British Insects*. London. **7(3)**: 1–55.
- Fauna Europaea: Species List. http://www.faunaeur.org/species_list.php. 10.10.10 г.

ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

Сравнительное исследование способности наездников комплекса *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae) модифицировать поисковое поведение

К.А. Быстреева, А.В. Тимохов

Comparative study of the ability of parasitic wasps of the *Anisopteromalus calandrae* (Howard) species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) to modify searching behaviour

K.A. Bystreeva, A.V. Timokhov

Биологический факультет Московского государственного университета, Москва, Россия.

Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia. E-mail: tuu_tiki@mail.ru

Резюме. На примере двух видов рода *Anisopteromalus* Ruschka проверялась гипотеза о зависимости способности к обучению от степени пищевой специализации наездников. *A. calandrae* (Howard) связан с широким кругом хозяев, в то время как *Anisopteromalus* sp. паразитирует только на точильщиках – вредителях запасов. Спектры основных хозяев этих наездников не перекрываются, однако в лаборатории оба вида нормально развиваются и на альтернативных хозяевах. Развитие *A. calandrae* на альтернативном хозяине *Lasioderma serricorne* (F.) приводит к снижению ольфакторной реакции на основного хозяина *Sitophilus granarius* (L.). Для *Anisopteromalus* sp. влияния условий развития не выявлено. Навык заражения обоих предлагаемых хозяев существенным образом сказывается на поисковом поведении *A. calandrae* и может даже инвертировать реакции в отношении основного и альтернативного хозяев. В то же время у наездников *Anisopteromalus* sp. проявляется эффект навыка заражения только основного хозяина *L. serricorne*. Результаты исследования соответствуют проверяемой гипотезе: наездник-генералист *A. calandrae* проявляет большую способность модифицировать поведение с помощью обучения по сравнению со специалистом *Anisopteromalus* sp.

Ключевые слова. Обучение, паразитоиды, экологическая пластичность, пищевая специализация, ольфактометр.

Abstract. The hypothesis of a relationship between the degree of dietary specialization and learning ability in parasitoids was tested on two species of the genus *Anisopteromalus* Ruschka. *A. calandrae* (Howard) parasitizes a broad range of hosts, while *Anisopteromalus* sp. attacks only anobiid beetles inhabiting stored products. Their original host ranges do not overlap, however both species normally develop on alternative hosts in laboratory. Rearing *A. calandrae* on the alternative host, *Lasioderma serricorne* (F.), results in decreasing its olfactory reaction to the original one, *Sitophilus granarius* (L.). On the contrary, no natal host

effect was detected in *Anisopteromalus* sp. In *A. calandrae*, experience of parasitizing any host has a sufficient impact on its searching behaviour and may invert reactions to both original and alternative hosts. Meanwhile, only effect of the original host (*L. serricornis*) parasitizing was revealed in *Anisopteromalus* sp. The results are in agreement with the hypothesis examined: the generalist *A. calandrae* is more capable of learning compared to the specialist *Anisopteromalus* sp.

Key words. Learning, parasitoids, ecological plasticity, dietary specialization, olfactometer.

Введение

Большинство паразитических перепончатокрылых осуществляют поиск хозяев в постоянно меняющихся условиях окружающей среды и вынуждены подстраивать поведенческие программы в соответствии с конкретной ситуацией, используя собственный предшествующий опыт. Способность обучаться – модифицировать поведение на основе индивидуального навыка – является одной из важнейших адаптаций. Считается, что способность животных к обучению зависит от экологической пластичности вида и от разнообразия задач, которые вид вынужден решать в природе (Thorpe, 1963). В отношении паразитоидов неоднократно высказывалось мнение, что у видов-генералистов (поли- и олигофагов) поисковое поведение в большей степени подвержено модификации, чем у видов-специалистов (Vet et al., 1990; Godfray, 1994). Данная гипотеза проверялась на разных видах наездников и находила во многих работах подтверждение, однако результаты ряда исследований не соответствовали теории (см. обзор: Steidle, van Loon, 2003). Полученные противоречия авторы пытались объяснять спецификой методики экспериментов, невозможностью провести опыты по единой схеме. Избежать указанных методических проблем удастся при сравнении близких видов, четко различающихся экологическими особенностями, для которых при этом характерны общие формы поведения (Pараж, Prokopy, 1989). К настоящему времени подобных исследований выполнено немного (например, Poolman Simons et al., 1992; Geervliet et al., 1996).

В настоящей работе мы изучали способность модифицировать поисковое поведение у наездников комплекса *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae). Относительно недавно было обнаружено, что популяции этого широкораспространенного эффективного энтомофага представляют 2 репродуктивно изолированных вида, различающихся по числу хромосом ($n = 5$ и $n = 7$), ряду морфологических признаков, особенностям поведения, экологическим характеристикам, а также стратегиям жизненного цикла (Gokhman et al., 1998, 1999; Gokhman, Timokhov, 2002). В настоящее время выяснено, что именно вид, обладающий хромосомным набором $n = 7$, является истинным *A. calandrae*. Название второго вида пока не установлено, поэтому в данной работе он упоминается как *Anisopteromalus* sp. Номенклатурные вопросы с этим видом будут решены в рамках готовящейся ревизии рода *Anisopteromalus* (Baur et al., in prep.). В последние годы были изучены пищевые связи видов комплекса *A. calandrae*. Показано, что природные популяции *A. calandrae* ($n = 7$) развиваются за счет зерноядных жуков из нескольких семейств (Dryophthoridae, Bruchidae, Bostrichidae), представляющих разные надсемейства жесткокрылых. Второй вид *Anisopteromalus* sp. ($n = 5$) обнаружен в природе только на точильщиках – вредителях запасов (Anobiidae) (Timokhov et al., in press). При этом в лаборатории наездники обоих видов могут нормально развиваться и на альтернативных хозяевах (Timokhov, Gokhman, 2003). На примере *A. calandrae* ($n = 7$) было изучено влияние навыка заражения на общую поисковую активность наездников и на избирательность их поведения в отношении хозяев (Ghimire, Phillips, 2008; Ishii, Shimada, 2010), однако эти исследования касались только одного вида. Также у этого энтомофага выявлены реакции на ольфакторные стимулы, исходящие от разных потенциальных хозяев и их кормовых субстратов (Belda, Riudavets, 2010).

Материал и методика

A. calandrae был представлен лабораторной линией «Eggmühl», берущей начало от природной популяции, развивавшейся на амбарном долгоносике *Sitophilus granarius* (L.) (Dryophthoridae). Лабораторная линия второго вида наездников *Anisopteromalus* sp. (Moscow-2) происходит от попу-

ляции, которая существовала на точильщике *Lasioderma serricorne* (F.) (Anobiidae). Культуры насекомых разводили при температуре 27°–30° С и относительной влажности воздуха 75 %. В настоящей работе в качестве хозяев выступали *S. granarius* и *L. serricorne*, причем долгоносиков содержали на мягких сортах пшеницы. При культивировании наездников и в эксперименте использовали личинок старшего возраста, предкуколок и куколок *S. granarius* в возрасте 21–28 дней, развивавшихся в зерне. *L. serricorne* содержали на манной крупе. Просеивая 30–40-дневную культуру, отбирались колыбельки точильщиков, содержащие предкуколок и куколок, которые предлагались на заражение наездникам либо использовались в эксперименте. Оба вида наездников разводили параллельно на двух хозяевах, а в итоге получали 4 субпопуляции наездников: *A. calandrae* – на основном (*S. granarius*) и на альтернативном (*L. serricorne*) хозяевах; *Anisopteromalus* sp. – на альтернативном (*S. granarius*) и на основном (*L. serricorne*) хозяевах.

Для того чтобы исключить возможность приобретения молодыми самками наездников навыка заражения, колыбельки и зерновки, содержавшие хозяев с развивавшимися на них паразитами, за несколько дней до выхода наездников помещали в индивидуальные ячейки иммунологических планшетов (Greiner Bio One, ©), которые закрывали ватными пробками. Особей из каждой субпопуляции, вышедших в один день, пересаживали в общую пробирку и снабжали ваткой, смоченной водой. Наездников тестировали в возрасте 3 дней.

Исследовали влияние условий разведения (развитие на определенном хозяине) и навыка заражения того или иного хозяина на поисковое поведение наездников. В каждой из четырех субпопуляций изучали реакции следующих групп самок: 1) неопытных, т.е. не имевшие навыка заражения какого-либо хозяина; 2) заразивших непосредственно перед тестированием одну особь *S. granarius*; 3) заразивших одну особь *L. serricorne*.

Для изучения поискового поведения наездников использовали статический четырехкамерный ольфактометр, изготовленный из оргстекла (рис. 1) (Steidle, Schöller, 1997). Ольфактометр состоит из цилиндра (диаметр 19 см, высота 4 см), разделенного вертикальными перегородками на 4 сектора. Сверху на цилиндр помещается тестовая арена (диаметр 19 см, высота 1 см), основу которой составляет натянутый на пластиковое кольцо газ (ячейка 0.5 мм), свободно пропускающий запахи. Тестовая арена накрывается сверху крышкой из оргстекла. В центр каждого из четырех секторов ольфактометра помещается чашка Петри (диаметр 5 см), содержащие пробы (10 зерновок, зараженных долгоносиком, или 10 колыбелек с точильщиками), а также 2 пустые чашки Петри (контроль). Для того чтобы исключить возможность визуального обнаружения хозяев наездниками, чашки Петри прикрывали кружками из фильтровальной бумаги. Условные участки на тестовой арене, располагающиеся непосредственно над чашками Петри, рассматривали в качестве так называемых «запаховых полей», где концентрация ольфакторных стимулов максимальна. Реакции самок определяли по времени их движения в запаховых полях.

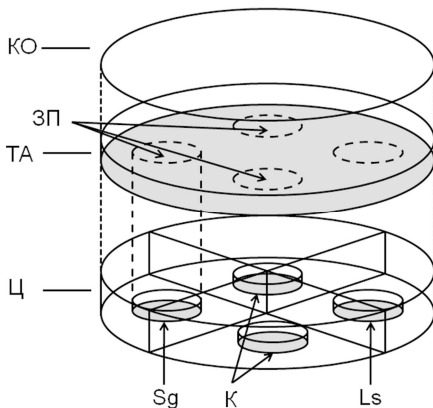


Рис. 1. Схема устройства четырехкамерного ольфактометра: ЗП – запаховые поля; КО – крышка ольфактометра; ТА – тестовая арена; Ц – цилиндр с четырьмя секторами; Sg – чашка Петри с пробой *S. granarius*; Ls – чашка Петри с пробой *L. serricorne*; К – пустые чашки Петри (контроль).

Эксперименты проводили в комнате с контролируемым освещением. Освещенность обеспечивалась лампой накаливания мощностью 60Вт, установленной над ольфактометром и прикрытой рассеивающим фильтром. Самок по одной выпускали на тестовую арену. В течение 600 с регистрировали их действия (пробежки, полет, остановки) и местоположение в ольфактометре с помощью компьютерной программы Observer (Noldus, The Netherlands). Самки, которые во время тестирования оставались неподвижными более 300 с, отбраковывались, причем каждую самку тестировали однократно.

Для того чтобы выявить различия во времени, проведенном самками в разных запаховых полях, использовали ранговый дисперсионный анализ Фридмана. Парное сравнение между запахowymi полями проводили с помощью критерия Вилкоксона, который дополняли последовательным тестом Бонферрони. Для выявления различий в поисковом поведении наездников из разных изучаемых групп использовали многомерный дисперсионный анализ (MANOVA). При наличии достоверных различий с помощью одномерного дисперсионного анализа исследовали, какие именно факторы оказали влияние.

Результаты

Независимо от условий развития неопытные самки *A. calandrae* проявляли врожденную реакцию на химические стимулы, исходящие только от своего основного хозяина *S. granarius* (рис. 2А, 2Б). В то же время условия развития влияли на их поведение (MANOVA: Wilks $\lambda = 0.72$; $F_{4,40} = 3.82$; $p < 0.05$): культивирование на альтернативном хозяине *L. serricornе* приводило к снижению реакции на основного хозяина ($F_{1,43} = 14.21$; $p < 0.001$) (ср. рис. 2А и 2Б).

Влияние навыка заражения хозяина на поведение наездников можно выявить, сравнивая реакции заражавших и неопытных самок (последние выступают в качестве контроля), развивавшихся в одинаковых условиях. У самок *A. calandrae* в результате навыка заражения основного хозяина *S. granarius* возрастала реакция на него (рис. 2В, 2Г). В случае самок, развивавшихся на точильщиках (ср. рис. 2Б и 2Г), эффект навыка заражения достоверен (Wilks $\lambda = 0.50$; $F_{4,37} = 9.03$; $p < 0.001$). Для самок, развивавшихся на долгоносиках, это увеличение реакции недостоверно, т.к. исходная реакция на данного хозяина была и без того достаточно сильной (Wilks $\lambda = 0.84$; $F_{4,41} = 1.89$; $p = 0.13$) (ср. рис. 2А и 2В).

Навык заражения альтернативного хозяина *L. serricornе* существенно изменяет поисковое поведение *A. calandrae*: наездники обнаруживают реакцию на *L. serricornе*, а реакция на основного хозяина снижается (рис. 2Д, 2Е). Это справедливо для самок, развивавшихся на *S. granarius* (Wilks $\lambda = 0.69$; $F_{4,38} = 4.30$; $p < 0.01$) (ср. рис. 2А и 2Д). В случае развития на *L. serricornе* и последующего заражения этого хозяина самки вовсе не проявляли достоверную реакцию на основного хозяина – долгоносика (Wilks $\lambda = 0.70$; $F_{4,34} = 3.61$; $p < 0.05$) (ср. рис. 2Б и 2Е).

Также как и у *A. calandrae*, неопытные самки *Anisopteromalus* sp. достоверно реагировали только на своего исходного хозяина, в данном случае на *L. serricornе* (рис. 3А, 3Б). Однако в отличие от первого вида условия развития самок *Anisopteromalus* sp. не влияли на интенсивность их реакции в отношении того или иного хозяина (Wilks $\lambda = 0.96$; $F_{4,50} = 0.46$; $p = 0.76$) (ср. рис. 3А и 3Б).

У самок *Anisopteromalus* sp., заражавших альтернативного хозяина *S. granarius*, паттерны распределения времени движения в запаховых полях ольфактометра оставались неизменными по сравнению с неопытными особями, т.е. эффект навыка заражения отсутствовал. Это характерно как для самок, развивавшихся на долгоносике (Wilks $\lambda = 0.93$; $F_{4,40} = 0.74$; $p = 0.57$) (ср. рис. 3А и 3В), так и для развивавшихся на точильщике (Wilks $\lambda = 0.98$; $F_{4,67} = 0.41$; $p = 0.79$) (ср. рис. 3Б и 3Г).

Навык заражения основного хозяина *L. serricornе* способствовал возрастанию реакции на него у *Anisopteromalus* sp., но только при условии, что и развитие проходило на этом хозяине (Wilks $\lambda = 0.53$; $F_{4,51} = 11.35$; $p < 0.001$) (ср. рис. 3Б и 3Е). При развитии на долгоносике эффект навыка заражения основного хозяина недостоверный (Wilks $\lambda = 0.87$; $F_{4,36} = 1.30$; $p = 0.29$) (ср. рис. 3А и 3Д). Таким образом, у *Anisopteromalus* sp. только навык заражения основного хозяина существенным образом сказывается на последующем поисковом поведении.

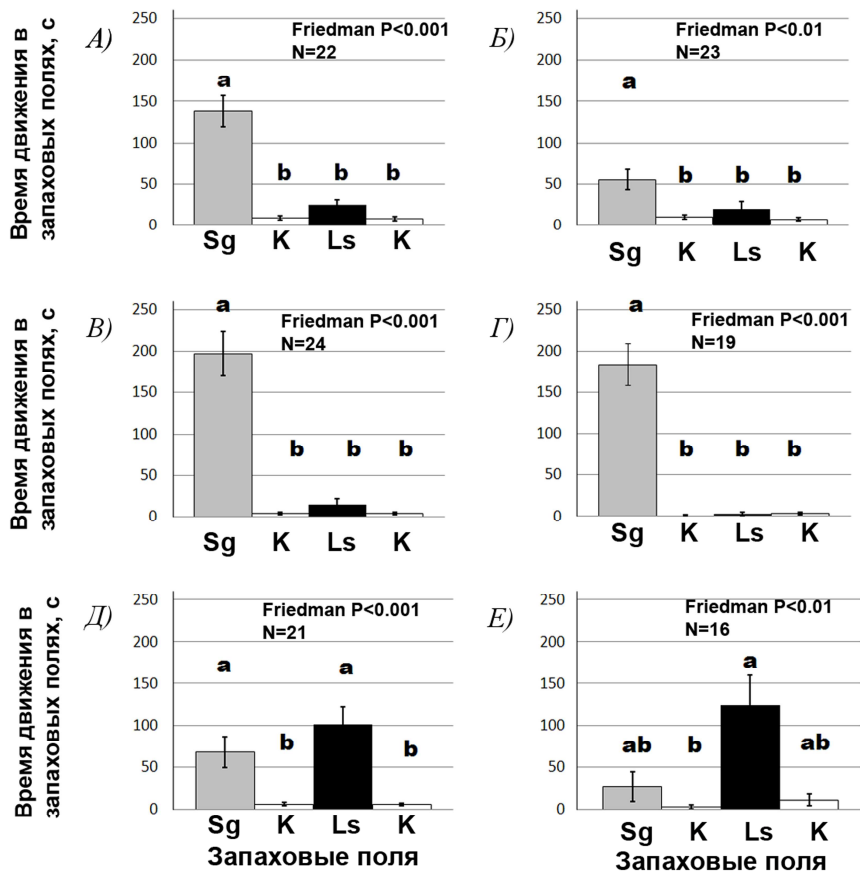


Рис. 2. Среднее время движения (\pm стандартная ошибка) самок *A. calandrae* в запаховых полях ольфактометра: А – неопытные самки, развившиеся на *S. granarius*; Б – неопытные самки, развившиеся на *L. serricorne*; В – самки, развившиеся на *S. granarius* и заражавшие *S. granarius*; Г – самки, развившиеся на *L. serricorne* и заражавшие *S. granarius*; Д – самки, развившиеся на *S. granarius* и заражавшие *L. serricorne*; Е – самки, развившиеся на *L. serricorne* и заражавшие *L. serricorne*. Запаховые поля: Sg – *S. granarius*; Ls – *L. serricorne*; К – контроль. N – объем выборки. Значения, отмеченные разными буквами, отличаются друг от друга по крайней мере на уровне значимости $p < 0,05$ (критерий Вилкоксона и тест Бонферрони).

Обсуждение

Виды комплекса *Anisopteromalus calandrae* различаются степенью пищевой специализации. Собственно *A. calandrae* можно рассматривать как вид-генералист, использующий относительно широкий спектр хозяев, а *Anisopteromalus* sp. – как вид-специалист, связанный с узким кругом хозяев (Timokhov et al., in press). Широта генетически детерминированной трофической специализации определяет адаптивную ценность способности насекомого к обучению (Резник, 1993), поэтому мы вправе ожидать, что именно первый вид в большей степени модифицирует поведение обучением. Результаты настоящего исследования в полной мере подтверждают высказанное предположение. Обучение у наездников может иметь место на разных этапах, в частности, в ходе преимагинального развития и выхода молодого имаго, а также во время поиска и заражения хозяев (Godfray, 1994). Условия развития сказываются на поисковом поведении *A. calandrae*, тогда как для *Anisopteromalus* sp. такого влияния не выявлено. Вместе с тем для обоих видов навык заражения является более сильным фактором, влияющим на их поведение. У *A. calandrae* опыт заражения как основного, так и альтернативного хозяина проявляется в усилении реакции на тот вид, которого наездники атаковали ранее, и ослаблении реакции на хозяев другого вида. В то же время,

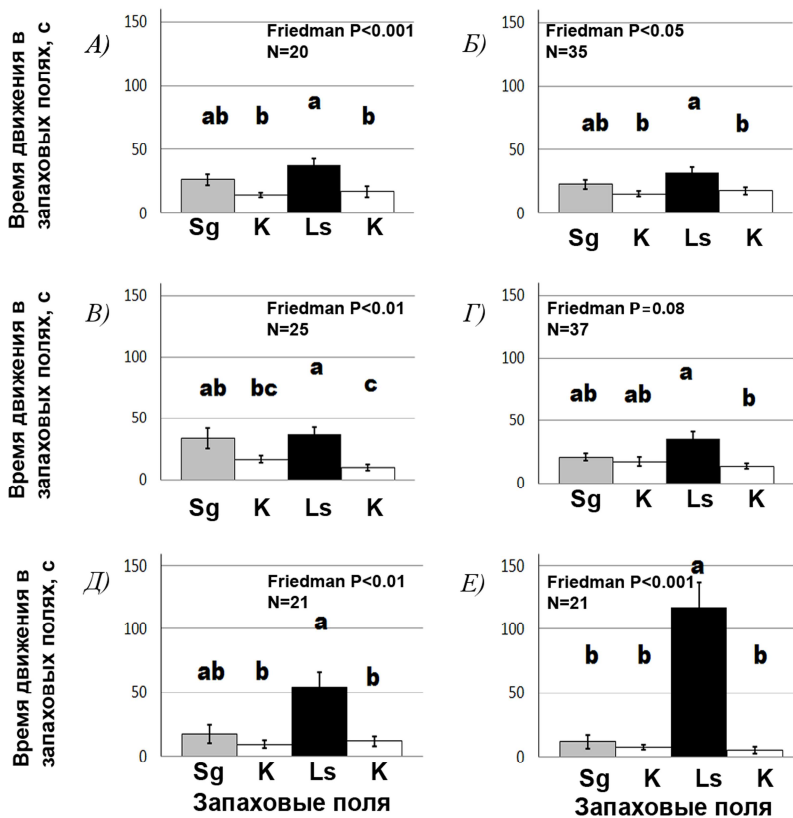


Рис. 3. Среднее время движения (\pm стандартная ошибка) самок *Anisopteromalus* sp. в запаховых полях ольфактометра: А – неопытные самки, развившиеся на *S. granarius*; Б – неопытные самки, развившиеся на *L. serricorne*; В – самки, развившиеся на *S. granarius* и заражавшие *S. granarius*; Г – самки, развившиеся на *L. serricorne* и заражавшие *S. granarius*; Д – самки, развившиеся на *S. granarius* и заражавшие *L. serricorne*; Е – самки, развившиеся на *L. serricorne* и заражавшие *L. serricorne*. Запаховые поля: Sg – *S. granarius*; Ls – *L. serricorne*; К – контроль. Остальные обозначения как на рис. 2.

для *Anisopteromalus* sp. выявлен эффект навыка заражения только основного хозяина и лишь при условии, что и развитие проходило на этом хозяине. Таким образом, *A. calandrae*, обладающий большей экологической пластичностью и связанный с широким кругом хозяев, проявляет большую способность модифицировать поисковое поведение с помощью обучения по сравнению с наездниками *Anisopteromalus* sp.

Необходимо учитывать, что паразит может обладать неодинаковой пищевой специализацией на разных трофических уровнях – на уровне хозяев и на уровне кормовых субстратов хозяев (Vet, Dicke, 1992). *Anisopteromalus* sp., являясь специалистом в отношении хозяев, может рассматриваться в качестве генералиста на другом трофическом уровне, поскольку его хозяева – развивающиеся в запасах точилички – исключительно многоядны. Нельзя исключать, что при иной методической постановке экспериментов, например, с целью изучения участия обучения в формировании реакции паразитоида на различные субстраты хозяев, *Anisopteromalus* sp. не проявит большую обучаемость.

Благодарности

Авторы искренне благодарны Й. Штайдле (Университет Хохенхайм, Штутгарт, Германия), Г.А. Закладному и Е.Ф. Когтевой (Института зерна, Москва) за предоставленные культуры насекомых, В.М. Карцеву (кафедра энтомологии МГУ, Москва) за плодотворные консультации.

Литература

- Резник С. Я. 1993. Обучение в пищевой избирательности насекомых // *Пищевая специализация насекомых (экологический, физиологический, эволюционный аспекты)* (Труды Зоологического института РАН, **193**). СПб.: 5–72.
- Belda C., Riudavets J. 2010. Attraction of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae) to odors from grain and stored product pests in a Y-tube olfactometer // *Biological Control*, **54**: 29–34.
- Geervliet J.B.F., Vet L.E.M., Dicke M. 1996. Innate responses of the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from different plant-herbivore complexes // *Journal of Insect Behavior*, **9**(4): 525–538.
- Ghimire M.N., Phillips T.W. 2008. Effects of prior experience on host selection and host utilization by two populations of *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Environmental Entomology*, **37**(5): 1300–1306.
- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. New Jersey, Princeton: Princeton University Press. 473 p.
- Gokhman V.E., Timokhov A.V., Fedina T.Yu. 1998. First evidence for sibling species in *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Russian Entomological Journal*, **7**(3–4): 157–162.
- Gokhman V.E., Fedina T.Yu., Timokhov A.V. 1999. Life-history strategies in parasitic wasps of the *Anisopteromalus calandrae* complex (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Russian Entomological Journal*, **8**(3): 201–211.
- Gokhman V.E., Timokhov A.V. 2002. Taxonomic status of populations of *Anisopteromalus calandrae* (Howard) (Hymenoptera: Pteromalidae) from Russia, Western Europe and USA // *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control*. Budapest: 253–258.
- Ishii Y., Shimada M. 2010. The effect of learning and search images on predator-prey interactions // *Population Ecology*, **52**: 27–35.
- Papaj D.R., Prokopy R.J. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects // *Annual Review of Entomology*, **34**: 315–350.
- Poolman Simons M.T.T., Suverkropp B.P., Vet L.E.M., Moed G. de. 1992. Comparison of learning in related generalist and specialist eucoilid parasitoids // *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **64**(2): 117–124.
- Steidle J.L.M., Schöller M. 1997. Olfactory host location and learning in the granary weevil parasitoid *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Journal of Insect Behavior*, **10**(3): 331–342.
- Steidle J.L.M., Loon J.J.A. van. 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept // *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **108**: 133–148.
- Thorpe W. H. 1963. Learning and instinct in animals. London: Methuen. 558 p.
- Timokhov A.V., Gokhman V.E. 2003. Host preferences of parasitic wasps of the *Anisopteromalus calandrae* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) // *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **67**(1): 35–39.
- Vet L.E.M., Dicke M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in tritrophic context // *Annual Review of Entomology*, **37**: 141–172.
- Vet L.E.M., Lewis W.J., Papaj D.R., Lenteren J.C. van. 1990. A variable-response model for parasitoid foraging behavior // *Journal of Insect Behavior*, **3**(4): 471–490.

Сезонные особенности населения муравьев (Hymenoptera: Formicidae) тропического муссонного леса

В.А. Зрянин

Seasonal peculiarities of ant population (Hymenoptera: Formicidae) in tropical monsoon forest

V.A. Zryanin

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия.

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod, Nizhni Novgorod, Russia. E-mail: zryanin@list.ru

Резюме. В августе 2008 г. (влажный сезон) и марте 2010 г. (сухой сезон) изучено население муравьев на модельных полигонах по 100 м² в двух типах тропического муссонного леса в национальном парке Кат Тьен (провинция Донг Най, Южный Вьетнам). Число видов в пределах одного полигона в разные сезоны сходно. Существенные различия наблюдаются в общей плотности гнезд и плотности поселения отдельных видов. В середине влажного сезона достоверно повышается относительное обилие почвенно-подстилочных видов. Активность муравьев-дендробионтов выше у поверхности почвы в середине сухого сезона. Выделяются 2 группы Ponerinae, имеющие разную сезонную динамику. Обсуждаются этологические и морфо-физиологические адаптации муравьев к дефициту влаги в сезонных тропических лесах.

Ключевые слова. Население муравьев, сезонность, тропические муссонные леса, Южный Вьетнам.

Abstract. In August 2008 (wet season) and in March 2010 (dry season) ant population on two plots (100 m² each) in different types of tropical monsoon forest in National Park Cat Tien (Dong Nai Province, South Vietnam) was studied. Number of ant species within one plot during different season is similar. Essential distinctions in the general density of nests and density of settlement of some species are observed. In the middle of a wet season the relative abundance of litter-dwelling ants significantly increased. Activity of arboreal ants near soil surface in the middle of a dry season is above. Two groups of Ponerinae with different seasonal dynamics are established. Ethological and morpho-physiological adaptations of ants to avoid of desiccation risk in seasonal rainforests are discussed.

Key words. Ant population, seasonality, tropical monsoon forest, South Vietnam.

Введение

Сезонные колебания обилия насекомых в тропических лесах давно привлекают внимание исследователей (см. обзор: Anu et al., 2009). Это прежде всего связано с выраженной периодичностью как в жизненных циклах отдельных видов, так и в сезонном соотношении различных таксонов во многих тропических экосистемах на фоне незначительных климатических градиентов. Имеющиеся данные о предположительно широком распространении гетеродинамных жизненных

циклов у тропических насекомых пока не позволяют судить о механизмах их регуляции (Кипятков, Лопатина, 2007). Что касается влияния сезонности на соотношение и активность различных групп насекомых в тропических лесах, то здесь уже делаются некоторые обобщения (Wolda, 1988; и др.).

Установлено, что заметный спад численности во время сухого сезона наблюдается только в районах с четко выраженной сезонностью. При этом снижение численности одних групп происходит на фоне роста обилия других. На примере почвенно-подстилочных членистоногих было выделено 3 основных типа активности этих животных в сезонных тропических лесах: (1) спад численности во время влажного сезона, (2) пик численности во время влажного сезона и (3) отсутствие заметных флюктуаций численности, связанных с сезонностью (Levings, Windsor, 1985).

Левингсом и рядом других авторов на о. Барро-Колорадо (Панاما) были проведены специальные исследования сезонных изменений сообществ муравьев (Levings, 1983; Kaspari, Weiser, 2000; Hahn, Wheeler, 2002). В целом установлено повышение активности муравьев во время влажного сезона. Предложено несколько аргументов в пользу влияния влажности (осадков) на изменение активности: (1) повышение активности с увеличением количества осадков или после искусственного полива во время сухого сезона; (2) распределение подходящих мест для сооружения гнезд в соответствии с влажностью почвы (опада); (3) вероятная положительная корреляция распределения пищевых ресурсов с влажностью почвы; (4) приуроченность рейдов муравьев-кочевников во время сухого сезона к более влажным участкам (Levings, 1983).

Однако, дифференцированный учет как внешних факторов (градиент влагообеспеченности, ярус леса, время суток), так и особенностей самих муравьев (почвообитающие и древесные, разные размерно-весовые группы) показал, что гипотеза избегания сухости (desiccation risk) не объясняет всех выявленных паттернов изменения активности муравьев (Kaspari, Weiser, 2000). Одновременно сезонная динамика активности принципиально отличается у почвообитающих и древесных видов (Hahn, Wheeler, 2002). Таким образом был поставлен вопрос, чем обусловлены различия в режиме активности муравьев в сезонных тропических лесах – изменением внешних условий или характеристиками конкретных видов?

В данной работе проводится сравнение двух сезонных аспектов населения муравьев в нижнем ярусе тропического муссонного леса. Плотность поселения, с одной стороны, служит интегральным показателем обилия и активности муравьев, с другой – отражает специфику социальной структуры конкретных видов.

Материал и методика

Район исследования – национальный парк Кат Тьен (провинция Донг Най, Южный Вьетнам) – находится в зоне тропического муссонного климата с четко выраженной сезонностью. Сухой сезон длится с декабря по апрель, влажный – с мая по ноябрь. Среднегодовое количество осадков 2450 мм, среднегодовая температура – +25.4°C. Население муравьев изучено на 2 модельных полигонах, где ранее проводились комплексные исследования почвенных беспозвоночных (Аничкин, 2008). Полигон «Лагерстремия» (далее L) заложен в лесу с доминированием *Lagerstroemia calyculata* Kurz. на дренированной суглинистой почве с обильными выходами камней. Полигон «Приречный» (далее DFL) располагался на приустьевом валу р. Донг Най на песчаной почве. Первый ярус представлен деревьями сем. Dipterocarpaceae. Размер полигонов равен 100 м², при чем такая площадь является наиболее приемлемой при исследовании сообществ муравьев в тропических лесах (Захаров, 1994).

Для изучения населения муравьев наиболее адекватным методом является картирование гнезд с одновременным сбором муравьев для определения видовой принадлежности. Многие виды характеризуются быстрым развитием поликалических систем в ответ на расширение кормовой базы, что отражается в увеличении числа гнезд. Поскольку плотность поселения муравьев в тропических лесах может достигать более 10 гнезд на 1 м² при высокой мозаичности и видовом богатстве более 50 видов на ар, каждое картирование проводилось по квадратам со стороной 1 м и занимало 5–7 дней. Для обнаружения гнезд, особенно во время сухого сезона, использовались углеводные кормушки на поверхности почвы: максимально на 1 м² выставлялось 5 кормушек. С помощью кормушек также были получены данные об активности муравьев на поверхности почвы. В преде-

лах полигона обследовались все комли и стволы деревьев до высоты 2 м, лианы и эпифиты, древесные остатки и упавшие плоды, а при необходимости делались прикопки.

Для характеристики сезонного облика населения муравьев картирование проводилось в периоды с наиболее выраженными особенностями каждого сезона в условиях района исследования: во время влажного сезона в августе 2008 г. (около 400 мм осадков в течение месяца) и в начале марта во время сухого сезона 2010 г. (дождей не было). Это позволило провести прямое сравнение как всего сообщества, так и особенностей поселения отдельных видов в связи с сезонными различиями биотопов.

Для пространственно-экологической характеристики муравьев использовались оригинальные и литературные данные (Zakharov, 1990). Принято деление на 3 комплекса видов: почвенно-подстилочный (гео- и стратобионты), герпетобионты и дендробионты. Два последних комплекса в тропическом лесу отчасти перекрываются, что связано с возможностью использования видами восходящего герпетокомплекса деревьев как для поселения, так и для фуражировки. В этом случае отнесение к герпетобионтам диктовалось преимущественной приуроченностью гнезд к наземному ярусу (почва, опад, комли, сухостой).

При статистической обработке результатов основной расчетной единицей было число гнезд (секций) каждого вида на 100 м². Для муравьев, ведущих скрытный образ жизни или обнаружение гнезд которых было затруднено, учитывалось также число регистраций во время картирования. Сравнение сообществ муравьев проведено на основе индексов Шеннона и Чекановского-Сьеренсена. Для оценки пространственного распределения гнезд использован коэффициент агрегации (отношение дисперсии к среднему, $n = 100$). Сравнение выборок на достоверность отличий по сезонам проведено на основе критерия Вилкоксона для сопряженных пар в программе Statistica 6.0.

Результаты

Результаты картирования муравьиных гнезд на модельных полигонах в разные сезоны отражены в табл. 1. Видовое богатство, оцененное по регистрации не только гнезд, но и отдельных муравьев на территории во время картирования сходно в пределах одного модельного полигона для разных сезонов. На полигоне L видовая плотность составляет около 40 видов на ар, на полигоне DFL – 50–55. Однако число видов использующих эту же площадь (а точнее, пространство) для сооружения гнезд уже значительно различается по сезонам. В середине влажного сезона сообщество становится более насыщенным. Всего на модельных полигонах было выявлено 88 видов муравьев (на полигоне L – 49, DFL – 72). При этом сделано несколько уникальных находок, которые не повторены за 3 года мирмекологических сборов. На полигоне L это *Amblyopone* cf. *crenata* Xu, *Leptogenys* sp. 4, *Tetramorium ingleyi* For.; на полигоне DFL – *Aenictus* sp. 1, *Calyptomyrmex rectopilosus* Dluss. et Rad., *Pheidole aspidata* Eg. et Vui и *Ponera* cf. *diodonta* Xu. Все эти виды принадлежат к почвенно-подстилочному комплексу и найдены в середине влажного сезона. Только *T. ingleyi* отмечался также в подземных углеводных кормушках во время сухого сезона.

Общая плотность муравьиных гнезд в середине влажного сезона значительно выше на обоих полигонах (табл. 1). Однако более половины всех гнезд принадлежит всего нескольким видам. В этом отношении показателен мелкий герпетобионт *Nylanderia picta* Wheel., поселяющийся чаще всего в опаде. Во время исследований в середине влажного сезона этот вид абсолютно преобладал по плотности гнезд на обоих полигонах, что говорит о быстром наращивании его численности за счет развития поликалических систем. При учетах в сухой сезон отмечено резкое сокращение числа гнезд *N. picta*. Герпетобионт *Odontoponera transversa* F. Sm. является наиболее массовым видом Ponerinae в районе исследования. Вторичное деление территории и широкая пищевая специализация определяют стабильность поселений *O. transversa* как в пространстве, так и во времени. Плотность гнезд представителей трибы *Pheodolini* (*Lophomyrmex* cf. *birmanus*, *Pheidole* spp.) вероятно во многом зависит от биотического окружения, конкуренции со стороны других видов.

Общую картину плотности и пространственного распределения гнезд отражают также значения коэффициента агрегации (λ) и индекса разнообразия Шеннона. В середине влажного сезона общее распределение муравьиных гнезд соответствует агрегированному типу ($\lambda > 1$), а во время

Таблица 1. Результаты картирования гнезд и регистрации муравьев в нижнем лесном ярусе.

Параметры сравнения	Модельные полигоны (сезоны)			
	L (влажный)	L (сухой)	DFL (влажный)	DFL (сухой)
Сроки картирования	12–21.08.08	5–12.03.10	22–27.08.08	14–17.03.10
Число видов*	38(32)	38(22)	56(47)	51(27)
Число гнезд (секций)	279	138	344	188
в т.ч. <i>Nylanderia picta</i>	80	2	139	22
<i>Odontoponera transversa</i>	44	30	25	23
<i>Lophomyrmex cf. birmanus</i>	35	20	4	27
<i>Pheidole</i> spp.	22	37	51	60
Общее число регистраций	317	172	408	270
в т.ч. гео- и стратобионты	79	15	131	24
герпетодионты	227	133	260	208
дендробионты	11	24	17	38
Коэффициент агрегации	1.7	1.0	1.4	0.7
Индекс Шеннона	4.0	4.2	4.2	4.7

Примечание. (*) - в скобках указано число видов, выявленных с регистрацией гнезд в пределах модельных полигонов (100 м²).

Таблица 2. Уровень сезонных различий населения муравьев в нижнем лесном ярусе.

Экологические группы и подсемейства муравьев	Модельные полигоны					
	L			DFL		
	S	Z	p	S	Z	p
Гео- и стратобионты	18	2.91	0.004*	25	3.69	0.000*
Герпетобионты	20	0.73	0.467	29	0.62	0.531
Дендробионты	11	1.48	0.139	18	2.09	0.037**
Murmicinae	18	0.54	0.586	32	0.12	0.903
Ponerinae	11	2.04	0.042*	14	2.39	0.017*
Formicinae	11	1.13	0.260	18	0.09	0.930
Dolichoderinae	4	0.73	0.465	5	2.02	0.043**
Остальные подсемейства	5	0.27	0.787	3	1.07	0.285

Примечание. S – число видов; Z – критерий Вилкоксона; p – уровень значимости. (*) – достоверное увеличение числа регистраций в середине влажного сезона, (**) – достоверное увеличение числа регистраций в середине сухого сезона.

Таблица 3. Заселенность комлей *Lagerstroemia calyculata* муравьями в разные сезоны

Модельные деревья	Периметр, м / Площадь, м ²	Влажный сезон		Сухой сезон	
		N	S	N	S
L1	1.05/9.65	13	9	4	3
L2	1.93/8.47	10	6	6	4
L3	0.37/3.33	13	4	2	2
L4	1.24/10.41	8	5	8	6
L5	0.38/2.70	5	5	2	2

Примечание. N – число гнезд, S – число видов.

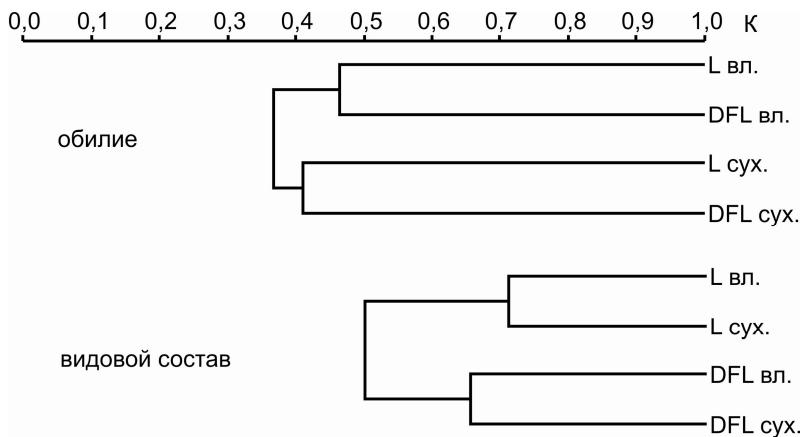


Рис. 1. Сходство модельных полигонов по видовому составу и обилию муравьев в разные сезоны. К – коэффициент Сьеренсена, вл. – влажный сезон, сух. – сухой сезон. Способ кластеризации – по среднему.

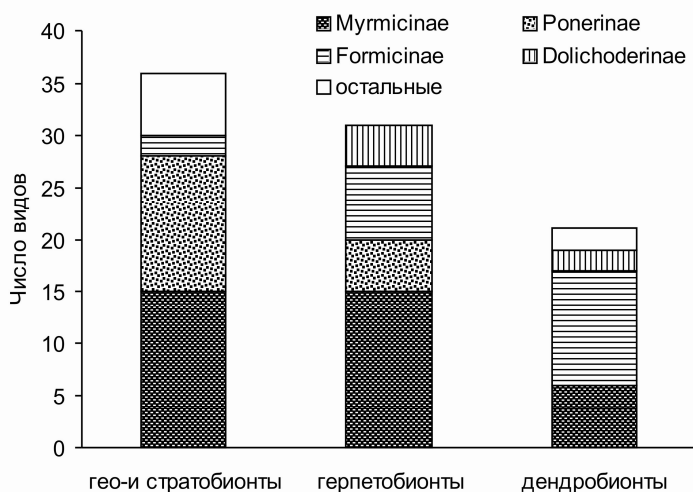


Рис. 2. Сопряженность экологических групп и подсемейств муравьев в изученных сообществах.

сухого – равномерному ($\lambda < 1$) или случайному ($\lambda = 1$). Подобные изменения степени агрегации объясняются не только развитием поликалических систем нескольких массовых видов во время влажного сезона. Это также связано с более плотным заселением муравьями подходящих микростаций и субстратов на поверхности почвы, что увеличивает неравномерность распределения. Во время сухого сезона на фоне общего снижения плотности гнезд происходит выравнивание обилий разных видов. Соответственно индекс разнообразия несколько повышается. Происходящие изменения отражаются и на β -разнообразии сообществ. По видовому составу сохраняется большее сходство в пределах одного полигона, а в отношении населения муравьев наблюдается обратное соотношение (рис. 1).

Для лучшего понимания сезонных отличий населения муравьев необходимо сравнить отдельные группировки видов. Это целесообразно сделать по таксономическому и экологическому критериям; следует учитывать и их сопряженность (рис. 2). Так, большинство видов Ponerinae входит в состав почвенно-подстилочного комплекса видов. Доля Formicinae, наоборот, минимальна в этом комплексе и максимальна в группе дендробионтов. Достоверные ($p < 0.05$) сезонные отличия установлены в отношении почвенно-подстилочного комплекса видов на обоих полигонах (табл. 2). Они заключаются в повышении числа регистраций гео- и стратобионтов в верхнем слое

и на поверхности почвы в середине влажного сезона. Поскольку к этим жизненным формам относится большинство представителей Poneginae, соответствующие сезонные отличия зафиксированы и для этого подсемейства в целом.

В отношении дендробионтов отмечена обратная тенденция снижения числа регистраций у поверхности почвы во время влажного сезона и повышения этого показателя в середине сухого сезона. На полигоне DFL зафиксированное отличие можно считать достоверным. Аналогичную картину сезонных изменений можно было бы ожидать для представителей Formicinae, которые составляют основу комплекса дендробионтов. Однако этого не наблюдается, что отчасти можно объяснить резким снижением обилия герпетобионтов *N. picta* и *Anoplolepis gracilipes* F. Sm. при повторном картировании в середине сухого сезона на обоих полигонах. В отношении последнего вида причины резкого изменения обилия на модельных полигонах объяснить затруднительно. При учетах в 2007 и 2008 гг. это был массовый вид на обоих полигонах в течение всего года, который выполнял роль факультативного доминанта в сообществе муравьев (Захаров, Саблин-Яворский, 1998). В марте 2010 г. его численность резко снизилась, фуражиры *A. gracilipes* были отмечены лишь на нескольких кормушках. Вместе с тем увеличилась активность другого факультативного доминанта *Philidris laevigata* Em. со сходной экологией и социальной организацией. Вероятно, здесь может идти речь о конкурентном вытеснении.

Выше уже отмечалось, что в связи с сезонностью изменяется пространственное распределение муравьиных гнезд. При изучении этого аспекта населения муравьев тропического муссонного леса установлено 2 особенности. Первая заключается в проявлении так называемого прикомлевого эффекта. На полигоне L обследовано 5 комлей крупных лагерстремий (табл. 3), одна из которых (L5) является сухостойной. Отмечено усиление зависимости между размером комля и числом связанных с ним муравьиных гнезд во время сухого сезона ($R = 0.87$; $p = 0.05$). Крупные комли живых деревьев играют свою роль в сохранении локальных скоплений гнезд в течение всего года. При этом эти комли могут быть одновременно заселены и факультативными доминантами (*Ph. laevigata*, *Crematogaster sewardi* For., *A. gracilipes*).

Вторая особенность – интенсивное заселение муравьями древесных остатков на поверхности почвы в середине влажного сезона. На песчаной почве полигона DFL в это время в упавших ветках и деревянистых околоплодниках, кусках колод и коры найдено 87 гнезд 21 вида, что составляет 25 % всех учтенных гнезд. Гнезда 8 видов (в т.ч. геобионтов) были найдены только в древесных остатках. На полигоне L заселение древесного опада было выражено в меньшей степени – здесь найдено 19 гнезд 9 видов. Это различие объясняется скорее всего разными почвенными условиями на исследованных участках. Риск разрушения поверхностных гнезд на песчаной почве заставляет муравьев использовать для гнездования древесный субстрат. Однако сама возможность заселения данного субстрата зависит от его пригодности к заселению конкретными видами. Очевидно, во время влажного сезона привлекательность древесных остатков для многих видов повышается. К тому же веточного опада к концу влажного сезона становится в 2.7 раза больше, чем листового (Аничкин, 2008). В середине сухого сезона заселенность древесных остатков минимальна.

Обсуждение

Выявление основных факторов, влияющих на изменение сезонного облика населения беспозвоночных (и в частности муравьев) в тропических лесах, является актуальной задачей. До сих пор не вполне ясно даже влияние такого ключевого фактора как сезонный градиент влажности (осадков). В исследовании сообществ насекомых во влажном тропическом лесу Юго-Западной Индии (Керала) установлено, что большинство таксонов (в т.ч. муравьи) не увеличивают своего обилия при росте количества осадков (Anu et al., 2009). Более того, чаще наблюдалось уменьшение численности почвенно-подстилочных групп во время влажного сезона. В целом ряде исследований в сезонных тропических лесах Панамы (Барро-Колорадо) была показана прямая связь активности муравьев с увеличением количества осадков (Levings, 1983; Kaspari, Weiser, 2000; Hahn, Wheeler, 2002). Однако более значимым по сравнению с сезонным может быть градиент влагообеспеченности местообитаний. При изучении фенологии различных групп почвенных беспозво-

ночных в национальном парке Кат Тьен выявлено наличие двух группировок, активность которых приурочена либо к влажному, либо к сухому сезонам (Аничкин, 2008). Следует отметить различия в общем годовом количестве осадков в упомянутых районах исследования. В Керале оно составляет более 3700 мм, на Барро-Колорадо и в Кат Тьене около 2500 мм. Соответственно изменяется продолжительность сухого сезона и отклик почвенных беспозвоночных на дефицит влаги. Таким образом, о значимом влиянии сезонного градиента влажности можно говорить только в условиях резко выраженной сезонности.

В тропических сообществах муравьев разные группировки видов демонстрируют различные варианты сезонной активности. Более подробно в этом отношении изучены почвенно-подстилочные виды. При учетах во время влажного сезона отмечается рост обилия и видового разнообразия данного комплекса. Особый интерес представляют сезонные различия в плотности поселения Ponerinae. На модельных полигонах в каждом случае оно было выше в середине влажного сезона. Можно выделить 2 группы Ponerinae, которые отличаются сезонной динамикой. Первую образуют крупные виды *Odontoponera transversa* и *Diacamma* sp., имеющие стабильную численность и активность в течение всего года. Герпетобионт *O. transversa* поселяется только в почве и активно фуражирует на ее поверхности. Виды *Diacamma* Mayr могут также использовать для поселения древесный субстрат (как правило, сухостой). Вторую группу образуют почвенно-подстилочные виды *Anochetus* Mayr, *Hypoponera* Sant., *Ponera* Latr., *Leptogenys* Roger и *Pachycondyla* Smith. Их активность на поверхности почвы явно выше во время влажного сезона. Во время учетов в сухой сезон эти и другие почвенно-подстилочные виды выявлялись по единичным находкам. Дополнительные раскопки и использование подземных кормушек показали, что в это время почвенно-подстилочные виды чаще встречаются на большей глубине. Следовательно, в данном случае можно говорить о зависимости пространственного распределения муравьев от градиента влажности.

Исходя из гипотезы избегания муравьями дефицита влаги следует ожидать выработки этологических и морфо-физиологических адаптаций, предотвращающих излишнее испарение. Считается, что крупные виды в этом плане защищены лучше, чем мелкие. Однако прямая зависимость между размерами муравьев и предпочтением того или иного конца градиента влажности в тропических лесах до сих пор не выявлена (Kaspari, Weiser, 2000). Как следует из наших данных, для Ponerinae эта зависимость существует. Но кроме размеров большое значение, вероятно, имеет строение кутикулы. У *O. transversa* и *Diacamma* в отличие от большинства других видов Ponerinae кутикула головы и груди имеет характерную ребристую скульптуру, что увеличивает ее общую толщину. Это дает дополнительное преимущество во время сухого сезона.

Для комплекса герпетобионтов в целом характерны ровная динамика и отсутствие значимых сезонных отличий активности. Но численность отдельных видов (*N. picta*, *A. gracilipes*) подвержена значительным флюктуациям. Возможные их причины рассмотрены выше.

Сезонная динамика дендробионтов характеризуется повышением активности на поверхности почвы во время сухого сезона. Аналогичные данные были получены при использовании кормушек на высоте 1.5 м на деревьях. На этой высоте активность дендробионтов во время сухого сезона была на 65 % выше, чем во время влажного (Hahn, Wheeler, 2002). Возможное объяснение заключается в ухудшении кормовой базы в кронах деревьев, в том числе в снижении активности выделяющих падь равнокрылых в пик сухого сезона, что заставляет муравьев-дендробионтов спускаться вниз. В Кат Тьене регистрация дендробионтов (*Philidris laevigata*, *Crematogaster* spp.) на углеводных наземных кормушках также была выше во время сухого сезона. В одном случае фуражиры *Ph. laevigata* в большом количестве были отмечены даже в подземной белковой кормушке. Семьи упомянутых видов отличаются высокой численностью (до $5 \cdot 10^4$ муравьев-имаго), поэтому их сезонная динамика в большей степени связана с распределением и доступностью кормовых ресурсов. Есть указание, что муравьи-дендробионты в целом лучше приспособлены к дефициту влаги, чем почвообитающие виды (Hood, Tschinkel, 1990).

Использование муравьями высокой мозаичности тропических экосистем можно рассматривать как этологическую адаптацию к сезонному градиенту влажности. Так, поселение в комлях крупных деревьев представляет собой механизм сохранения популяций некоторых видов в пик сухого сезона. Прикомлевой эффект проявляется и во влажный сезон. Но значимая положительная корреляция числа гнезд с размером комлей наблюдается именно во время сухого сезона. Во влаж-

ный сезон происходит активное заселение многими видами древесных остатков, что является избеганием уже чрезмерного увлажнения. Очевидно, такие варианты пространственных перестроений могут использовать только виды с небольшими семьями и простой социальной структурой.

Заключение

Таким образом, проведенное исследование показывает, что население муравьев в тропическом муссонном лесу с продолжительным сухим сезоном и среднегодовым количеством осадков 2500 мм имеет четко выраженные сезонные аспекты. Они проявляются по следующим основным пунктам:

- увеличение использования доступного для заселения пространства почвенно-подстилочными видами во время влажного сезона;
- перераспределение обилия представителей подсем. Ponerinae, которые делятся на 2 группы, отличающиеся сезонной динамикой;
- увеличение активности муравьев-дендробионтов в нижнем лесном ярусе во время сухого сезона;
- сохранение популяций отдельных видов в пик сухого сезона в подходящих микростациях (комли крупных деревьев).

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность руководству Южного отделения Российско-Вьетнамского тропического центра за организацию комплексных экспедиций и предоставленную возможность проведения исследований в национальном парке Кат Тьен, а также А.Е. Аничкину за помощь в полевой работе.

Литература

- Аничкин А.Е. 2008. Структура и функциональная роль животного населения почв муссонного тропического леса Вьетнама. Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. М. 26 с.
- Захаров А.А. 1994. Структура поселений муравьев островов Тонга и Западное Самоа // *Животное население островов Юго-Западной Океании*. М. 94–142.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский Д.А. 1998. Муравьи в изучении биологического разнообразия // *Успехи современной биологии*, **118**(3): 246–264.
- Кипятков В.Е., Лопатина Е.Б. 2007. Сезонные циклы и стратегии муравьев: структура, разнообразие и адаптивные особенности // *Труды Биологического научно-исследовательского института СПбГУ (Стратегии адаптации наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды)*, **53**: 107–192.
- Anu A., Sabu T.K., Vineesh P.J. 2009. Seasonality of litter insects and relationship with rainfall in a wet evergreen forest in south Western Ghats // *Journal of Insect Science*, **9**(46):1–10.
- Hahn D.A., Wheeler D.E. 2002. Seasonal foraging activity and bait preferences of ants on Barro Colorado Island, Panama // *Biotropica*, **34**(3): 348–356.
- Hood G.W., Tschinkel W.R. 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants // *Physiological Entomology*, **15**: 23–35.
- Kaspari M., Weiser M.D. 2000. Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest // *Biotropica*, **32**(4a): 703–711.
- Levings S.C. 1983. Seasonal, annual, and among site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions // *Ecological Monographs*, **53**: 435–455.
- Levings S.C., Windsor D.M. 1985. Litter arthropod populations in a tropical deciduous forest: Relationships between years and arthropod Groups // *Journal of Animal Ecology*, **54**(1): 61–69.
- Wolda H. 1988. Insect seasonality: why? // *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**: 1–18.
- Zakharov A.A. 1990. Vertical structure of ant communities and their role in the Peruvian selva // *Memorabilia Zoologica*, **44**: 7–11.

**Разнообразие форм и размеров вырезов листьев, используемых
пчелами-листорезами (Hymenoptera: Megachilidae, *Megachile* Latreille)
при строительстве гнезд, и их функциональное значение**

С.П. Иванов, В.Ю. Жидков

**Variety of the forms and sizes of leaf-cuts used by leafcutter-bees
(Hymenoptera: Megachilidae, *Megachile* Latreille) when building
their nests and their functional role**

S.P. Ivanov, V.Yu. Zhidkov

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь 95007, Украина.

Vernadskiy Taurida National University, Academician Vernadskiy Av., 4, Simferopol 95007, Ukraine. E-mail: spi2006@list.ru

Резюме. Проведено изучение формы и сопоставление размеров вырезов листьев из гнезд 11 видов пчел-листорезов. Выделено 9 типов вырезов. Вырезки каждого типа занимают определенное место в гнезде и выполняют определенные функции. Вырезки круглой формы (или близкой к круглой) образуют дно ячейки (два типа), пробку ячейки и, частично, конечную пробку гнезда. Вырезки продолговатой формы образуют завал в задней части гнездовой полости, заднюю пробку гнезда, стенки и, частично, дно ячеек (два типа), завал в вестибуле гнезда и переднюю (конечную) пробку гнезда. Размеры и форма вырезов видоспецифичны. Наиболее простые вырезки имеют круглую и овальную формы, а наиболее сложные повторяют контур человеческого уха. В процессе их вырезания самка до пяти раз меняет направление движения челюстей. Выявлены закономерные изменения размеров и формы продолговатых вырезов, образующих стенки ячеек. Последовательная укладка этих вырезов обеспечивает превращение произвольной полости гнездового канала в видоспецифичную по форме и размерам внутреннюю полость ячейки.

Ключевые слова. Пчелы-листорезы, *Megachile*, строение гнезда, форма и размеры вырезов, форма полости ячейки.

Abstract. The analysis of the forms and the comparison of the leaf-cuts sizes from the nests of 11 species of leafcutter bees were carried out. Nine types of the cuts in nests are found. Cuts of each type have their definite place in the nest and definite functions. Rounded cuts (or similar to rounded) form cell's bottom (two types); cell's plug and partially terminal plug of a cell. Prolate cuts form obstruction in a back part of a nest hollow (back plug of a nest); walls and partially a bottom of cells (two types); obstruction in a nest's vestibule and the final plug of a nest. Sizes and forms of cuts are specific for each species of bees. Most simple forms are round and oval, but the most complicated cuts have a form similar to a human ear. A female bee changes the direction of its mandible motion to 5 times while cutting out this forms. The logical changes of sizes and forms of prolate cuts that make wall of cells were found. Consecutive placing

of these cuts provides a transformation of a random hollow of a nest channel in an inner hollow of a cell that has a form and sizes that are specific for each species.

Key words. Leafcutter-bees, *Megachile*, nest construction, forms and sizes of the cuts, form of a cell hollow.

Введение

Пчелы-мегахилиды – одно из наиболее высокоорганизованных семейств пчел. Общее число описанных видов мегахилид насчитывает почти 4 тысячи (Michener, 2007). В составе семейства – 77 рода, среди которых род *Megachile* Latreille занимает особое место. Это самый многочисленный по числу видов род и включает более 1110 видов из 54 подродов, распространенных на всех континентах. Представители рода *Megachile* обладают разнообразными гнездостроительными инстинктами. Ячейки гнезд чаще всего размещаются в готовых полостях различного происхождения, реже – в полостях, выгрызенных самкой в земле или другом субстрате. Только пчелы подрода *Chalicodoma* Lepage строят свободные ячейки на поверхности субстрата. Представители 16 подродов этого рода используют для строительства ячеек вырезки из листьев и (реже) из лепестков цветков. Из них только вырезки используют самки 7 подродов, а остальные дополнительно используют также замазку из влажной земли или из пережеванных листьев, смолу, песок или опилки. Только представители 3 подродов не вырезают листья: они используют или чистую землю или с добавлением камешков, смолы и растительной замазки. Таким образом, из 19 подродов этого рода, гнездование которых известно, 16 полностью оправдывают свое название – пчелы-листорезы.

Со времен первых исследователей пчел (Фабр, 1898; Friese, 1911, 1923; Малышев, 1931; Malyshev, 1935) было известно, что пчелы-листорезы используют вырезки двух видов – продолговатые и круглые. Из продолговатых они строят стенки ячейки, а из круглых – пробки ячеек. Можно было бы ожидать, что огромное число видов в роде *Megachile*, распространенных по всему свету и гнездящихся в разных условиях, не может ограничиться столь простой схемой строения гнезда. Однако даже самые основательные исследователи биологии пчел-листорезов (Michener, 1953; Klostermeyer, Gerber, 1969; Klostermeyer *et al.*, 1973) не обращали внимание на отличия в форме и размерах круглых и продолговатых вырезок листьев, занимающих разное положение в гнезде.

Цель наших исследований – изучить особенности устройства гнезд пчел-листорезов разных видов, выявить отличия листовых вырезок разных типов по форме и размерам и оценить их адаптивное значение.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили гнезда пчел, обнаруженные в местах их естественного гнездования в Крыму или полученные в результате заселения пчелами гнезд-ловушек (Krombein, 1967; Иванов и др., 2005, 2009) или ульев Фабра, которые специально устанавливались в течение ряда лет (начиная с 1975 г.) в различных районах Крыма. Часть гнезд были получены в результате установки гнезд-ловушек в других областях Украины коллегами-энтомологами и были любезно предоставлены нам для изучения. В данной работе использованы результаты непосредственного изучения гнезд 11 видов пчел рода *Megachile* Latreille: из подрода *Creightonella* Cockerell, 1908 – *M. (C.) albisecta* (Klug, 1817); из подрода *Eutricharaea* Thomson, 1872 – *M. (E.) apicalis* Spinola, 1808, *M. (E.) deceptoria* Pérez, 1890 и *M. (E.) rotundata* (Fabricius, 1787); из подрода *Megachile* s. str. – *M. (M.) centuncularis* (Linnaeus, 1758), *M. (M.) genalis* Morawitz, 1880, *M. (M.) octosignata* Nylander, 1852 и *M. (M.) versicolor* Smith, 1844; из подрода *Xanthosarus* Robertson, 1903 – *M. (X.) circumcincta* (Kirby, 1802), *M. (X.) maritima* (Kirby, 1802) и *M. (X.) willughbiella* (Kirby, 1802). Гнезда некоторых видов пчел были обнаружены и исследованы в единственном числе (*M. genalis*, *M. circumcincta*, *M. willughbiella*), гнезда других видов были изучены в большем числе, а некоторых наиболее часто заселяющих искусственные гнездовые конструкции – в числе нескольких десятков. Первый этап изучения – вскрытие гнездового канала и фиксация положения гнезда в нем. Далее следовал разбор гнезда на отдельные ячейки и другие конструктивные элементы. После размещения листовых вырезок одной ячейки на полоске скотча она покрывалась сверху второй полоской скотча и, таким

образом, получался долговременный препарат гнезда пчелы-листореза (Иванов, Жидков, 2002). В ходе дальнейшего изучения препарата (рис. 1) проводились измерения параметров вырезок под бинокляром, снабженным мерной линейкой и сеткой. Количество измерений зависело от формы вырезки. Круглые вырезки ограничивались одним измерением – диаметром, который оценивался как расстояние между точками касания к окружности вырезки двух параллельных прямых. Для оценки параметров вырезок более сложной формы на края вырезки необходимо было нанести до 20 точек в системе специально разработанных координат (рис. 2) и произвести соответствующее количество измерений. Далее на основании усредненных значений параметров точек строились модели листовых вырезок разных типов, занимающих разное положение в гнезде (рис. 3), и модели гнезд по определенным параметрам (например, модель гнезда по длине вырезок, последовательно уложенных самкой при строительстве ряда ячеек) (рис. 7, 8).

Результаты и обсуждение

При внимательном изучении формы и сопоставлении размеров листовых вырезок, занимающих разное положение в ячейке и гнезде, оказалось, что в гнездах пчел-листорезов можно выделить 9 типов вырезок. На рис. 3 представлена схема гнезда, на которой показано местоположение 7 из выделенных нами типов вырезок.

Строительство гнезда начинается с укладки в дальнем конце полости вырезок в виде бесформенного завала. Эти вырезки укладываются вначале очень рыхло, но постепенно уплотняются и служат опорой для укладки вырезок следующего типа, образующих дно и стенки ячейки. Иногда вырезки завала настолько уплотняются и укладываются таким образом и в таком количестве, что образуют типичную пробку, ничем не отличающуюся от конечной пробки гнезда. Вырезки, образующие стенки ячейки, накладываются друг на друга, чем достигается многослойность стенок ячейки и ее дна. Последний слой вырезок этого типа (обычно его составляют последние 4 вырезки)

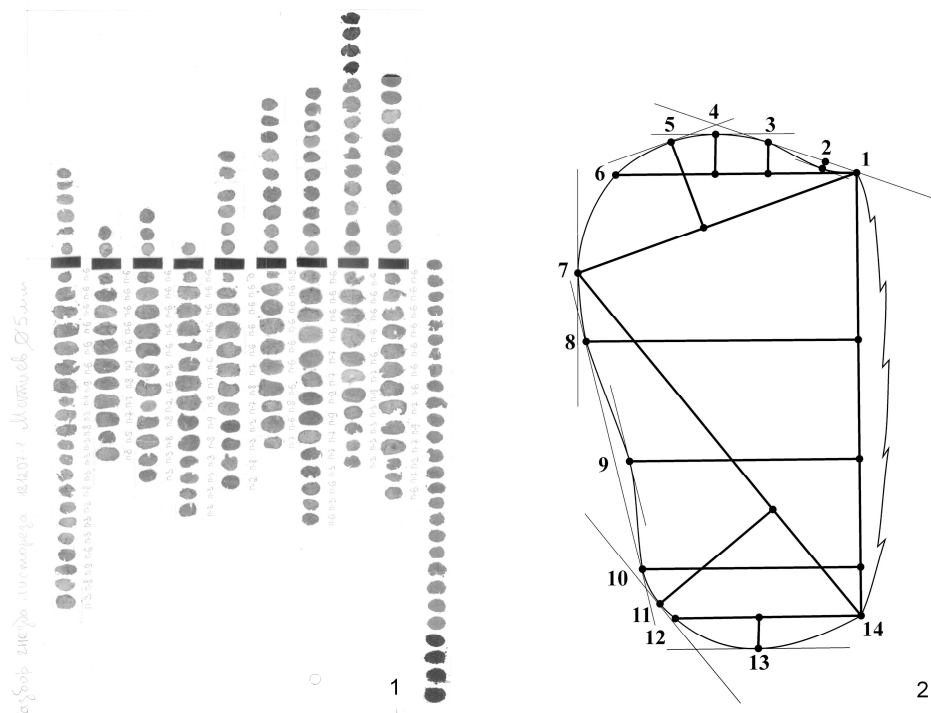


Рис. 1, 2. Особенности методики исследований. 1 – препарат гнезда *Megachile rotundata*, затемненные прямоугольники обозначают перерыв в строительных работах, связанный с заготовкой провизии и откладкой яйца; 2 – система координат опорных точек, необходимых для оценки параметров вырезок сложной формы.

содержит вырезки, которые отличаются по форме от предыдущих, а иногда даже готовятся из листьев растений другого вида. Далее самка вырезает особую вырезку круглой формы и укладывает ее в дно ячейки. В ячейках пчел *M. maritima* и некоторых других пчел кроме вырезки дна обязательно присутствует 1 или 2 вырезки промежуточного дна. После заготовки провизии и откладки яйца самка вновь вырезает круглые вырезки и ими закупоривает ячейку. Последняя ячейка, как правило, закупоривается большим числом вырезок, которые постепенно увеличиваются в диаметре, приобретают продолговатость и переходят в вырезки следующего типа, образующие конечную пробку гнезда. В некоторых гнездах ряд вырезок этого типа прерывается вестибюлем – пустым пространством, в котором могут свободно лежать несколько вырезок, образующих бесформенный завал (завал вестибюля). Самки некоторых видов последние вырезки конечной пробки гнезда пережевывают, превращая их в растительную пасту. Этой замазкой самки обмазывают в несколько слоев поверхность вырезок пробки гнезда. После высыхания этого слоя получается очень прочная перегородка, окончательно закупоривающая гнездовой канал. Иногда такая перегородка строится не в конце пробки гнезда, а в середине. Вырезки каждого типа вырезаются и укладываются самкой в ячейку в строгой последовательности. Из этого следует, что самка, отправляясь на вырезку каждой листовой пластинки, четко представляет, какого типа вырезку она должна сделать, и куда и как она должна ее уложить.

Иногда уже первого взгляда на препараты гнезд разных видов пчел достаточно, чтобы заметить характерные отличия, если не в размерах вырезок, то в их форме. Наиболее характерные по форме и размерам продолговатые вырезки обкладки стенок ячеек из гнезд 11 изученных нами видов представлены на рис. 4. Для этого рисунка были выбраны вырезки, имеющие ярко выраженные особенности формы, присущие вырезкам обкладки стенок ячеек рассматриваемых видов. На следующих рисунках (рис. 5–7) представлены изображения вырезок разных типов, вычерченные по результатам измерения координат точек, проставленных по краю вырезок в определенных местах и последующих расчетов средних величин соответствующих параметров. Таким образом, эти изображения представляют собой типичные по размерам и форме вырезки для каждого из 7 представленных на рисунке типов. Вырезки первичной (донной) пробки гнезда и вырезки завала вестибюля не представлены на рисунках, поскольку в исследованных гнездах данных видов вырезки этих типов не встречались, или их число оказалось недостаточно для получения достоверных показателей по их форме и размерам. На рисунках точки начала вырезания (крайняя верхняя точка справа) и его окончания (крайняя нижняя точка справа) соединены прямой линией. Между этими точками на вырезке располагается край листа, который может иметь разную степень выпуклости и даже вогнутости. Необходимо отметить одно важное обстоятельство: как показали специальные промеры, степень кривизны этого края никак не влияет на конфигурацию траектории вырезки. По этим причинам мы посчитали не изображать на рисунках этот край листа.

Интересно отметить, что в гнездах отдельных видов пчел вырезки некоторых типов очень близки по форме и размерам и достоверно не отличаются друг от друга. Так, например, в гнездах *M. rotundata* и *M. centuncularis* практически не отличаются вырезки дна ячейки и вырезки конечной пробки гнезда. Некоторые типы вырезок у отдельных видов представлены вырезками двух размерных классов, которые достоверно отличаются по размерам. Это относится к вырезкам завала в глубине гнезда у *M. rotundata* и вырезкам конечной пробки гнезда у *M. centuncularis* и *M. maritima*. В гнездах последних двух видов наблюдается плавный и последовательный переход между вырезками этих двух размерных классов, а в гнездах *M. rotundata* эти 2 класса отчетливо разграничены, как это видно на препарате гнезда (рис. 1). В гнездах отдельных видов пчел некоторые типы вырезок не обнаружены, например, вырезка дна в ячейках гнезд у *M. apicalis* и *M. rotundata*. В гнездах *M. albisecta* обнаружены вырезки только двух типов – круглые и полукруглые (Иванов, Филатов, 2007).

Закономерные изменения размеров вырезок в последовательном ряду их укладки в строящееся гнездо наблюдаются почти у всех изученных видов. Демонстрацией таких закономерных изменений служат данные представленные на рис. 8 и 9. На рисунках показаны статистические модели гнезд двух видов пчел, отражающих закономерные изменения параметров вырезок, занимающих соответствующее место в ячейках или других структурах гнезда. Из данных рисунков видно, что диаметр круглых вырезок пробок ячеек последовательно увеличивается по ходу укладки, но длина продолговатых вырезок изменяется по более сложной видоспецифичной схеме. Вы-

резки завала в глубине гнездовой полости (с них самка начинает строительство гнезда) в гнездах *M. centuncularis* последовательно уменьшаются, а в гнездах *M. maritima* наблюдается 2 последовательных цикла уменьшения длины вырезок этого типа. Интересно, что в гнездах этого вида аналогичным образом изменяется и длина вырезок обкладки стенок ячеек, при этом циклы разделяет вырезка промежуточного дна ячейки. В первой ячейке гнезда *M. maritima* бывает, как правило, 2 таких промежуточных дна, но только укладка второго дна служит сигналом начала нового цикла. Общей тенденцией, более ярко выраженной у *M. maritima*, является увеличение числа вырезок в стенках ячеек от первой ячейки к последней.

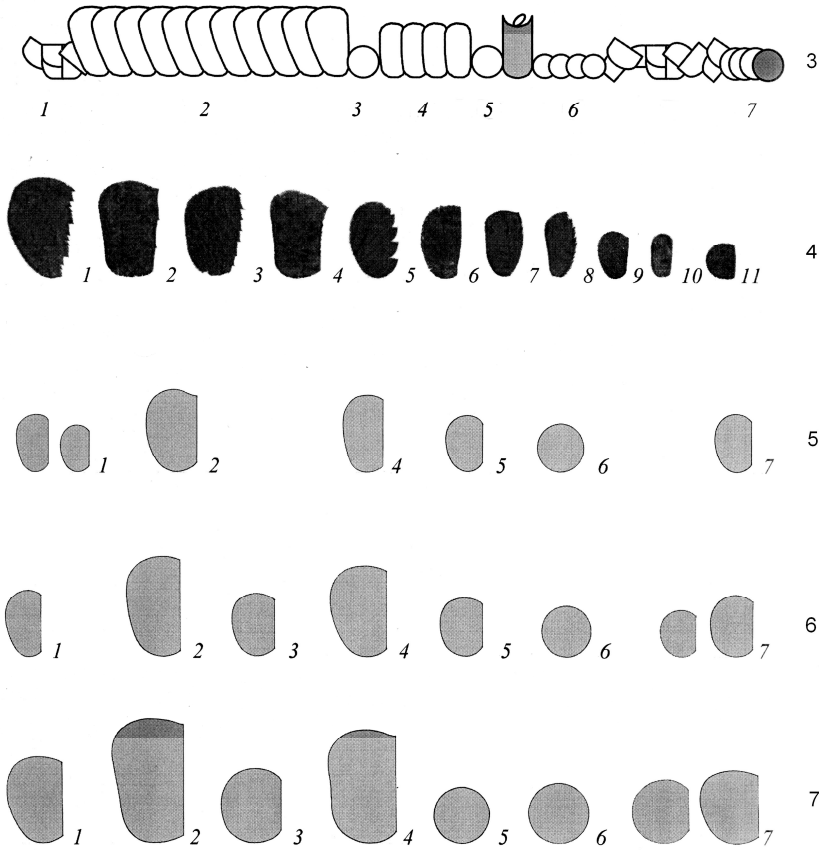
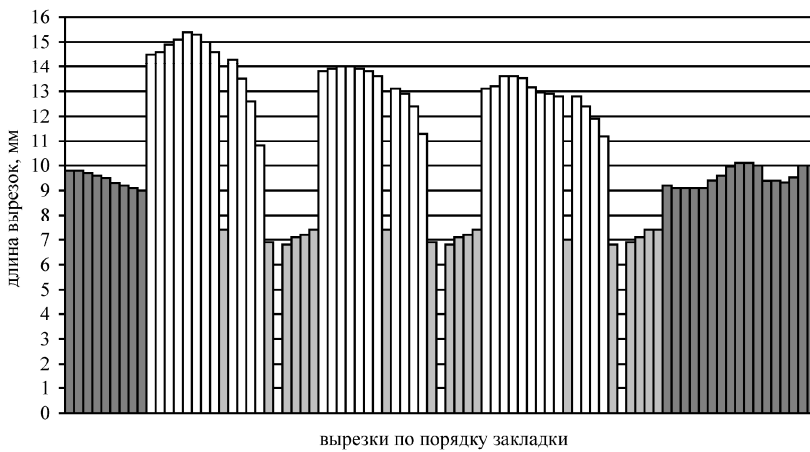
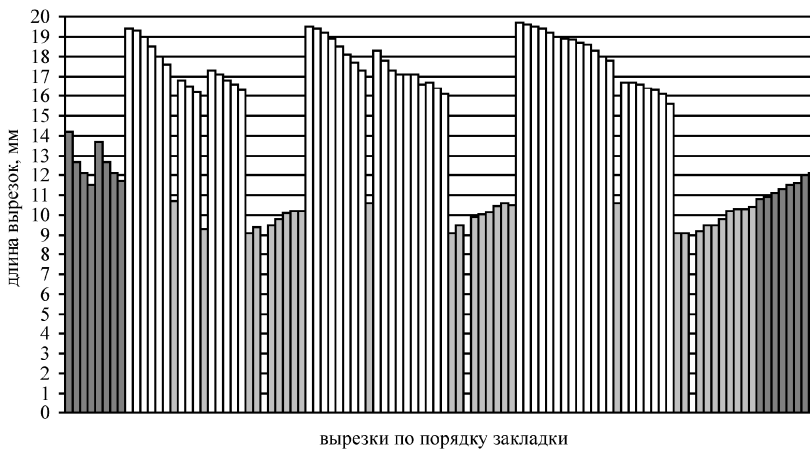


Рис. 3-7. Вырезки разных типов из гнезд пчел-мегахилид. 3 – схема расположения вырезок 7 типов в гнезде пчелы-листореза; 4 – вырезки обкладки стенок ячеек наиболее характерных форм из гнезд 11 видов пчел: *Megachile circumcincta* (1), *M. maritima* (2), *M. genalis* (3), *M. willughbiella* (4), *M. versicolor* (5), *M. centuncularis* (6), *M. deceptoria* (7), *M. octosignata* (8), *M. rotundata* (9), *M. apicalis* (10), *M. albisecta* (11); 5-7 – вырезки различных типов обозначены цифрами в соответствии с рис. 3 из гнезд *M. rotundata* (5), *M. centuncularis* (6) и *M. maritima* (7).

Не только размеры вырезок, но и их форма в некоторых случаях изменяется закономерно в зависимости от их положения в ячейке. В частности подобного рода закономерность отмечена для вырезок обкладки стенок ячеек в гнездах у *M. maritima*. Эти вырезки имеют сложную форму, напоминающую контуры человеческого уха (рис. 7, 2 и 7, 4). Оригинальный вид им придает прогиб на противоположной от естественного края листа стороне вырезки. Этот прогиб заметнее выражен у относительно более коротких вырезок, составляющих внутренние слои обкладки стенок ячеек, и почти не выражен или отсутствует у более крупных вырезок наружных слоев (рис. 7, 2 и 7, 4).



8



9

Рис. 8, 9. Статистические модели гнезд пчел-листорезов. 8 – *Megachile centuncularis*; 9 – *M. maritima*. Обозначения: ■ – малые овальные вырезки завала и конечной пробки гнезда; □ – большие овальные вырезки стенок ячеек; ▒ – круглые вырезки промежуточного и конечного дна ячейки и пробок ячеек.

Последовательность расположения вырезок (слева на право) соответствует порядку их укладки в процессе строительства гнезда; разрывы диаграммы соответствуют перерывам в строительных работах, связанных со сбором провизии, формированием хлебца и откладкой яйца. Диаграммы построены по средним значениям длины (диаметра) вырезок первых, последующих и последних ячеек гнезд данных видов.

Из продолговатых вырезок наиболее простые по форме – вырезки овальной формы. Для их воспроизведения в виде рисунка достаточно иметь координаты 7–9 точек. Для воспроизведения вырезок самой сложной формы (это упомянутые выше вырезки из обкладки стенок ячеек *M. maritima*) необходимы координаты как минимум 10–15 точек. Вырезка листьев по такой сложной траектории требует от самок пчел немалого умения. Следуя по траектории такой вырезки, самка до 5 раз меняет направление движения «ножниц» челюстей.

Как самке удастся вырезать листики такой сложной формы, и какой биологический смысл имеют эти удивительные навыки? Логично предположить, что при вырезании круглых вырезок самка выбирает точку на поверхности листа на определенном расстоянии от его края, тем самым, определяя геометрический центр и радиус будущей вырезки, а затем, выдерживая эти параметры,

делает вырез по кругу. Такой же механизм, казалось бы, можно приложить и к вырезанию продолговатых вырезок, поскольку траектория их вырезания представляет совокупность дуг производных от окружностей разных диаметров. Такая гипотеза «лежит на поверхности», и хотя она была высказана достаточно давно (Altevogh, 1955), никто до сих пор не усомнился в ее правомерности. Невозможность использования такого механизма, на наш взгляд, подкрепляется следующими доводами.

Во-первых, при вырезании овальных вырезок по ходу изменения кривизны выреза точка-ориентир центр окружности постоянно перемещается – как это показано на рис. 10 и 11. Во-вторых, как видно из рисунка в определенный момент эта точка вообще оказывается за пределами листовой пластинки. Кроме того, наблюдение за процессом вырезания показало, что самка по мере резки как овальных, так и круглых вырезок, сгибает их, складывая пополам вдоль продольной оси, тем самым окончательно лишаясь возможности ориентироваться на расстояние до центра окружности вырезки.

Можно было бы предположить, что самка хотя и не действует подобно циркулю с лезвием, закрепленным на одной его ноге, но выдерживает по ходу резки определенное расстояние от края листа, меняя его по определенному алгоритму. Однако с этой гипотезой не согласуются уже приведенные выше данные об отсутствии связи между степенью кривизны наружного края листа и шириной вырезки из него.

Остается предположить, что самка, осуществляя вырезку, действует по плану, который включает выдерживание двух параметров: кривизна выреза и его продолжительность. Сложная по форме вырезка включает несколько последовательных изменений кривизны выреза с параллельным соблюдением определенной его продолжительности на отдельных участках линии вырезки. Для вырезания круглой вырезки достаточно соблюдения одного параметра – кривизны, выдерживая постоянство этого параметра до тех пор, пока вырез не дойдет до точки начала вырезки, т.е. до замыкания круга.

Адаптивное значение последовательного увеличения диаметра вырезок пробки гнезда состоит в том, что этим достигается более плотное прилегание вырезок, закрывающих расширяющуюся горловину ячейки. Остается только удивляться способности пчел так точно определять оптимальный диаметр каждой следующей вырезки. Закономерные изменения размеров и формы овальных вырезок, образующих стенки ячеек, на наш взгляд, обеспечивают постепенное по мере строительства ячейки превращение цилиндрической полости гнездового канала в полость ячейки, видоспецифичную по форме и размерам. Наиболее сложная по форме внутренняя полость ячейки

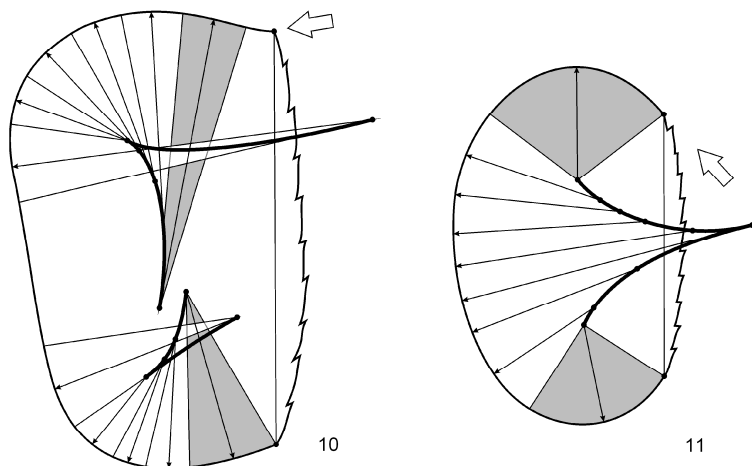


Рис. 10, 11. Траектории перемещения центра окружностей, дуги которых образуют контур вырезок из гнезд пчел-листорезов. 10 – траектория перемещения центра окружностей при вырезании вырезки обкладки стенок ячейки в гнездах *Megachile maritima*; 11 – то же для вырезки дна ячейки в ячейках гнезд *M. rotundata*. Стрелка указывает на точку начала резки и ее первоначальное направление относительно линии края листа. Затемнены начальные и конечные сектора, вырезание которых происходит без перемещения центра окружности выреза.

некоторых видов напоминает форму полости горшочка с широким основанием и более узким горлышком с постепенно расширяющейся горловиной (виды подрода *Eutricharaea*). Для некоторых видов характерна более или менее цилиндрическая форма полости, но с четкой специфической формой горловины (*M. maritima*, *M. circumcincta*, *M. willughbiella*). Форма полости ячейки и ее горловины, возможно, имеет значение в качестве релизеров инстинкта откладки и оплодотворения яйца, а также является элементом, обеспечивающим выполнение ячейкой важной функции – быть мерой количества загружаемой в нее провизии (Иванов, 2007а, 2007б).

Заключение

В ходе строительства гнезд пчелы-листорезы используют вырезки как минимум 9 разных типов. Вырезки отдельных типов отличаются размером и формой, занимают определенное место в гнезде и выполняют определенные функции. Вырезки круглой или близкой к круглой формы образуют дно ячейки (2 типа), ее пробку и, частично, конечную пробку гнезда. Однако у некоторых видов вырезки этих типов имеют овальную форму. Вырезки продолговатой формы образуют завал в задней части гнездовой полости, заднюю пробку гнезда, стенки и частично дно ячеек (2 типа), завал в вестибуле гнезда и переднюю пробку гнезда. Размеры и форма вырезок достаточно видоспецифична, а наиболее сложные по форме повторяют контур человеческого уха. В процессе их вырезания самка до пяти раз меняет направление движения челюстей, однако механизм, обеспечивающий вырезание вырезок определенной формы, пока до конца не ясен. Гипотеза этого, против которой пока нет серьезных возражений, состоит в том, что самка следует определенному плану, основа которого заключается в выполнении последовательных движений по осуществлению разреза определенной кривизны и длины со сменой этих параметров по определенному алгоритму.

Закономерные изменения размеров и формы продолговатых вырезок, образующих стенки ячеек, имеют адаптивное значение. Последовательная укладка этих вырезок обеспечивает превращение цилиндрической полости гнездового канала в видоспецифичную по форме и размерам внутреннюю полость ячейки. Определенная форма и размеры этой полости, в свою очередь, обеспечивают регуляцию процесса заполнения ячейки провизией и откладки яйца определенного пола в нужный момент.

Благодарности

Авторы выражают благодарность М.А. Филатову, Л. Свольнской, А.В. Амолину, Е. Брустило, Л.И. Кобзарь и многим другим коллегам-энтомологам за любезно предоставленные для изучения гнезда пчел, а также А.В. Фатерыга за электронную поддержку при подготовке рисунков.

Литература

- Иванов С.П., Жидков В.Ю. 2002. Методика изготовления и использования препаратов гнезд диких пчел-листорезов (Hymenoptera: Megachilidae) // *Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана*. Симферополь. **12**: 200–204.
- Иванов С.П., Жидков В.Ю., Фатерыга А.В. 2005. Поддержка популяций диких пчел-мегахилид (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в местах естественного гнездования // *Фальцфейнівські читання*. Херсон. **1**: 209–213.
- Иванов С.П. 2007а. Функциональная роль ячейки гнезд пчел (Hymenoptera, Apoidea) как меры количества провизии // *Достижения энтомологии на службе агропромышленного комплекса, лесного хозяйства и медицины*. Краснодар: 79–80.
- Иванов С.П. 2007б. Биология пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) и эволюция их гнездостроительных инстинктов. Диссертация ... доктора биологических наук. Симферополь. 555 с.
- Иванов С.П., Филатов М.А. 2007 (2008). Строение ячеек гнезд диких пчел *Megachile albisecta*, *Hoplitis mocsaryi* и *Osmia tergestensis* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) // *Известия Харьковского энтомологического общества*, **15**(1–2): 109–116.

- Иванов С.П., Фатерыга А.В., Жидков В.Ю. 2009. Использование гнезд-ловушек и ульев Фабра для изучения фауны и биологии гнездования одиночных видов ос и пчел (Hymenoptera: Aculeata) в Карадагском природном заповеднике // *Карадаг-2009. Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины*. Севастополь: 215–222.
- Малышев С.И. 1931. Наставления к собиранию и изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых. Л.: Издательство АН СССР. 81 с.
- Фабр Ж.А. 1898. Инстинкт и нравы насекомых. СПб.: Издательство А.Ф. Маркса. 590 с.
- Altevoght R. 1955. Zur Technik der Blattschneidebienen *Megachile bicolor* F. und *M. maritime* Schck // *Beitraege zur Entomologie*, **5**(1–2): 152–165.
- Friese H. 1911. Das Tierreich. Lieferung 28: Hymenoptera. Apidae I. Megachilinae. Berlin: Friedländer. 440 s.
- Friese H. 1923. Die europäischen Bienen (Apidae). Berlin; Leipzig: Walter der Gruyter. 456 p.
- Klostermeyer E.G., Gerber H.S. 1969. Nesting behaviour of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) monitored with an event recorder // *Annals of the Entomological Society of America*, **62**(6): 1321–1325.
- Klostermeyer E.G., Mech S.E., Rasmussen W.B. 1973. Sex and weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) progeny associated with provision weights // *Journal of the Kansas Entomological Society*, **46**(4): 536–548.
- Krombein K.V. 1967. Trap-nesting wasps and bees: life histories, *nests* and associates. Washington: Smithsonian Press. 570p.
- Malyshev S.I. 1935 (1936). The nesting habits of solitary bees. A comparative study // *Eos*, **11**(3): 201–309.
- Michener C.D. 1953. The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates // *University of Kansas Scientific Bulletin*, **35**(16): 1659–1748.
- Michener C.D. 2007. The Bees of the World. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 953 p.

Паразитизм на жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata) как важное направление в эволюции наездников трибы Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae, Cryptinae)

Д.Р. Каспарян

Parasitism on aculeates (Hymenoptera: Aculeata) as important direction in the evolution of ichneumon-flies of the tribe Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae, Cryptinae)

D.R. Kasparyan

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, Санкт-Петербург 199034, Россия.

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg 199034, Russia. E-mail: hymenopt@zin.ru

Резюме. Рассмотрены трофические связи трибы Cryptini с жалоносными перепончатокрылыми насекомыми. Изначальным и наиболее примитивным предполагается идиобионтный эктопаразитизм (при полифагии) на осах и пчелах, гнездящихся внутри тканей растений. Это направление хорошо представлено в нескольких родах подтриб Cryptina и Agrothereutina (*Enclisis* Townes, *Hoplocryptus* Thomson, *Xylophrurus* Först.) с разного уровня типами специализации на осах; оно же характерно для некоторых родов подсем. Pimplinae, но дальнейшего развития здесь не получило. Возможно, на этом этапе у Cryptini закрепился такой стимулирующий фактор в поведенческом поведении самки, как ориентация паразита при поиске хозяина на минеральный субстрат (обычно глина), которым замазывается входное отверстие в гнездо хозяина. В дальнейшем эта особенность способствовала успешной адаптации к поиску и заражению более специализированных гнезд жалоносных, выполненных из глины: успешно реализовано в полностью специализированной на осах подтрибе Nematopodiina (8 родов) и у отдельных видов *Hoplocryptus* Thomson и *Buathra* Cameron (подтрибы Agrothereutina и Cryptina). Особое направление специализации криптин на жалоносных – освоение бумажных гнезд социальных ос (Vespidae): роды *Pachysomoides* Strand и *Toechorychus* Townes неотропической подтрибы Lumeonina и подтрибы Sphesophagina (с 3 родами). Это направление, возможно, берет начало от заражения криптинами открытых коконов других насекомых, на что указывает очень короткий яйцеклад этих наездников.

Ключевые слова. Aculeata, Ichneumonidae, Cryptini, эволюция паразитизма, паразитоиды.

Abstract. The trophical links of Cryptini with Aculeata are considered, and the different trends of specialization on Aculeate in the tribe are discussed. The most primitive step in evolution of parasitism on wasps is the idiobiont ectoparasitism in the nests of wasps in plant tissue [some genera of subtribes Cryptina and Agrothereutina (*Enclisis* Townes, *Hoplocryptus* Thomson and *Xylophrurus* Först.)]. Perhaps on this step in the searching behavior of Cryptini of female reaction on mineral substrate (mud cover), which close the entrance in nest have been fixed. Further this ethological adaptation could determinate the speci-

alization of subtribe Nematopodiina (8 genera) for the attack the mud nests of Eumeninae (Vespidae), Sceliphriini (Sphecidae), and Pompilidae. Other trend in evolution of Cryptini is utilization of paper nests of social wasps (Vespidae). Five genera of Cryptini have this mode of life: two genera of subtribe Lymenonina (on Polistinae) and specialized subtribe Sphecophagina (on Vespinae). All these genera have very short ovipositor and it is may be evidence initial connections their ancestor with open cocoons of the hosts.

Key words. Aculeata, Ichneumonidae, Cryptyni, evolution of parasitism, parasitoids.

Введение

Перепончатокрылые насекомые (Hymenoptera) как хозяева относятся к одной из основных групп насекомых, сыгравших в эволюции паразитических перепончатокрылых важнейшую роль. Возможно, преимущественная ориентация на эту группу хозяев среди предков ихневмонид дала толчок дивергенции 2 крупнейшим семействам Hymenoptera – Ichneumonidae и Braconidae (Каспарян, 1997). В настоящее время в сем. Ichneumonidae 8 подсемейств преимущественно или полностью связаны с перепончатокрылыми насекомыми как хозяевами, тогда как среди браконид известно только одно небольшое подсем. Ichneutinae (паразиты пилильщиков). Основную группу хозяев-перепончатокрылых составляют низшие растительноядные перепончатокрылые – пилильщики и рогохвосты (Hymenoptera, Symphyta), причем только в сем. Ichneumonidae с ними трофически связано более 160 родов и более 2200 видов наездников (Каспарян, 1987; Yu, et al., 2005). Другая и значительно бóльшая по объему группа перепончатокрылых насекомых – жалоносные (Hymenoptera Aculeata) в несравненно меньшей степени утилизируется наездниками. Возможно, причины этого кроются в агрессивности этих насекомых и в защищенности их гнезд. На это отчасти указывает возникший в таксонах высокого ранга (семейства Trigonalidae и Eucharitidae), являющихся специализированными паразитами Aculeata, специфический способ откладки яиц – их разбрасывание около хозяина или его потенциальных жертв.

В сем. Ichneumonidae помимо небольшого и, возможно, специализированного на осах подсем. Neorghasodinae (4 вида) единственной группой, в которой связь с жалоносными осами и пчелами прослеживается отчетливо, является триба Сруптини (Сруптинае). Именно в ней сформировались подтрибы и роды полностью связанные с Aculeata.

Материал и методика

При подготовке статьи были использованы данные о хозяевах компьютерного каталога Тахарад (Yu et al., 2005), а также текущая литература о биологии паразитов ос и об особенностях гнездования самих ос. В списки хозяев внесены небольшие дополнения по материалам ЗИН и поправки, связанные с современными изменениями в номенклатуре жалоносных. Отчасти эта проблема обсуждалась в монографии по трибе Сруптини Мексики (Kasparyan, Ruiz Cancino, 2008). В списке литературы приведены наиболее существенные источники по рассматриваемому вопросу и литература последних лет (Aerts, 1957; Benoit, 1951; Casiraghi et al., 2001; Danks, 1970; Donovan, 1991, 2002; Donovan et al., 1989; Else, 1995; Enslin, 1922, 1925; Field, Darby, 1991; Frilli, 1965; Gaul, 1940; Habermehl, 1921; Hodges, Espelie, 2003. Horstmann, 1987, 2008; Ito et al., 1988; Iwata, 1976; Kanai et al., 2001; Kasparyan, Ruiz Cancino, 2008; Konishi et al., 1997; Lith, 1974; Makino, 1983; Momoi, 1966; Sayama, Konishi, 1996. Schwarz, Shaw, 1998; Shaw, 2006; Starke, 1956; Tepedino, Parker, 1984; Townes, Townes, 1962; Viereck, 1904; Yu et al., 2005; Schwarz, 2007), не вошедшие в мировой каталог (Yu, Horstmann, 1997).

Результаты и обсуждение

Состав подсем. Сруптинае и круг хозяев трибы Сруптини

Подсем. Сруптинае – крупнейшее среди ихневмонид. Оно включает 3 трибы и около 400 родов, 240 из которых (60 %) относится к преимущественно тропической трибе Сруптини. Большинство наездников трибы Сруптини – полифаги, а в целом для трибы зарегистрировано более 700 видов

хозяев из 68 семейств 4 отрядов насекомых (Lepidoptera – 35 семейств, Hymenoptera – 25 семейств, Coleoptera – 5 семейств и Neuroptera – 3 семейства) и 5 семейств пауков (используются их яйцевые коконы) (Yu et al., 2005). Для трибы *Cryptini* (в отличие от двух других триб – *Phygadeuontini* и *Hemigastrini*) основными хозяевами среди перепончатокрылых насекомых являются не пилильщики или другие наездники, а жалоносные (*Aculeata*). Они составляют для *Cryptini* 65 % от числа видов всех хозяев из отряда Hymenoptera; прочие 35 % хозяев относятся к *Symphyla* (26 %), а также к *Ichneumonidae* и *Braconidae* (9 % – вторичный паразитизм). К настоящему времени в качестве хозяев для *Cryptini* зарегистрированы жалоносные из 8 семейств; ниже перечислены эти семейства и роды (цифры в списке указывают число заражаемых в роде видов, если их больше одного): **Chrysididae**: *Stibum* Spinola, *Trichrysis* Licht. (2); **Pompilidae**: *Ageniella* Banks (2), *Anoplius* Dufour (2), *Auplopus* Spinola (6), *Ceropales* Latr.; **Sphecidae**: *Ammophila* Kirby, *Crossocerus* Lep. (2), *Diodontus* Curtis, *Ectemnius* Dahlom (2), *Mellinus* F., *Pemphredon* Latr., *Podalonia* Fernald, *Psen* Latr., *Psenulus* Kohl (3), *Rhopalum* Kirby, *Sceliphron* Klug (8), *Spilomena* Shuckard, *Trypoxylon* Latr. (6); **Vespidae**, **Eumeninae**: *Ancistrocerus* Wesm. (8), *Eumenes* Latr. (11), *Gymnomerus* Blüthgen, *Euodynerus* Latr. (2), *Hypodynerus* Sauss., *Leptochilus* Sauss., *Microdynerus* Thomson, *Odynerus* Latr., *Orancistocerus* Vecht, *Rhynchium* Billberg (3), *Symmophorus* Wesm. (2), *Synagris* Latr. (2); **Vespidae**, **Vespinae**: *Dolichovespula* Rohwer (5), *Polistes* Latr. (20), *Polybia* Lep., *Ropalidia* Guerin, *Vespa* L. (4), *Vespula* Thomson (6); **Apidae**: *Ceratina* Latr. (4), *Xylocopa* Latr. (3); **Colletidae**: *Hylaeus* F. (2); **Megachilidae**: *Chalicodoma* Latr., *Hoplitis* Klug (5), *Megachile* Latr. (3), *Osmia* Panz. (8), *Stelis* Panz. Всего криптинами заражается 45 родов и около 140 видов, что в 3 раза больше, чем у прочих ихневмонид, вместе взятых. Широкие трофические связи *Cryptini* с жалоносными, экологическое разнообразие этих связей и разная степень специализации криптин позволяют обсудить причины распространения этого явления в трибе и возникновения специализированных таксонов, трофически связанных только с осами.

Начальный этап становления паразитизма на жалоносных: паразитизм на стеблежилах и ксилобионтах

Большинству представителей подсем. *Cryptinae* свойственны идиобионтный эктопаразитизм и полифагия. Специализация идиобионтов на таксономически единой группе хозяев – событие достаточно необычное. В эволюции идиобионтного паразитизма ихневмонид изначальным этапом предположительно был эктопаразитизм на личинках и куколках хозяев, скрытых в тканях растений. К этой категории могут быть отнесены все роды *Cryptini*, который имеют в качестве хозяев представителей отрядов Coleoptera, Lepidoptera и Hymenoptera, обитающих в стволах, ветвях, стеблях, побегах, стручках, плодах и т. п. Таким образом, при этом типе экологической специализации и полифагии переход к паразитизму на личинках жалоносных, обитающих в гнездах, расположенных в ветках, побегах и стеблях, мог осуществиться достаточно просто. Эту форму экологической специализации (топологической, по: Козлов, 1970) следует рассматривать как исходный этап в эволюции трофических связей ихневмонид с осами. Среди *Cryptini* в подтрибах *Agrothereutina* и *Cryptina* связь с осами и пчелами в большей или меньшей степени проявляется в родах *Aritranis* Först., *Enclisis* Townes, *Hoplocryptus* Thomson, *Dihelus* Townes, *Xylophrurus* Först. и некоторых других, виды которых паразитируют преимущественно на стеблежилах или ксилобионтах. В таблице 1 обобщены данные о хозяевах 3 таких родов. Так, *Enclisis vindex* Grav. и *Xylophrurus agrili* Vier. паразитируют на жуках-подкорниках разных семейств; *E. macilentata* Grav. и *X. augustus* Dalm. явно предпочитают гнездящихся в стеблях жалоносных из различных семейств, но при этом могут заражать также стеблежилов или подкорников из других отрядов насекомых. Наконец, у *X. dentatus* Tasch. в качестве хозяев преобладающими становятся жалоносные насекомые. В более специализированном роде *Hoplocryptus* уже большинство видов являются паразитами жалоносных насекомых и только для отдельных видов указаны иные хозяева (преимущественно стеблежилы). С другой стороны, виды *Hoplocryptus* шире используют гнезда одиночных складчатокрылых ос и помпилид.

Дальнейшая специализация в этом направлении состояла в различении и заражении отдельными таксонами *Cryptini* гнезд жалоносных перепончатокрылых, выполненных полностью или

Таблица 1. Специализация на жалоносных в некоторых неспециализированных родах Скрутини. (Круг хозяев родов *Enclisis*, *Xylophrurus* и *Hoplocryptus* дается по: Yu et al., 2005, с добавлениями).

<p><i>Enclisis macilenta</i> (Grav.): <i>Pemphredon rugifer</i> (Dahlb.), <i>Psen atratus</i> (Panz.), <i>Psenulus concolor</i> (Dahlb.), <i>P. fuscipennis</i> (Dahlb.), <i>P. pallipes</i> (Panz.), <i>Rhopalum clavipes</i> (L.), <i>Symmorphus bifasciatus</i> (L.), <i>Polistes kohli</i> (L.) [<i>Pennisetia hylaeiformis</i> (Lasp.) (Sessiidae), <i>Pamphilus atratus</i> (Panz.) (Pamphiliidae) и др.].</p> <p><i>Enclisis vindex</i> (Tschek): [<i>Schizopleurus balteatus</i> (Lacord.) (Cerambycidae), <i>Thanasimus formicarius</i> (L.) (Cleridae) и др.]</p> <p><i>Xylophrurus agrili</i> (Viereck): [<i>Agrilus horni</i> Kerrem., <i>Agrilus vittaticollis</i> (Rand.) (Buprestidae)].</p> <p><i>Xylophrurus augustus</i> (Dalman): <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris), <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard), <i>Megachile centuncularis</i> (L.), <i>Hoplitis leucomelaena</i> Kirby, <i>H. tridentata</i> (Dufour et Perris), <i>Osmia bicornis</i> (L.), <i>O. coerulea</i> (Mann), <i>O. parvula</i> (Dufour et Perris) [<i>Agrilus viridis</i> (L.) (Buprestidae), <i>Saperda populnea</i> (Gyll.) (Cerambycidae)].</p> <p><i>Xylophrurus dentatus</i> (Tasch.): <i>Ceratina albilabris</i> (F.), <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris), <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuck.), <i>Osmia parvula</i> Dufour et Perris, <i>Stelis ornatula</i> (Klug) [<i>Magdalis frontalis</i> (Gyll.) (Curculionidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus affabilis</i> (Prov.): [<i>Cephus pygmaeus</i> (L.), <i>Trachelus tabidus</i> (F.) (Cephalidae), <i>Oberea tripunctata</i> (Sw.) (Cerambycidae), <i>Phlyctaenia coronata tertialis</i> (Gn.) (Pyralidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus bellosus</i> (Curtis): <i>Ceratina cyanea</i> (Kirby), <i>Gymnomerus laevipes</i>; <i>Hylaeus brevicornis</i> (Nyl.), <i>Hoplitis bidentata</i> (F. Mor.), <i>H. leucomelaena</i> (Kirby), <i>H. tridentata</i> (Dufour et Perris), <i>O. caerulea</i> (L.), <i>O. ferruginea</i> (Latr.), <i>Pemphredon rugifer</i> (Dahlb.), <i>Spilomena troglodytes</i> (Van der Linden) [<i>Arge rustica</i> (L.) (Argidae); <i>Gasteruption assectator</i> (L.) (Gasteruptionidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus bohemani</i> (Holmgren): <i>Gymnomerus laevipes</i> Shuck., <i>Osmia parvula</i> Dufour et Perris, <i>Trypoxylon figulum</i> (L.) [<i>Hemerobius</i> sp. (Hemerobiidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus cognatus</i> (Fonscolombe): <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris), <i>Megachile albipila</i> Perez.</p>	<p><i>Hoplocryptus confector</i> (Grav.): <i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis), <i>Crossocerus leucostoma</i> (L.), <i>Mellinus arvensis</i> (L.), <i>Microdynerus exilis</i> (H.-Sch.), <i>Hoplitis tridentata</i> (Dufour et Perris), <i>Osmia parvula</i> (Dufour et Perris), <i>Stelis ornatula</i> (Klug), <i>Symmorphus bifasciatus</i> (L.), <i>S. mutinensis</i> (Baldini), <i>Trichrysis cyanea</i> (L.), <i>Trypoxylon figulum</i> (L.) [<i>Allantus cinctus</i> (L.) (Tenthredinidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus coxator</i> (Tschek): <i>Symmorphus murarius</i> (L.) (Украина, Донецкая область, сб. А. АМОЛИНА).</p> <p><i>Hoplocryptus femoralis</i> (Grav.): <i>Eumenes unguiculus</i> Rudow, <i>Xylocopa cyanescens</i> (Brull.) <i>X. iris</i> (Christ), <i>X. ramulorum</i> Rond. [<i>Trichiosoma betuleti</i> (Klug) (Cimbicidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus fugitivus</i> (Grav.): <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris), <i>Trypoxylon figulum</i> (L.).</p> <p><i>Hoplocryptus imitator</i> (Prov.): <i>Hoplitis fulgida</i> (Cress.), <i>H. hypocrita</i> (Cock.).</p> <p><i>Hoplocryptus melanocephalus</i> (Grav.): <i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller), <i>Crossocerus cinxius</i> (Dahlb.), <i>Pemphredon rugifer</i> (Dahlb.), <i>Rhopalum clavipes</i> (L.).</p> <p><i>Hoplocryptus murarius</i> (Börner): <i>Auplopus carbonarius</i> (Scop.), <i>Ceratina cyanea</i> (Kirby), <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuck.), <i>Hoplitis adunca</i> (Panz.), <i>Trypoxylon figulum</i> (L.).</p> <p><i>Hoplocryptus notatus</i> (Prov.): <i>Ancistrocerus birenimaculatus</i> (Sauss.), <i>A. spilogaster</i> (Cam.), <i>Leptochilus tetradytmia</i> (Parker), <i>Megachile gentiles</i> (Cress.) [<i>Allantus cinctus</i> (L.), <i>Ametastegia glabrata</i> (Fall.) (Tenthredinidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus odoriferator</i> (Dufour et Perris): <i>Trypoxylon figulum</i> (L.).</p> <p><i>Hoplocryptus ohgushii</i> (Momoi): <i>Ceratina flavipes</i> (Smith).</p> <p><i>Hoplocryptus pini</i> (Momoi): [<i>Rhyacionia duplana simulata</i> Heinrich (Tortricidae)].</p> <p><i>Hoplocryptus quadriguttatus</i> (Grav.): <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris).</p> <p><i>Hoplocryptus scorteus</i> (Momoi): <i>Auplopus</i> sp.</p> <p><i>Hoplocryptus sugiharai</i> Uchida: <i>Ectemnius rubicola</i> (Dufour et Perris).</p> <p><i>Hoplocryptus zoesmairi</i> (Dalla Torre): <i>Ceratina dupla</i> (Say).</p>
--	---

Таблица 2. Aculeata – хозяйева ихневмонид подсем. Pimplinae (род *Perithous*) и Сруптинае (род *Hoplocryptus* и подтриба Nematopodiina) (в скобках приведено число видов хозяев).

<i>Perithous</i> Holmgren	<i>Hoplocryptus</i> Thomson	Nematopodiina
Sphecidae , Crabroninae: <i>Crossocerus</i> <i>Ectemnius</i> (3) <i>Rhopalum</i> Larrinae: <i>Trypoxylon</i> (3) Nissoninae: <i>Melinus</i> Pemphredoninae (18): <i>Mimumesa dahlbomi</i> (Wesm.) <i>Passoloecus</i> (2) <i>Pemphredon</i> (9) <i>Psen</i> <i>Psenulus</i> (4) <i>Stigmus</i> Vespidae , Eumeninae (2): <i>Ancistrocerus</i> <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuck.) Apoidea <i>Hylaeus communis</i> Nylander <i>Xylocopa violacea</i> (L.)	Sphecidae , Crabroninae: <i>Crossocerus</i> (2) <i>Ectemnius</i> (2) <i>Rhopalum</i> Larrinae: <i>Trypoxylon</i> (3) Nissoninae: <i>Melinus</i> Pemphredoninae (2): <i>Pemphredon rugifer</i> Dahlbom <i>Spilomena</i> Vespidae , Eumeninae (9): <i>Ancistrocerus</i> (4) <i>Eumenes</i> <i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuck.) <i>Leptochilus</i> <i>Symmorphus</i> (2) Pompilidae (2): <i>Auplopus</i> (2) Apoidea (19): <i>Ceratina</i> (3) <i>Hoplitis</i> (5) <i>Hylaeus</i> <i>Megachile</i> (2) <i>Osmia</i> (4) <i>Stelis</i> <i>Xylocopa</i>	Sphecidae , Larrinae: <i>Trypoxylon</i> (4) Pemphredoninae: <i>Diodontus</i> Sphecinae: <i>Sceliphron</i> (8) Vespidae , Eumeninae (22): <i>Ancistrocerus</i> (4) <i>Eumenes</i> (9) <i>Euodynerus</i> (2) <i>Odynerus</i> <i>Orancistrocerus</i> <i>Rhynchium</i> (3) <i>Synagris</i> (2) Pompilidae (10): <i>Auplopus</i> (5) <i>Ageniella</i> (2) <i>Anoplius</i> (2) <i>Ceropales</i> Apoidea (3): <i>Chalicodoma</i> <i>Osmia</i> (2)

отчасти с использованием минерального субстрата. Так, *Dihelus hylaeovor* Momoï в Японии паразитирует в гнездах пчелы *Hylaeus* sp. (Colletidae) и ос *Auplopus* sp. (Pompilidae) и “*Odynerus*” sp. (Eumenidae), неотропический *Dotocryptus bellicosus* Hal. заражает гнезда *Hypodynerus* sp. (Eumenidae), а *Neocryptoterix ocris* Porter – гнезда *Eumenes bipartita* Fox (Eumenidae) (Porter, 1967).

Сравнение паразитизма на жалоносных в подсемействах Pimplinae и Сруптинае

Развитие идиобиозиса в двух крупнейших эктопаразитических подсемействах ихневмонид – Pimplinae и Сруптинае – шло во многом параллельно (Каспарян, 1997). В подсем. Pimplinae s.l. сходный тип специализации на жалоносных наблюдается у *Ephialtes* Grav., *Townesia* Ozols, *Perithous* Holmgren и *Poemenia* Holmgren.

У наиболее специализированного рода *Perithous* круг хозяев приблизительно тот же, что и у *Enclisis*, *Xylophrurus* и *Hoplocryptus* (Сруптини) (табл. 2). Те же роды жалоносных составляют круг хозяев *Ephialtes* (по: Horstmann, 2008) – *Trypoxylon* (Sphecidae), *Ancistrocerus*, *Gymnomerus* и *Symmorphus* (Vespidae, Eumeninae), *Megachile* и *Osmia* (Megachilidae).

Круг используемых хозяев достаточно однообразен, а у *Perithous* и *Hoplocryptus* это часто одни и те же роды и даже виды. Почти все хозяйева устраивают гнезда в полости стеблей и веток, в пустотах в древесине. Но если хозяйева-краброниды из подсемейств Crabroninae, Larrinae и Nissoninae одни и те же, то наиболее предпочитаемой группой хозяев у *Perithous* являются осы подсем. Pemphredoninae (18 видов), которые почти не используются *Hoplocryptus*. С другой стороны, виды *Hoplocryptus* шире используют гнезда одиночных складчатокрылых ос и ос-помпилид. В специа-

Таблица 3. Роды Cryptini и их основные хозяева среди Aculeata.

Роды ос – основные хозяева Cryptini (в скобках указано число видов ос, из которых выведены Cryptini)	Роды Cryptini (специализированные паразиты ос)											
	Подтриба Nematopodiina							Подтриба Lymeonina		Подтриба Sphecophagina		
	<i>Mesatoporus</i>	<i>Picardiella</i>	<i>Stenarella</i>	<i>Sphecoctonus</i>	<i>Osprinchotus</i>	<i>Nematopodius</i>	<i>Acrocriscus</i>	<i>Photocryptus</i>	<i>Toechorhynchus</i>	<i>Pachysomoides</i>	<i>Arthula</i>	<i>Latibulus</i>
Pompilidae												
<i>Auplopus</i> (7)	+	+	+									
<i>Ageniella</i>	+											
<i>Ceropales</i>	+											
Sphecidae												
<i>Diodontus</i>			+									
<i>Sceliphron</i> (8)			+	+	+		+					
<i>Trypoxylon</i> (4)						+						
Vespidae: Eumeninae												
<i>Ancistrocerus</i> (8)	+		+				+					
<i>Eumenes</i> (11)			+				+	+				
<i>Rhynium</i> (3)			+									
<i>Synagris</i> (2)					+							
Vespidae: Vespinae												
<i>Mischocyttarus</i> (2)								+	+			
<i>Polistes</i> (22)									+	+	+	
<i>Dolichovespula</i> (3)										+		+
<i>Vespa</i> (3)												+
<i>Vespula</i> (4)												+

лизируемой трибе Nematopodiina отчасти сохраняются связи с гнездящимися в побегах осами (*Nematopodius* на *Trypoxylon*), но преобладают строители глиняных гнезд – *Sceliphron* в сфецидах, виды Eumenidae и Pompilidae.

Изменение поискового поведения, стимулируемое воздействием субстрата из глины

Переход от заражения гнезд жалоносных в ветвях и побегах к заражению открытых специализированных гнезд, выполненных из глины (характерно для родов подтрибы Nematopodiina), требует своего объяснения. Известно насколько важным стимулирующим фактором в поисковом поведении самки наездника являются следы жизнедеятельности хозяина (например, буровая мука, погрызы листьев, свернутые листья, следы паутины, экскременты хозяина). Для криптин таким определяющим фактором, по-видимому, стала глиняная замазка гнезда. Очень показательно, что единственный вид *Pemphredon rugifer*, заражаемый несколькими видами *Hoplocryptus* и *Enclisis* (Cryptini), делает перегородки гнезда и затычку из глины, тогда как другие виды этого рода и большинство прочих Pemphredoninae (роды *Passaloecus*, *Psenulus* и *Stigmus*), которых атакуют пимплины, делают затычку из растительного материала или/и замазывают гнездо смолой и камедью; все эти роды ос запасают тлей. Показательно, что большинство же хозяев прочих Cryptini замазывают гнездо глиной.

Дальнейший переход к заражению глиняных специализированных гнезд ос и пчел облегчался также тем, что осы родов *Crossocerus*, *Ectemnius*, *Rhopalum* (Sphecidae), *Ancistrocerus* (Eumenidae) и *Auplopus* (Pompilidae), а также пчелы родов *Megachile*, *Osmia*, *Hoplitis*, *Ceratina* и *Hylaesus*

могут гнездиться как в ветвях, так и в древесине и почве. Разнообразие способов гнездования у близких видов хозяев одного рода могло способствовать адаптивным изменениям поведенческого поведения паразитоидов, расширению экологической ниши и освоению наездниками гнезд иных типов.

Второе направление специализации – освоение специализированных, изготовленных из глины гнезд (подтриба *Nematopodiina*)

Исходным образом жизни у *Nematopodiina*, по-видимому, был паразитизм на осах рода *Trypoxylon*, устраивающих гнездо в ветках (как это свойственно *Nematopodius* Grav.). Осы родов *Trypoxylon* и *Sceliphron* заготавливают пауков и в качестве пробки для гнезда используют глину. Возможно, эти элементы сходства способствовали адаптации большинства родов подтрибы (*Acroricnus* Ratz., *Photocryptus* Vier., *Osprinchotus* Spinola, *Sphecoctonus* Seyrig и *Stenarella* Szépl.) к заражению сделанных из глины бутылковидных гнезд *Sceliphron* и впоследствии к заражению сходных ячеек ос сем. Pompilidae, скрытых в почве и наполненных пауками. Виды родов *Acroricnus*, *Photocryptus* и *Stenarella* используют помимо гнезд *Sceliphron* также гнезда одиночных складчатокрылых ос из родов *Eumenes* и *Ancistrocerus* (Eumenidae). К заражению гнезд охотящихся на пауков ос-помпилид перешли наездники родов *Picardiella* Licht. и отчасти *Stenarella* и *Messatoporus* Cushman (заражают гнезда ос родов *Auplopus*, *Ageniella*, *Phanagenia*, *Ceropales*). Большая часть видов перечисленных родов помпилид создают ячейки в форме луковицы или бочонка, а сама ячейка закрывается пробкой из глины. Для *Messatoporus compressicornis* Cushman имеются, однако, указания на инквилинизм в гнездах ос родов *Ancistrocerus* (Eumenidae) и *Trypoxylon* (Sphecidae) (Carlson, 1979).

Третье направление специализации криптин на жалоносных – освоение бумажных гнезд социальных ос сем. Vespidae

В трибе Cryptini с веспидами полностью связаны роды *Pachysomoides* Strand и *Toechorychus* Townes неотропической подтрибы Lymeonina и подтриба Sphecophagina (с родами *Sphecophaga* Westw., *Arthula* Cameron и *Latibulus* Gistel). Существует определенная специализация этих родов к разным группам веспид. Так, в Западном полушарии *Toechorychus* атакует более примитивных ос подсем. Polybiinae, тогда как *Pachysomoides* заражает гнезда более продвинутых ос трибы Polistini (подсем. Polistinae). В Восточном полушарии осы-полистины атакуются представителями родов *Latibulus* и *Arthula*. Род *Sphecophaga*, третий род специализированной подтрибы Sphecophagina, распространен почти всемирно и заражает гнезда Vespinae (роды *Dolichovespula*, *Vespa* и *Vespula*).

Для всех этих наездников характерна такая отличительная морфологическая особенность (не свойственная большинству других Cryptini), как короткий яйцеклад. Эта особенность подчеркивает необходимость тесного контакта с хозяином и говорит о том, что в основе этой специализации, скорее всего, было реализовано другое направление в эволюции идиобионтов – заражение в прямом контакте открыто расположенных коконов (больше свойственное другой трибе криптин – Phygadeuontini). В эволюции подтрибы проявляются отчетливые признаки морфо-функционального прогресса – переход к заражению личинок и предкуколок в прямом контакте (что совершенно несвойственно идиобионтам) и другие эволюционные адаптации, связанные с посещением и заражением охраняемых осами гнезд. Низкая плодовитость наездников подтрибы Sphecophagina (15–30 яиц), говорящая об их высокой выживаемости, также может служить (согласно А.П. Расницыну, устное сообщение) показателем их морфо-функционального прогресса.

Благодарности

Автор выражает сердечную признательность за консультации и дополнительные материалы А.В. Амолину, Ю.В. Астафуровой, А.С. Лелею, С.П. Иванову, Н.В. Курзенко и А.В. Фатерыге. Работа частично поддержана Российским Фондом фундаментальных исследований (грант № 10-04-00265).

Литература

- Белослудцев Е. А. 2003а. К познанию пауков города Самара // *Материалы Междунар. научн. конфер., посвященной 75-летию Жигулевского гос. природного зап-ка им. И.И. Спрыгина (Жигулевск – Бахилова Поляна, 4–8 сентября 2002 г.)*. Самара: 120–125.
- Каспарян Д. Р. 1987. Об особенностях паразитофауны сидячебрюхих перепончатокрылых (Hymenoptera, Symphyta) // *Энтомологическое обозрение*, **66**(3): 521–528.
- Каспарян Д. Р. (1996) 1997. Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) // *Энтомологическое обозрение*, **75**(4): 756–789.
- Козлов М. А. 1970. Морфотипическая специализация наездников (Hymenoptera, Parasitica) // *Энтомологическое обозрение*, **49**(2): 286–291.
- Aerts W. 1957. Die Schlupfwespen- (Ichneumoniden-) Fauna des Rheinlandes // *Decheniana*, **109**(2): 137–212.
- Benoit P.L.G. 1951. Les genres *Oneilella* Cam. et *Osprynchotus* Spin. (Hym. Ichneum.) au Congo belge // *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, **44**: 313–320.
- Carlson R. W. 1979. Family Ichneumonidae // *Catalogue of Hymenoptera in America north of Mexico. Symphyta and Apocrita (Parasitica)*. Washington, **1**: 315–740.
- Casiraghi M., Andrietti F., Bonasoro F., Martinoli A. 2001. A note on host detection by *Buathra tarsoleuca* (Schrank) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasite of *Ammophila sabulosa* (L.) and *Podalonia affinis* (Kirby) (Hymenoptera: Sphecidae) // *Journal of Insect Behavior*, **14**(3): 299–312.
- Danks H. V. 1970. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, **122**: 323–399.
- Donovan B. J. 1991. Life cycle of *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of some vespid wasps // *New Zealand Journal of Zoology*, **18**(2): 181–192.
- Donovan B. J. 2002. Description of *Sphecophaga orientalis* sp. n. (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae), a potential parasitoid of *Vespula* spp. (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) in New Zealand // *New Zealand Entomologist*, **25**: 3–15.
- Donovan B.J., Moller H., Plunkett G.M., Read P.E.C., Tilley J.A.V. 1989. Release and recovery of the introduced wasp parasitoid, *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in New Zealand // *New Zealand Journal of Zoology*, **16**(3): 355–364.
- Else G. R. 1995. The distribution and habits of the small carpenter bee *Ceratina cyanea* (Kirby, 1802) (Hymenoptera: Apidae) in Britain // *British Journal of Entomology and Natural History*, **8**(1): 1–6.
- Enslin E. 1922. Zur Biologie des *Solenius rubicola* Duf. et Perr. (*larvatus* Wesm.) und seiner Parasiten // *Konowia*, **1**: 1–15.
- Enslin E. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Hymenoptera IV. 7. Die Rubusbewohnenden Osmien Deutschlands // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **1925**: 177–210.
- Field R.P., Darby S.M. 1991. Host specificity of the parasitoid, *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a potential biological control agent of the social wasps, *Vespula germanica* (Fabricius) and *V. vulgaris* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) in Australia // *New Zealand Journal of Zoology*, **18**(2): 193–197.
- Frilli F. 1965. Studi sugli Imenotteri Iceunonidi 3. II *Latibulus argiolus* (Rossi) parassita delli larve di *Polistes* spp. // *Entomologica*, **2**: 21–53.
- Gaul A.T. 1940. A note on the biology of *Polistiphaga arvalis* Cresson (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Canadian Entomologist*, **72**: 240–242.
- Habermehl H. 1921. Gezogene parasitische Hymenopteren aus Bayern // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, **1921**: 81–83.
- Hodges A.C.; Hodges G.S., Espelie K.E. 2003. Parasitoids and parasites of *Polistes metricus* Say (Hymenoptera: Vespidae) in northeast Georgia // *Annals of the Entomological Society of America*, **96**(1): 61–64.
- Horstmann K. (1986) 1987. Revision der westpaläarktischen Arten der Gattung *Latibulus* Gistel (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, **38**: 110–120.
- Horstmann K. 2008. Revision der europäischen Arten von *Ephialtes* Gravenhorst, 1829, mit Bemerkungen zu weiteren holarktischen Arten (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) // *Entomofauna*, **29**(9): 145–168.
- Ito Y., Yamane S., Spradbery J.P. 1988. Population consequences of hug nesting aggregations of *Ropalidia plebeiana* (Hymenoptera: Vespidae) // *Researches on Population Ecology*, **30**(2): 279–296.
- Iwata K. 1976. Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. New Delhi: Amerind Press. 535 p.

- Kanai N., Yamane S., Kusigemati K. 2001. A new record of parasitism by an ichneumonid wasp, *Latibulus nigrinotum* on two *Polistes* species (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Bulletin of Ibaraki Nature Museum*, **4**: 97–100.
- Kasparyan D., Ruiz Cancino E. 2008. Cryptini de Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae). Parte II. Serie Avispas parasíticas de plagas y otros insectos. Cd.Victoria: UAT. 373 p.
- Konishi K., Sayama K., Choi J.Y. 1997. Intraspecific color variation in *Sphecophaga vesparum* (Curtis) and subspecific status of the Far Eastern population (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Japanese Journal of Entomology*, **65**(3): 536–540.
- Lith J.P. van. 1974. Notes on Palaearctic Psenini. V–VIII (Hymenoptera, Sphecidae) // *Entomologische Berichten*, **34**(11): 180–183.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera, Vespidae) // *Kontyu*, **51**: 426–434.
- Momoi S. 1966. Descriptions of seven new species and a new genus of Mesostenini from Japan (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Kontyu*, **34**(2): 158–167.
- Porter C.C. 1967. A revision of the south American species of *Trachysphyrus* // *Memoirs of the American Entomological Institute*, **10**: 1–368.
- Sayama K., Konishi K. 1996. Biological notes on *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Japan // *Japanese Journal of Entomology*, **64**: 889–890.
- Schwarz M. 2007. Revision der westpaläarktischen Arten der Gattung *Hoplocryptus* Thomson (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Linzer biologische Beiträge*, **39**(2): 1161–1219.
- Schwarz M., Shaw M.R. 1998. Western Palaearctic Cryptinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) in the National Museums of Scotland, with nomenclatural changes, taxonomic notes, rearing records and special reference to the British check list. Part 1. Tribe Cryptini // *Entomologist's Gazette*, **49**: 101–127.
- Shaw M.R. 2006 Notes on British Pimplinae and Poemeniinae (Hymenoptera, Ichneumonidae), with additions to the British list // *Journal of Natural History*, **19**: 217–238.
- Starke H. 1956. Ichneumonidenfauna der sächsischen Oberlausitz // *Natura Lusatica (Bautzen)*, **3**: 17–92.
- Tepedino V.J., Parker F.D. 1984. Nest selection mortality and sex ratio in *Hoplitis fulgida* (Hymenoptera: Megachilidae) // *Journal of the Kansas Entomological Society*, **57**(2): 181–189.
- Townes H.K., Townes M. 1962. Ichneumon-flies of American north of Mexico: 3 Subfamily Gelinae, Tribe Mesostenini // *Bulletin of the United States National Museum*, **216**(3): 1–602.
- Viereck H.L. 1904. A new Cryptine from the nest of *Ceratina dupla* // *Entomological News*, **15**: 333–335.
- Yu D.S., Horstmann, K. 1997. A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera) // *Memoirs of American Entomological Institute*, **58**(1–2): 1–1558.
- Yu D.S., van Achterberg C., Horstmann K. 2005. World Ichneumonoidea 2004. Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. CD/DVD. Taxapad, Vancouver, Canada. www.taxapad.com

Структурно-функциональная организация гнездового поведения *Megachile circumcincta* (Kirby) (Hymenoptera, Apoidea: Megachilidae)

Л.И. Кобзарь

Structural-functioning organization of nesting behavior of *Megachile circumcincta* (Kirby) (Hymenoptera, Apoidea: Megachilidae)

L.I. Kobzar

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАНУ, ул. Богдана Хмельницкого, 15, Киев 01601, Украина.

I.I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, B. Khmelnytskogo street, 15, Kyiv 01601, Ukraine. E-mail: lina_kobzar@mail.ru

Резюме. Гнездовое поведение *Megachile circumcincta* (Kirby) организовано иерархически. Выделены его соподчиненные уровни: а) комплексы элементарных двигательных актов; б) элементарные циклы; в) типы гнездовой активности; г) стадии гнездового поведения; д) комплекс гнездовых работ. По типу организации указанные поведенческие цепи разделены на системы, состоящие из многократных повторов сходных единиц, и системы, включающие различные единицы, выполняемые в определенном порядке. Показано, что повторы однородных элементов являются характерной чертой гнездового поведения *M. circumcincta*. На основе полученных данных выдвинуто предположение об иерархической организации механизмов гнездового поведения.

Ключевые слова. Поведенческие последовательности, гнездовое поведение пчел, иерархическая организация, Apoidea, Megachilidae, *Megachile circumcincta*.

Abstract. The nesting behavior of *Megachile circumcincta* (Kirby) is organized hierarchically. The levels of such organization beginning from the most basic identifiable being: a) complexes of elementary motional acts (CEMA); b) elementary cycles of CEMA; c) patterns of nesting activities; d) stages of nesting behavior; e) complex of nesting activities. These units of organization usually compose either series of repeated similar items, or systems of different items arranged in specific order. It is shown that repeats of similar units are characteristic of nesting behavior of *M. circumcincta*. These data support our hypotheses of hierarchical organization of mechanisms of nesting behavior.

Key words. Behavioral patterns, nesting behavior of bees, hierarchical organization, Apoidea, Megachilidae, *Megachile circumcincta*.

Введение

Гнездовое поведение пчел – сложный комплекс движений и действий, направленных на заботу о потомстве. Изучение структуры и организации гнездового поведения позволяет выявить средства достижения его важнейших функций, особенности его физиологических механизмов. Созданные модели организации поведения могут использоваться для создания роботов, работаю-

щих в нестандартных условиях (Непомнящих, 2005). Изменения гнездового поведения сопровождаются освоением пчелами новых местообитаний, переходом от одиночного образа жизни к эусоциальному. Поэтому его исследование позволяет выявить закономерности эволюции пчел.

Описания гнездового поведения одиночных пчел нередко встречаются в литературе, однако они разрозненные и бессистемные. Структура и организация поведенческих цепей не служат предметом детального исследования (Klostermeyer, Gerber, 1969; Phillips, Klostermeyer, 1978; Романьков, Романькова, 1998; Лопатин, 2002). Целью нашей работы было создание классификации актов гнездового поведения одиночной пчелы и комплексного описания его организации для последующих межвидовых сравнений и выявления свойств физиологических механизмов поведения.

Материал и методика

Объектом исследований являлась *Megachile circumcincta* (Kirby), гнездовое поведение которой включает большое количество стадий, т. к. она строит полнокомпонентные ячейки. *M. circumcincta* относительно слабо изучена, имеются лишь отрывочные сведения по ее биологии (Осичнюк, 1967; Песенко, 1971; Ромасенко, 1987). В отличие от большинства видов подсемейства Megachilinae, поселяющихся в готовых полостях (Радченко, Песенко, 1994), *M. circumcincta* самостоятельно выкапывает гнездовой ход в почве. Именно поэтому изучение ее поведения особенно интересно. Наблюдения за *M. circumcincta* (205 часов) проводились в г. Киеве на базе «Теремки» Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, в мае-июне 2003–2005 гг. Наблюдатель находился на расстоянии менее 1 м от входов в гнезда, поэтому сбор и укладка некоторых грузов не были изучены; для их анализа использованы литературные данные по другим мегахилидам.

Гнездовое поведение одиночных пчел состоит из нескольких стадий, включающих комплексы доставки грузов (Klostermeyer, Gerber, 1969; Phillips, Klostermeyer, 1978), т.е. содержит подчиненные единицы. Поэтому для его анализа применялся комбинаторно-иерархический принцип (Панов, 2009). Выделены уровни организации поведения, единицы которых отличаются структурной сложностью. Совокупность элементов каждого уровня разделена на классы с применением структурного критерия. Последовательности каждого нового уровня получены путем комбинирования элементов предыдущего. Наименьшей единицей классификации является элементарный двигательный акт (ЭДА) – однократное изменение положения части тела в пространстве (Панов, 2009). Однако создать достаточно полную классификацию ЭДА не удалось из-за небольших

Таблица 1. Количество изученных поведенческих последовательностей.

Элементарные циклы								Стадии гнездового поведения				
Посещение гнезда	Перенос почвы наружу	Перенос почвы внутрь	Перенос соринки наружу	Перенос соринки внутрь	Доставка кусочков листьев для стенок ячеек	Доставка кусочков листьев для крышки ячейки	Доставка порции провизии	Строительство гнездового хода	Строительство стенок ячейки из листьев	Провизирование ячейки	Строительство крышки ячейки из листьев	Засыпание гнезда
66	Около 3000*	Более 800*	17	3	504	222	182	22	29	28	22	14

Примечание. * – точное количество циклов переноса почвы подсчитать не удалось из-за их кратковременности. Учитывались только циклы с необычной структурой.

размеров пчелы. Поэтому описание организации гнездового поведения начинается с уровня комплексов ЭДА. Был проанализирован 31 комплекс гнездовых работ, количество изученных стадий и элементарных циклов (ЭЦ) приведено в табл. 1.

Результаты

Выделены 5 уровней организации гнездового поведения *M. circumcincta*: комплексы ЭДА, элементарные циклы, типы гнездовой активности, стадии гнездового поведения, комплекс гнездовых работ. Оказалось, что поведенческие акты могут быть структурными элементами единиц вышестоящего уровня или же встречаться автономно. Основные элементы являются обязательным компонентом определенных комплексов вышестоящего уровня либо встречаются в них наиболее часто. Дополнительные элементы встраиваются в комплексы вышестоящего уровня реже, чем основные.

Комплексы ЭДА – это цепи элементарных двигательных актов (Панов, 2009), совершаемых одновременно или в быстрой последовательности. Примерами комплексов ЭДА являются типы локомоции (полет, ходьба), движения сбора и укладки груза, например, вырезание кусочка листа (Песенко, 1982), сбор почвы. Большинство комплексов включают повторы однородных структурных единиц, например, взмахи крыльев при полете, перемещения ног при ходьбе, грызущие движения мандибул при сборе почвы. Кроме того, некоторые органы могут находиться в особом статичном положении при переносе грузов. Кусочки листьев, например, удерживаются в полете мандибулами и ногами.

Элементарные циклы (ЭЦ) включают различные комплексы ЭДА, выполняемые в определенном порядке. Циклы обеспечивают доставку грузов, например, порций провизии при провиантровании ячейки (Klostermeyer, Gerber, 1969; Песенко, 1982). Сбор груза обычно происходит снаружи гнезда, а его укладка – внутри. С применением структурного критерия выделены 8 типов ЭЦ (табл. 1). Большинство из них включают 3 функциональных блока: 1) перемещения в пространстве; 2) сбор груза; 3) укладка груза. Блоки включают 1–2 типа движений и повторяются в одинаковом порядке в разных типах ЭЦ (рис. 1). Комплексы ЭДА, одинаково расположенные в разных циклах, часто имеют сходное строение. Так, блок перемещения в пространстве во всех ЭЦ включает ходьбу и полет. Похожи по структуре также выделенные типы переноса грузов, поскольку все они являются модификациями полета или ходьбы.

ЭЦ различаются по степени структурной сложности (рис. 3), т.е. по числу основных элементов. Наиболее простые ЭЦ посещения гнезда включают всего 2 основных элемента: ходьбу и полет. Движения сбора и укладки в этом случае отсутствуют. Пчела входит в гнездо без видимого груза, затем выходит и улетает. Посещения гнезда наблюдаются, например, во время поиска места для гнезда (осмотр ямок). ЭЦ переноса почвы в качестве основных элементов включают сбор почвы, ходьбу с почвой, ходьбу; укладка груза отсутствует. Почва, которую пчела удерживает под грудью, рассыпается сама по мере ходьбы. Остальные ЭЦ (табл. 1) содержат все 3 функциональных блока. Циклы доставки порции провизии включают 2 типа движений сбора и укладки грузов (Песенко, 1982).

В качестве дополнительных элементов в ЭЦ могут присутствовать ориентировочный и поисковый полеты и разворот. Указанные типы полетов появляются после выхода пчелы из гнезда. Ориентировочный полет с грузом может наблюдаться перед посадкой пчелы, доставившей груз к гнезду. При появлении разворота внутри гнезда пчела выходит из входа головой вперед. Во всех типах ЭЦ дополнительные элементы появляются в сходных местах (рис. 1).

Выделенные с применением структурного критерия классы ЭЦ не всегда дискретны. Сбор почвы, например, может появляться после укладки груза внутри гнезда; при этом ходьба наружу брюшком вперед заменяется ходьбой с почвой. На рис. 1 показано, каким образом цикл переноса почвы может стать компонентом циклов доставки кусочков листьев, доставки порции провизии. На стадии строительства хода и засыпания гнезда перенос почвы наблюдается отдельно.

Учитывая сходство в структурно-функциональной организации и отсутствие дискретности, можно предположить, что все типы ЭЦ – результат «срабатывания» одной и той же системы физиологических механизмов.

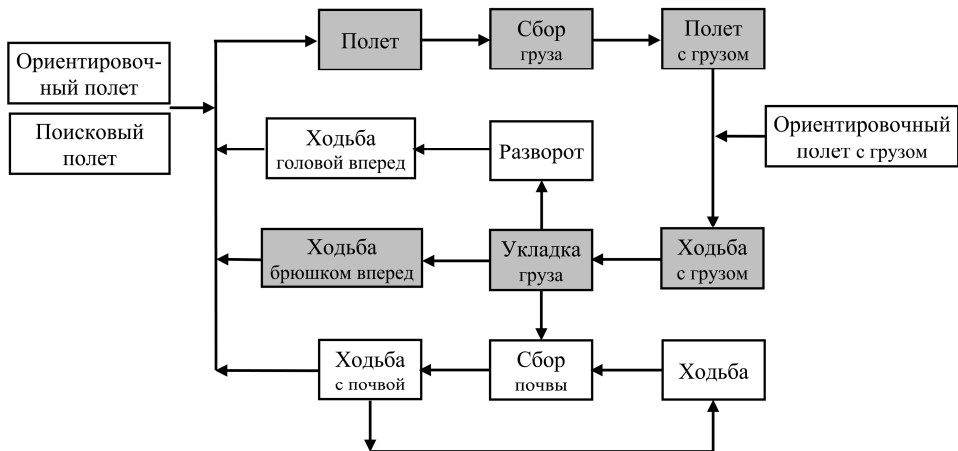


Рис. 1. Структурно-функциональная организация элементарного цикла (упрощенная схема; серыми прямоугольниками показаны основные элементы, белыми – дополнительные).

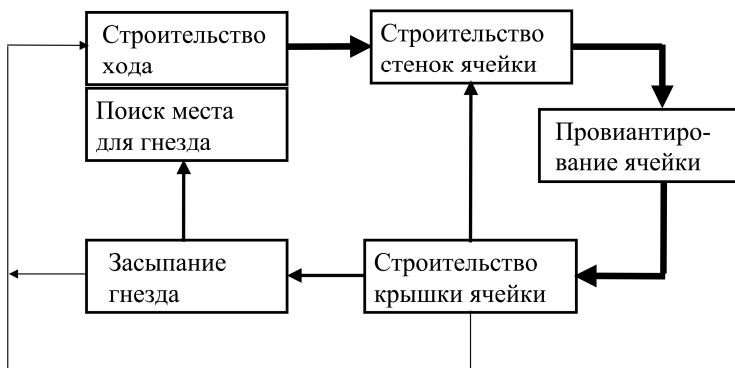


Рис. 2. Схема строения комплекса гнездовых работ (толщина стрелок отражает частоту соответствующих переходов между стадиями).

В стадиях гнездового поведения однородные ЭЦ образуют серии (типы гнездовой активности), содержащие разное количество циклов. Серии циклов с различной структурой могут чередоваться в стадиях гнездового поведения: 55.7 % стадий включают один тип гнездовых работ, 38.6 % – два разных типа, 5.7 % – три типа ($n = 70$). Между типами гнездовых работ могут наблюдаться автономные элементы как первого, так и второго уровней организации (табл. 2). Это отдельные комплексы ЭДА, например, поисковый полет, ЭЦ переноса почвы и посещения гнезда и т. п. Автономные элементы чередуются менее упорядоченно, чем элементы, входящие в ЭЦ и типы активности. Поэтому стадии строительства хода и засыпания гнезда, содержащие большое количество автономных элементов, имеют менее стереотипное строение, чем другие стадии гнездового поведения. В табл. 2 показано, что в середине комплекса гнездовых работ стереотипность поведения увеличивается.

Автономные элементы стадии постройки гнездового хода являются компонентами поиска места для гнезда. Он включает поисковые полеты низко над землей, ЭЦ посещения гнезда – осмотр ямок без выталкивания почвы. Затем посещения гнезда как бы наполняются функциональными элементами – появляются движения сбора и переноса грузов, движения укладки. Смена типов этих движений приводит к смене стадий в комплексе гнездовых работ. После засыпания гнезда вновь появляются автономные комплексы ЭДА, и пчела снова переходит к поисковому поведению.

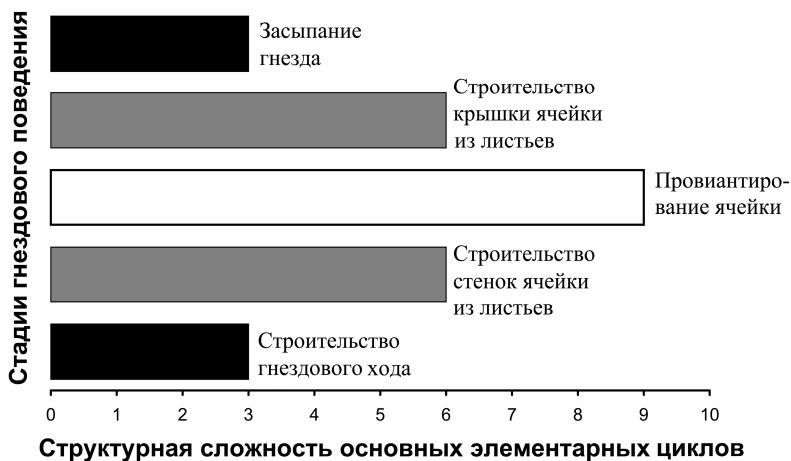


Рис. 3. Строение комплекса гнездовых работ (стадии, основные элементы которых имеют сходную структуру, обозначены одним цветом).

Комплекс гнездовых работ состоит из различных по структуре стадий гнездового поведения (рис. 2). Количество ячеек в гнезде может быть от 1 до 5, но почти половина гнезд содержат 1 ячейку и 1 ход (47.3 % из 19), причем после ее постройки происходит засыпание гнезда. Некоторые гнезда включают 2 хода (23.8 % из 21), причем выкапывание нового хода происходит после строительства крышки ячейки из листьев. При этом в начале стадии строительства хода могут наблюдаться циклы переноса почвы внутрь гнезда, характерные для засыпания.

Таблица 2. Структурные элементы стадий гнездового поведения.

Название стадии	Основные элементы (элементарные циклы)	Дополнительные элементы					Наиболее характерные комплексы ЭДА
		Элементарные циклы					
		Посещение гнезда	Перенос почвы наружу	Перенос почвы внутрь	Перенос соринки наружу	Перенос соринки внутрь	
Строительство гнездового хода	Перенос почвы наружу	+	-	+	+	-	Поисковый полет, ходьба, сбор почвы
Строительство стенок ячейки из листьев	Доставка кусочков листьев для стенок ячеек	+	+	-	+	-	-
Провиантирование ячейки	Доставка порции провизии	+	+	-	-	-	-
Строительство крышки ячейки из листьев	Доставка кусочков листьев для крышки ячейки	+	+	-	-	-	-
Засыпание гнезда	Перенос почвы внутрь	+	+	-	-	+	Сбор почвы, поворот, ходьба, полет.

Строение комплекса гнездовых работ рассмотрим на примере гнезда, включающего 1 ячейку. На рис. 3 показано изменение сложности основных элементов стадий в ходе комплекса гнездовых работ. ЭЦ с одинаковой сложностью характеризуются сходной структурой, а стадии с похожими по строению основными элементами могут «смешиваться». Так, 33.3 % стадий строительства хода ($n = 12$) включали циклы переноса почвы внутрь гнезда, характерные для засыпания. В одной из 14 стадий засыпания (7.1 %) наблюдались циклы переноса почвы наружу (табл. 2). «Смешивание» стадий строительства стенок ячейки и строительства крышки ячейки связано с отсутствием дискретности движений сбора груза. Крышка ячейки строится из мелких округлых кусочков, а стенки – из крупных продолговатых, однако в стенках ячейки присутствуют и мелкие кусочки листьев. Они вырезались пчелами в 9.9 % случаев ($n = 504$).

Таким образом, комплекс гнездовых работ имеет симметричное строение. По обе стороны от провиантирования ячейки находятся стадии со сходной структурой и одинаковой степенью сложности основных элементов. Стереотипность гнездового поведения также снижается в направлении стадии провиантирования.

Обсуждение и заключение

Гнездовое поведение *M. circumcincta* представляет собой систему, включающую дискретные единицы различной сложности. Оно характеризуется упорядоченностью связей элементов по вертикали, т.е. иерархической организацией. Менее сложные единицы входят в состав более сложных, присутствуют также автономные элементы. Нами выделено 2 типа организации поведенческих цепей: 1) системы, состоящие из многократных повторов элементов со сходными функциями (сходным строением); 2) системы, включающие элементы с различными функциями (различным строением), выполняемые в строго определенном порядке.

С точки зрения функции комплексы ЭДА и стадии гнездового поведения относятся к системам 1-го типа ЭЦ, комплекс гнездовых работ – системам 2-го. В системах 1-го типа функции subsystemов повторяют функцию системы, причем многократные повторы элементов приводят к усилению воздействия на среду. В системах 2-го типа выполнение функции системы обеспечивается цепочкой subsystemов с другими функциями более низкого иерархического уровня. В комплексе гнездовых работ наблюдается чередование указанных типов систем.

С точки зрения структуры только ЭЦ являются системами с циклической организацией. Типы гнездовой активности, стадии и комплекс гнездовых работ включают повторы сходных по строению ЭЦ, предположительно имеющих общие физиологические механизмы. Смена стадий в комплексе гнездовых работ достигается изменениями строения движений сбора и укладки груза в ЭЦ.

Таким образом, гнездовому поведению *M. circumcincta* свойственны повторы однородных элементов и цикличность. Они являются характерной чертой структурно-функциональной организации биологических систем (в частности, поведения животных). Повторы элементов – это наиболее простой способ усложнения структуры системы (Непомнящих, Подгорный, 1994; Бурковский, 2006). Так, в гнездовом поведении чередование subsystemов с различными функциями (стадий) достигается путем небольших изменений строения сходных единиц (ЭЦ). Это обеспечивает определенную «экономю» на уровне поведенческих механизмов.

Гнездовое поведение организовано иерархически как в структурном, так и в функциональном отношении. Мы предполагаем, что его физиологическим механизмам также свойственна иерархическая организация. Они обеспечивают генерацию следующих соподчиненных ритмов: 1) ритмы повторов однородных движений в комплексах ЭДА; 2) ритм упорядоченной смены различных комплексов ЭДА в ЭЦ (обеспечивающий повторы ЭЦ в комплексе гнездовых работ); 3) наиболее медленный ритм смены типов движений сбора и укладки груза (обеспечивающий чередование стадий).

Смена движений сбора и укладки в ЭЦ может достигаться последовательным «включением» 3 различных физиологических факторов, обеспечивающих появление: 1) сбора почвы на протяжении всего комплекса гнездовых работ, 2) сбора и укладки кусочков листьев на стадиях строительства стенок и крышки ячейки; 3) сбора и укладки пыльцы и нектара на стадии провиантирования ячейки (табл. 2).

Смена движений сбора и укладки может также обеспечиваться количественными изменениями одного физиологического фактора. В пользу этой гипотезы свидетельствует симметричное строение комплекса гнездовых работ (рис. 3). Сила воздействия указанного фактора постепенно растет до стадии провиантирования ячейки, вызывая появление все более сложных по строению ЭЦ и снижение стереотипности; после откладки яйца сила воздействия снижается. Для стадий, которые могут «смешиваться», характерны сходные значения указанного фактора. Единицы с низкими порогами «включения» (например, ЭЦ переноса почвы наружу), присутствуют на всех стадиях (табл. 2).

Таким образом, упорядоченность в организации гнездового поведения проявляется в чередовании систем циклического типа и систем, включающих повторы. Функциональная организация гнездового поведения не тождественна структурной. Некоторые системы, включающие повторы сходных по строению единиц, являются циклическими в функциональном смысле. Указанный принцип организации поведенческих систем может иметь общее значение.

Благодарности

Автор глубоко признателен академику НАН Украины В.Г. Радченко за помощь при сборе материала и ценные консультации, а также Н.С. Атамась за обсуждение результатов.

Литература

- Бурковский И. В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: КМК. 285 с.
- Лопатин А. В. 2002. Гнездование пчелы *Seladonia subaurata* (Rossi) (Hymenoptera, Halictidae) в восточно-европейской лесостепи // *Энтомологическое обозрение*, **81**(2): 298–311.
- Непомнящих В. А. 2005. Аниматы и проверка этологических концепций // *Зоологический журнал*, **84**(1): 16–22.
- Непомнящих В. А., Подгорный К. А. 1994. Изучение причин изменчивости инстинктивного поведения // *Журнал общей биологии*, **55**(4–5): 613–622.
- Осичнюк А. З. 1967. Пчелиные (Hymenoptera, Apoidea) Украинских Карпат и Закарпатья. II. Семейства Melittidae и Megachilidae // *Вестник зоологии*, **2**: 64–71.
- Панов Е. Н. 2009. Механизмы коммуникации у птиц. М.: «Либроком». 304 с.
- Песенко Ю. А. 1971. Материалы по фауне и экологии пчелиных (Hymenoptera, Apoidea) степей Нижнего Дона. I. Семейство Megachilidae // *Энтомологическое обозрение*, **50**(1): 66–78.
- Песенко Ю. А. 1982. Люцерновая пчела-листорез *Megachile rotundata* и ее разведение для опыления люцерны. Л.: Наука. 136 с.
- Радченко В. Г., Песенко Ю. А. 1994. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) СПб: ЗИН РАН. 350с.
- Романьков А. В., Романькова Т. Г. 1998. О гнездовании пчелиных рода *Medachile* (Hymenoptera, Megachilidae) на юге Приморского края России. Сообщение 2 // *Вестник зоологии*, **32**(5–6): 73–82
- Ромасенко Л. П. 1987. Строение гнезд некоторых видов пчелиных рода *Megachile* Latr. (Apoidea, Megachilidae) // *Фауна и биоценологические связи насекомых Украины*. Киев: 69–75.
- Klostermeyer E. C., Gerber Henry S. 1969. Nesting behavior of *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae). Monitored with an event recorder // *Annals of the Entomological Society of America*, **62**(6): 1321–1325.
- Phillips J. K., Klostermeyer E. C. 1978. Nesting behavior of *Osmia lignaria propingua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae) // *Journal of the Kansas Entomological Society*, **51**(1): 91–108.

Спектр кормовых растений шмелей *Bombus Latreille* и *Psithyrus Lepeletier* (Hymenoptera: Apidae) на территории Вологодской области

Н.С. Колесова

The range forage of bumblebees *Bombus Latreille* и *Psithyrus Lepeletier* (Hymenoptera: Apidae) in the territory of Vologda Region

N.S. Kolesova

Вологодский государственный педагогический университет, пр. Победы, 37, Вологда 160035, Россия.

Vologda State Pedagogical University, Prospekt Pobedy, 37, Vologda 160035, Russia. E-mail: nbalukova@yandex.ru

Резюме. На территории Вологодской области выявлено 124 вида растений из 37 семейств, посещаемых шмелями. Наиболее посещаемым является сем. Asteraceae, а максимальный спектр посетителей характерен для *Centaurea pseudophrygia* (Asteraceae) и *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). Выявлена приуроченность некоторых видов шмелей к определенным видам растений. Отмечено, что видовой состав и обилие кормовых растений в сообществах является одним из факторов, влияющих на население шмелей.

Ключевые слова. Трофические связи, *Bombus*, предпочитаемые растения, Вологодская область.

Abstract. On the Vologda Region 124 species of entomophilous plants of 37 families visited by s were registered. The family most frequently visited by bumblebees is Asteraceae. *Centaurea pseudophrygia* (Asteraceae) and *Knautia arvensis* (Dipsacaceae) are maximam frequently visited species of plants. The preference of some species of bumblebees to certain species of plants is revealed. The composition species and an abundance of entomophilous plants in communities is one of factors which influenced on the population of bumblebees.

Key words. Trophical links, *Bombus*, preferred plants, Vologda Region.

Введение

Шмели играют важную роль в наземных экосистемах, коэволюционно связаны с цветковыми растениями, осуществляя опыление многих видов (Скорилов, 1922; Фебри, Пейл, 1982; Благовещенская, 1993; Песенко, 1995). В таежных экосистемах шмели составляют основу населения Ароidea (Панфилов, 1968). Вологодская область расположена на севере Восточно-Европейской равнины, в ее таежной зоне в средней и южной подзонах. В области насчитывается 1706 видов сосудистых растений, относящихся к 137 семействам (Левашов, 2007); из них не менее 36 % (614 видов) составляют энтомофильные. Высокое видовое богатство сосудистых растений на территории области обуславливает актуальность изучения трофических связей шмелей.

Целью исследования было выявить спектр кормовых растений шмелей и оценить влияние обилия кормовых растений в сообществах на население шмелей.

Материал и методика

Изучение трофических связей проводилось в 2001–2010 гг. Зафиксировано 4585 посещений шмелями 124 видов растений. В различных местообитаниях проводились наблюдения за посещениями шмелей всех цветущих растений в течение всего вегетационного периода, а также систематические сборы путем индивидуального вылова и количественных учетов на площадках (100 м²) за единицу времени (1 час). Для определения основных кормовых растений, посещаемых регулярно и часто, проведен анализ на основе четырехбальной шкалы (Ефремова, 1991): единично – 1–2 раза, редко – 3–10, часто – 11–70, регулярно – постоянно в течение всего вегетационного периода. Приуроченность шмелей к растениям выявляли на основании количественных учетов с использованием показателя степени относительной приуроченности (F_{ij}) (Песенко, 1982):

$$F_{ij} = (n_{ij}N - n_iN_j) / (n_{ij}N + n_iN_j - 2n_{ij}N_j); -1 < F_{ij} < +1$$

где n_{ij} – число особей i -го вида в j -й выборке объемом N_j ; n_i – число его особей во всех сборах объемом N .

Для основных кормовых растений (31 вид) рассчитан средний индекс привлекательности для редких видов шмелей (Пестов, 2007):

$$I = (n1 * 1 + n2 * 2 + n3 * 3 + n4 * 4) / N$$

где $n1$, $n2$, $n3$ и $n4$ – число видов соответствующей группы обилия ($n1$ – массовый вид, $n2$ – обычный вид, $n3$ – немногочисленный вид, $n4$ – редкий вид), N – общее число видов шмелей, посещающих данное растение. Растительные сообщества описывались непосредственно в полевых условиях, при этом составлялись по возможности полные списки видов с указанием их обилия по шкале Друде (Нешатаев, 2001). Ряд сложных в определении видов растений гербаризировался, их идентификация проходила в лабораторных условиях под руководством доцента кафедры ботаники ВГПУ В.И. Антоновой. Номенклатура сосудистых растений приводится согласно сводке Цвелева (2000).

Результаты и обсуждение

На территории Вологодской области зарегистрированы 34 вида шмелей рода *Bombus* Latreille и *Psithyrus* Lepeletier, 32 из которых отмечены в настоящее время. Среди них для 31 вида шмелей были установлены посещаемые растения из 37 семейств. Из 124 видов посещаемых растений 79 относятся к дикорастущим и 45 – к культурным.

В результате исследований выявлено, что наиболее посещаемым является сем. Asteraceae, на 26 видах которого отмечено 28 видов шмелей (табл. 1). Причиной наибольшей посещаемости астровых является то, что по числу видов это самое многочисленное семейство в области. Кроме того, астровые имеют трубчатые цветки, доступные многим видам шмелей. Также привлекательными для шмелей семействами являются Fabaceae (14 видов растений) и Dipsacaceae (2), посещаемые 25 видами шмелей, Onagraceae – 2 (20), Scrophulariaceae – 5 (19), Rosaceae – 13 (18) и Lamiaceae – 12 (17).

Причиной высокой посещаемости шмелями семейств Fabaceae, Lamiaceae и Scrophulariaceae является специализированное строение их цветков, которые практически недоступны для других насекомых – эти семейства образуют мелиттофильный комплекс растений (Скориков, 1922; Длусский и др., 2002). Из Onagraceae для шмелей наиболее привлекателен *Chamaenerion angustifolium*, относящийся к субкомплексу неспециализированных мелиттофильных растений, среди опылителей которых довольно высока доля шмелей – до 17.5 (53 %) (Длусский и др., 2002). Растения семейства Rosaceae имеют плоские цветки, но часто посещаются шмелями и особенно короткохоботковыми видами. Причина этого заключается в дисковидных нектарниках розцветных, выделяющих большое количество нектара, привлекающего насекомых. В целом, на долю 7 семейств (Asteraceae, Fabaceae, Dipsacaceae, Onagraceae, Rosaceae, Lamiaceae и Scrophulariaceae) приходится около 85 % от общего числа выявленных видов растений, посещаемых шмелями.

Выяснено, что среди 31 вида основных кормовых растений шмелей большинство относится к Asteraceae (34 %) и Fabaceae (28 %), а 11 % – к Scrophulariaceae, что составляет в целом 73 % кормовых растений (рис. 1А).

Таблица 1. Трофические связи шмелей с семействами цветковых растений.

Семейства растений	Число видов растений, посещаемых шмелями	Число видов шмелей	Семейства растений	Число видов растений, посещаемых шмелями	Число видов шмелей
Asteraceae (104)*	26	28	Vacciniaceae (5)	2	4
Poaceae (102)	–	–	Nymphaeaceae (5)	1	1
Cyperaceae (64)	–	–	Ericaceae (5)	1	6
Caryophyllaceae (55)	2	2	Malvaceae (4)	1	1
Rosaceae (55)	13	18	Grossulariaceae (4)	2	3
Fabaceae (49)	14	25	Solanaceae (4)	1	1
Brassicaceae (46)	1	1	Crassulaceae (4)	1	4
Ranunculaceae (42)	3	7	Alliaceae (3)	2	3
Scrophulariaceae (37)	5	19	Plantaginaceae (3)	1	2
Lamiaceae (31)	12	17	Papaveraceae (3)	2	2
Apiaceae (27)	4	6	Iridaceae (3)	1	2
Polygonaceae (26)	1	1	Balsaminaceae (3)	2	6
Salicaceae (24)	3	6	Dipsacaceae (2)	2	25
Boraginaceae (17)	2	7	Valerianaceae (2)	1	6
Onagraceae (15)	2	20	Hypericaceae (2)	1	13
Violaceae (11)	2	5	Lobeliaceae (2)	1	1
Campanulaceae (10)	2	2	Cucurbitaceae (2)	2	1
Asparagaceae (7)	2	2	Tropaeolaceae (1)	1	3
Geraniaceae (6)	1	5	Polemoniaceae (1)	1	8
Caprifoliaceae (6)	2	5			

Примечание: * – число видов растений в региональной флоре (Орлова, 1993; Цвелев, 2000).

При анализе частоты посещений растений установлено, что из 124 видов растений 31 посещается регулярно и часто. Данные виды (Ефремова, 1991) являются основными кормовыми растениями, в опылении которых шмели играют ведущую роль (табл. 2).

Среди кормовых растений к наиболее посещаемым шмелями относится 8 видов: *Centaurea pseudophrygia*, *Knautia arvensis*, *Vicia cracca*, *Trifolium pratense*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium arvense*, *Carduus crispus* и *Rhinanthus minor* (табл. 3). Необходимо отметить, что данные виды наиболее привлекательны для всех групп обилия шмелей, включая редкие виды.

Из них наиболее привлекательны и имеют максимальный спектр посетителей-шмелей (по 25 видов) – *Knautia arvensis* (Dipsacaceae) и *Centaurea pseudophrygia* (Asteraceae). Для данных растений характерны трубчатые цветки розово-фиолетовой и фиолетовой окраски. Кроме того они широко распространены в области, произрастают в различных местообитаниях шмелей (на лугах, лесных полянах и опушках) и являются хорошими нектароносцами. Интересно отметить, что данные растения наиболее привлекательны для всех видов шмелей, о чем также могут свидетельствовать максимальные значения индекса привлекательности для редких видов (2.88).

Анализ цветовой гаммы венчиков основных кормовых растений показал, что среди них преобладают растения с окраской венчика от розового до фиолетового участков спектра, которые составляют 77 % (23 вида), желтую окраску имеет 20 % (6 видов) и 3 % (1 вид) – белую (рис. 1Б).

Это связано с трихроматической системой цветового зрения шмелей, которые имеют 3 типа светоприемников, воспринимающих ультрафиолетовое, сине-фиолетовое и желтое излучения (Мазохин-Поршняков, 1969). Также интересно отметить, что для сложноцветных (преобладающих в области среди энтомофильных) растений прослеживается дифференциация видов по цвету корзинок в соответствии с длиной трубки венчика цветка. У видов с пурпурно-фиолетовыми корзинами трубки венчиков длинные, а среди их опылителей преобладают длиннохоботные насекомые и преимущественно шмели (Длусский и др., 2002, 2004).

Таблица 2. Основные кормовые растения шмелей региональной фауны.

№ п/п	Семейство растений	Виды растений	Число видов шмелей	Виды шмелей, посещающие растения часто и регулярно
1.	Asteraceae	<i>Centaurea pseudophrygia</i>	25	<i>B. hortorum</i> (L.), <i>B. hypnorum</i> (L.), <i>B. lucorum</i> (L.), <i>B. pascuorum</i> (Scopoli), <i>B. pratorum</i> (L.), <i>B. schrencki</i> F. Mor., <i>B. terrestris</i> (L.), <i>Ps. bohemicus</i> Seidl
2.		<i>Cirsium arvense</i>	16	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lapidarius</i> (L.), <i>B. lucorum</i> , <i>B. pratorum</i>
3.		<i>Carduus crispus</i>	15	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i>
4.		<i>Cirsium oleraceum</i>	11	<i>B. consobrinus</i> Dahlb., <i>B. hortorum</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. pascuorum</i>
5.		<i>Hieracium silvaticum</i>	10	<i>B. semenoviellus</i> Skor.
6.		<i>Arctium tomentosum</i>	9	<i>B. hypnorum</i>
7.		<i>Hieracium cymosum</i>	6	<i>B. lucorum</i>
8.		<i>Solidago canadensis</i>	5	<i>B. lucorum</i> , <i>B. terrestris</i>
9.	Dipsacaceae	<i>Knautia arvensis</i>	25	<i>B. humilis</i> Ill., <i>B. ruderarius</i> (Müller), <i>B. veteranus</i> (F.), <i>B. pascuorum</i> , <i>B. soroensis</i> (F.), <i>B. hypnorum</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. terrestris</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. semenoviellus</i> , <i>Ps. bohemicus</i>
10.	Fabaceae	<i>Vicia cracca</i>	21	<i>B. schrencki</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. veteranus</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. terrestris</i> , <i>B. lucorum</i>
11.		<i>Trifolium pratense</i>	20	<i>B. distinguendus</i> F.Mor., <i>B. hortorum</i> , <i>B. lapidarius</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. ruderarius</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. soroensis</i> , <i>B. veteranus</i> , <i>B. terrestris</i>
12.		<i>T. hybridum</i>	12	<i>B. lucorum</i>
13.		<i>Lupinus polyphyllus</i>	10	<i>B. lapidarius</i> , <i>B. lucorum</i>
14.		<i>Vicia sepium</i>	8	<i>B. terrestris</i>
15.		<i>Melilotus albus</i>	7	<i>B. pascuorum</i>
16.		<i>Medicago falcata</i>	4	<i>B. lapidarius</i>
17.	Onagraceae	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	19	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i>
18.	Scrophulariaceae	<i>Rhinanthus minor</i>	15	<i>B. hortorum</i> , <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. terrestris</i>
19.		<i>Melampyrum sylvaticum</i>	8	<i>B. pascuorum</i>
20.	Hypericaceae	<i>Hypericum maculatum</i>	13	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
21.	Rosaceae	<i>Rubus idaeus</i>	11	<i>B. hypnorum</i>
22.		<i>Rosa majalis</i>	9	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lucorum</i>
23.		<i>Spiraea chamaedrifolia</i>	2	<i>B. hypnorum</i>
24.	Boraginaceae	<i>Borago officinalis</i>	7	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
25.	Salicaceae	<i>Salix acutifolia</i>	6	<i>B. lucorum</i>
26.	Ranunculaceae	<i>Aconitum septentrionale</i>	4	<i>B. consobrinus</i>
27.		<i>Delphinium elatum</i>	3	<i>B. hortorum</i>
28.	Lamiaceae	<i>Leonurus cardiaca</i>	3	<i>B. hypnorum</i> , <i>B. lapidarius</i>
29.	Iridaceae	<i>Gladiolus colvillei</i>	2	<i>B. hortorum</i>
30.	Alliaceae	<i>Allium oleraceum</i>	2	<i>B. lapidarius</i>
31.	Papaveraceae	<i>Chelidonium majus</i>	2	<i>B. hypnorum</i>

Таблица 3. Привлекательность видов растений для шмелей разных групп обилия.

№ п/п	Название растения	Число видов	Число видов по категориям обилия*				Индекс привлекательности (I)
			I	II	III	IV	
1.	<i>Centaurea pseudophrygia</i>	25	2	9	4	10	2.88
2.	<i>Knautia arvensis</i>	25	2	9	4	10	2.88
3.	<i>Vicia cracca</i>	22	2	9	4	7	2.73
4.	<i>Trifolium pratense</i>	20	2	8	4	6	2.7
5.	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	19	2	6	3	8	2.89
6.	<i>Cirsium arvense</i>	16	2	7	3	4	2.56
7.	<i>Carduus crispus</i>	15	2	5	4	4	2.67
8.	<i>Rhinanthus minor</i>	15	2	6	3	4	2.6
9.	<i>Hypericum maculatum</i>	13	2	5	3	3	2.54
10.	<i>Trifolium hybridum</i>	12	2	5	2	3	2.5
11.	<i>Taraxacum officinale</i>	12	2	8	0	2	2.17
12.	<i>Trifolium repens</i>	11	2	4	2	3	2.55
13.	<i>Cirsium oleraceum</i>	11	2	5	1	3	2.45
14.	<i>Hieracium silvaticum</i>	10	2	4	2	2	2.4
15.	<i>Lupinus polyphyllus</i>	10	2	5	2	1	2.2
16.	<i>Lathyrus pratensis</i>	8	2	2	1	3	2.63
17.	<i>Arctium tomentosum</i>	9	2	5	0	2	2.22
18.	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	8	2	3	1	2	2.38
19.	<i>Polemonium coeruleum</i>	8	1	4	2	1	2.38
20.	<i>Prunella vulgaris</i>	8	2	4	0	2	2.25
21.	<i>Vicia sepium</i>	8	1	5	1	1	2.25
22.	<i>Tagetes patula</i>	8	2	4	1	1	2.13
23.	<i>Geum rivale</i>	8	1	5	2	0	2.13
24.	<i>Erigeron canadensis</i>	8	2	5	1	0	1.88
25.	<i>Cirsium heterophyllum</i>	7	2	3	0	2	2.29
26.	<i>Melilotus albus</i>	7	2	2	1	2	2.29
27.	<i>Borago officinalis</i>	7	2	4	1	0	1.86
28.	<i>Veronica longifolia</i>	6	1	2	2	1	2.5
29.	<i>Vicia sativa</i>	6	1	3	1	1	2.33
30.	<i>Salix acutifolia</i>	6	2	3	0	1	2
31.	<i>Calluna vulgaris</i>	6	2	3	1	0	1.83

Примечание: *Категория обилия видов шмелей: I – массовый, II – обычный, III – немногочисленный, IV – редкий (Пестов, 2007).

На 92 видах растений шмели были зафиксированы единично и редко. Среди них интересно отметить *Nuphar lutea*. На протяжении 10 лет наших исследований только в 2010 г. было отмечено посещение данного растения *B. lucorum*. Растения семейства *Nymphaeaceae* посещаются шмелями крайне редко, лишь в работе Элфвинга (Elfving, 1968) *B. ruderarius* и *B. jonellus* отмечены на *Nymphaea alba*. Также в 2010 г. впервые в области отмечено посещение *B. consobrinus* культурного растения *Delphinium elatum* в населенном пункте на клумбе, хотя по литературным данным (Løken, 1961; Elfving, 1968) он ранее уже отмечался на этом растении.

Расчитан показатель степени приуроченности (Песенко, 1982) шмелей к определенным видам растений на основании количественных учетов. Анализ показал, что *B. pratorum* и *B. hypnorum* приурочены к *Chamaenerion angustifolium*, *B. hortorum* – к *Trifolium pratense*, *B. ruderarius* – к *Vicia*

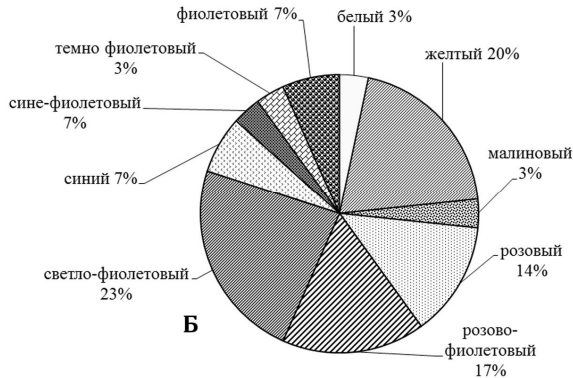
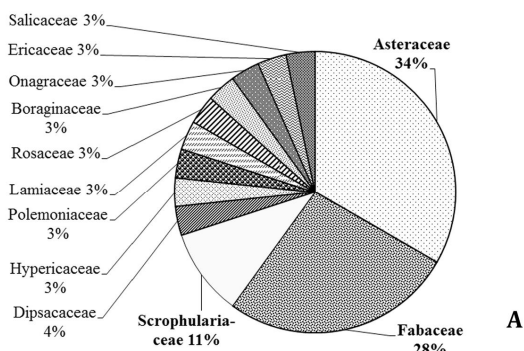


Рис. 1. Принадлежность к семействам (А) и окраска венчиков (Б) основных кормовых растений шмелей.

скаска, *B. pascuorum* и *B. veteranus* – к *T. pratense* и *Vicia cracca*, *B. consobrinus* – к *Aconitum septentrionale* и *Cirsium oleraceum*. В разных местообитаниях показатель степени приуроченности варьирует, но его значение всегда высокое и находится в диапазоне от 0.3 до 1.

Влияние обилия кормовых растений в сообществах на население шмелей было рассмотрено на примере иван-чая (*Chamaenerion angustifolium*) и 2 видов шмелей (*B. pratorum* и *B. hypnorum*), показатель степени приуроченности у которых к данному растению в некоторых лесных сообществах достигает максимального значения (1). *B. pratorum* и *B. hypnorum* относятся к короткохоботковым шмелям, длина их хоботка составляет 11–11.5 мм (Скориков, 1922; Løken, 1949), а *Ch. angustifolium* имеет неглубокие малиновые цветки размером около 11 мм (Длусский и др., 2002). При проведении учетов в лесных сообществах, где в состав растительных ассоциаций входил *Ch. angustifolium* с разным обилием, отмечены некоторые изменения относительного обилия *B. pratorum* и *B. hypnorum* (табл. 4).

Таблица 4. Влияние обилия кормовых растений на относительное обилие шмелей.

Обилие <i>Chamaenerion angustifolium</i> в сообществах, по шкале Друде, в %	Относительное обилие видов, в %	
	<i>B. pratorum</i>	<i>B. hypnorum</i>
Менее 1	26.0±11.5	4.7±1.6
Менее 5	26.1±19.4	13.8±10.4
5–25	11.0±2.6	10.1±2.3
25–50	28.4±12.7	23.7±8.9
50–75	32.2±5.7	50.8±7.5

Данные виды являются постоянным компонентом населения шмелей лесных местообитаний, в состав растительных ассоциаций которых входит *Ch. angustifolium*, и имеют относительное обилие не менее 4.7 %. Однако при изменении обилия *Ch. angustifolium* в сообществах динамика относительного обилия *B. pratorum* и *B. hypnorum* несколько отличается. Увеличение обилия иван-чая в растительном сообществе существенно не влияет на относительное обилие *B. pratorum*. У *B. hypnorum*, в отличие от *B. pratorum*, при повышении в сообществе обилия *Ch. angustifolium* наблюдается тенденция к увеличению относительного обилия от 4.7±1.6 % до 50.8±7.5 %. Значительные колебания относительного обилия связаны с политрофностью шмелей, а также с сезонной и суточной динамикой численности видов. Население шмелей достигает высокого видового обилия в типичных для них местообитаниях, где в растительных ассоциациях преобладают их основные кормовые растения.

Заключение

Таким образом, при изучении трофических связей выявлено 124 вида посещаемых растений из 37 семейств, из которых 31 вид из 14 семейств входит в число основных кормовых растений

шмелей. Наиболее посещаемыми шмелями семействами растений являются Asteraceae, Fabaceae, Dipsacaceae, Onagraceae, Rosaceae, Scrophulariaceae и Lamiaceae. Наибольший спектр посетителей характерен для *Centaurea pseudophrygia* (Asteraceae) и *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). Видовой состав и обилие кормовых растений в сообществах является одним из факторов, оказывающих влияние на население шмелей.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность за помощь А.А. Шабунову, Н.Л. Болотовой, З.А. Ефремовой, О.М. Балуковой и В.И. Антоновой.

Литература

- Благовещенская Н. Н. 1993. Ретроспективный анализ фауны пчелиных Среднего Поволжья. Ульяновск: УГПИ им И.Н. Ульянова. 36 с.
- Длусский Г. М., Лаврова Н. В., Глазунова К. П. 2002. Структура коадаптивного комплекса лесных энтомофильных растений с широким кругом опылителей // *Журнал общей биологии*, **63**(2): 122–136.
- Длусский Г. М., Глазунова К. П., Лаврова Н. В. 2004. Связь между строением цветков и соцветий сложноцветных (Asteraceae) и составом их опылителей // *Журнал общей биологии*, **65**(6): 490–499.
- Ефремова З. А. 1991. Шмели Поволжья. Ульяновск: УГПИ им. И.Н. Ульянова. 92 с.
- Левашов А. Н. 2007. Флора сосудистых растений // *Природа Вологодской области*. Вологда: 179–183.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1969. Цветовое зрение медоносной пчелы и проблема адаптивного значения окрасок цветков растений // *Труды Всесоюзного энтомологического общества (Современные проблемы структуры и функции нервной системы насекомых)*, **53**: 222–237.
- Нешатаев Ю. Н. 2001. О некоторых задачах и методах классификации растительности // *Растительность России*, **2**: 57–61.
- Орлова Н. И. 1993. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей*, **77** (3): 262 с.
- Панфилов Д. В. 1968. Общий обзор населения пчелиных Евразии // *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*, **11**: 18–35.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 136 с.
- Песенко Ю. А. 1995. О фуражировочном поведении пчел (Hymenoptera, Apoidea) и их коэволюции с цветковыми растениями // *Журнал общей биологии*, **56**(6): 748–761.
- Пестов С. В. 2007. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) в антофильном комплексе консорциев растений семейства сложноцветные (Asteraceae) на европейском Северо-Востоке России // *Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докладов XIII молодежной научной конференции Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. Сыктывкар: 189–194.
- Скориков А. С. 1922. Шмели Палеарктики. Часть I. Общая биология (со включением зоогеографии) // *Известия Северной областной станции защиты растений от вредителей (Петроград)*, **4**(1): 1–160.
- Фегри К., Пейл Л. 1982. Основы экологии опыления. М.: Мир. 377 с.
- Цвелев Н. Н. 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА. 781 с.
- Elfving R. 1968. Die Bienen Finnlands. Fauna Fennica. Helsinki–Helsingfors: Societas pro Fauna et Flora Fennica. **21**: 1–69.
- Løken A. 1949. Bumble bees in Relation to Aconitum septentrionale in Central Norway (Øyer) // *Nytt Magasin for Naturvidenskapene*, **87**: 1–58.
- Løken A. 1961. *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee (Hymenoptera, Apidae) // *XI International Congress für Entomologie*. Wien. **1**: 598–603.

**Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.)
на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга**

Ю.С. Колосова¹, М.В. Подболоцкая²

**Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus* Latr.)
on Solovetskiy Archipelago: results of 10-year monitoring**

Yu.S. Kolosova¹, M.V. Podbolotzkaya²

¹Институт экологических проблем Севера УО РАН, ул. Набережная Северной Двины, 23, Архангельск 163000, Россия.

²Поморский государственный университет имени М.В. Ломоносова, пр. Ломоносова, 4, Архангельск 163000, Россия.

¹Institute of Ecological Problems in the North UB RAS, Naberezhnaya Severnoy Dviny street, 23, Arkhangelsk 163000, Russia.

²M.V. Lomonosov Pomorskiy State University, prospect Lomonosova, 4, Arkhangelsk 163000, Russia. E-mail: jusik6@yandex.ru

Резюме. Фауна шмелей Соловецкого архипелага обеднена и представлена 13 видами *Bombus* Latr. В количественной структуре большинства топических группировок присутствуют виды с очень высоким относительным обилием, что можно рассматривать как один из экологических механизмов компенсации видовой обедненности фауны. Отмечено увеличение плотности популяций отдельных видов, когда в зависимости от сочетания погодных условий сезона создаются оптимальные условия для градации численности одного из доминантов на фоне угнетения обилия остальных. Разработана типологическая классификация островных таксоценов шмелей.

Ключевые слова. Шмели, *Bombus*, фауна, топические группировки, популяционная динамика, Соловецкий архипелаг.

Abstract. The fauna of bumblebees of Solovetskiy Archipelago is reduced and 13 species of *Bombus* Latr. are presented here. There is a lot of species with very high relative abundance in the quantitative structure of the topical groups. Such condition is one of the ecological mechanisms of compensation of species reducing of the fauna. The increase in density of populations of separate bumblebee species and accordingly decrease of population densities of other species depended on the conditions of the weather are noted. Typological classification of the island taxocenoses of bumblebees is developed.

Key words. Bumblebees, *Bombus*, fauna, topical groups, population dynamics, Solovetskiy Archipelago.

Введение

На сегодняшний день в мировой фауне насчитывается 253 вида шмелей (Williams, 1998; Bumble Bees of the World, 2005). В условиях Севера шмели в силу особенностей биологии и экологии характеризуются высокой численностью и видовым разнообразием и выполняют роль основных опылителей энтомофильных растений. Работы по изучению фауны и видового разнообразия шмелей носят преимущественно локальный характер и посвящены топическим группировкам шмелей конкретных пунктов Европейского Севера России (Скориков, 1922; Купчикова, 1954,

1960; Болотов, Колосова, 2006; Колосова, 2007 и др.). Изучение таксоценов шмелей в условиях малых морских островов представляет особый интерес, поскольку здесь действуют специфические механизмы, компенсирующие видовую обедненность фауны (Чернов, 2005).

Соловецкий архипелаг расположен на юго-западе Белого моря при входе в Онежский залив, в 165 км южнее Северного полярного круга. В его состав входят 6 относительно крупных и свыше 110 мелких островов; их общая площадь 295 км². Мощность земной коры и литосферы в районе островов минимальны по сравнению с материковыми территориями, а плотность кондуктивного теплового потока примерно в 2 раза выше. На севере и в центре острова Большой Соловецкий выделяются участки с повышенной теплообеспеченностью подстилающих пород ландшафтов и почв, к которым приурочены очаги растительности более южного облика, чем это ожидается при широтном положении острова (Шварцман, Болотов, 2005). Специфика ландшафтов островов связана с их расположением в зоне действия плейстоценовых материковых оледенений, в том числе и последнего – валдайского. Это также обусловило молодость и миграционный характер биоты (Болотов, Подболоцкая, 2003; Природная среда..., 2007; Подболоцкая, 2009).

Материал и методика

Энтомологические исследования на территории Соловецкого архипелага осуществлялись в период с 2001 по 2010 гг. Полевые работы выполнялись ежегодно в период с июня по август на островах Большой Соловецкий, Большая Муксалма, Большой Заяцкий и Анзерский. Основным методом полевых работ был вылов всех встреченных особей шмелей без выбора в исследуемых местообитаниях с помощью энтомологического сачка (Песенко, 1972, 1982; Болотов, Подболоцкая, 2003 и др.). Метод позволяет получить случайные выборки, по которым можно обоснованно судить о соотношениях видов в составе группировок. Для корректности последующей математической обработки расчетов число особей в каждой выборке должно быть не менее 100 экз. В целом было собрано более 14200 экз. шмелей, в том числе на о. Большой Соловецкий порядка 10000 экз. (Колосова, 2008; Колосова, Подболоцкая, 2009; Подболоцкая, 2009).

Результаты

За период исследований установлено, что фауна шмелей островов насчитывает 13 видов [с 2006 года в сборах регистрируются *B. distinguendus* F. Morawitz и *B. quadricolor* (Lepeletier), а единичная особь *B. muscorum* Linnaeus отмечена в сборах 2009 года] (табл. 1).

При сравнении числа видов шмелей на Соловецких островах с континентальной северной тайгой очевидна существенная обедненность (на 50 %) островной фауны этой группы. Так в пределах материковой северной тайги запада Русской равнины отмечено в общей сложности более 30 видов шмелей при средней величине локальных фаун около 18–22 видов (Болотов, Колосова, 2006). На ординационных диаграммах видно, что лишь единичные островные топические группировки дотягивают до минимальных показателей, свойственных континентальным группировкам (рис. 1). При этом в материковой тайге сопоставимыми по уровню разнообразия с островными оказываются прежде всего таксоцены шмелей, сформировавшиеся в пессимальных условиях среды, например в пределах сплошных вырубок хвойных лесов.

По численности на территории архипелага резко преобладают виды *B. jonellus* Kirby и *B. pascuorum* (Scopoli) с 5 баллом относительного обилия, которых можно рассматривать как массовые виды. В некоторые годы высокой численности на определенных биотопах достигает *B. pratorum* Linnaeus, также насчитывающий 5 балл (табл. 1). Высокое обилие *B. jonellus* обусловлено наличием здесь приморских тундр и широким распространением редкостойных кустарничково-зеленомошных лесов (березовых криволесий, сосновых и еловых редколесий). В отличие от предыдущего вида, *B. pascuorum* многочислен в большинстве материковых северотаежных районов, а также на других беломорских островах. Вид занимает доминирующее положение из-за широкой экологической толерантности: он заселяет самые разные местообитания, способен гнездиться в различных условиях и обладает очень широкой политрофностью.

Обсуждение

В результате исследований выявлена существенная неоднородность пространственного распределения числа видов шмелей по территории архипелага. Наиболее значимые очаги видового богатства шмелей отмечаются в центральной и северной частях о. Большой Соловецкий (от 75 до 92 % фауны в конкретных локалитетах). Очаги видового богатства шмелей пространственно совпадают с районами, к которым приурочены участки с наличием растительных сообществ более южного облика, где разнообразие кормовых растений шмелей максимально. Такие сообщества формируются на участках экстраразонального облика с повышенной теплообеспеченностью почв (Подболоцкая, 2009). Обедненность островной фауны обусловлена спецификой палеогеографии региона. В раннем голоцене значительные площади современного шельфа Онежского залива были осушены, а четвертичные отложения побережья еще не успели подвергнуться интенсивной абразии. Вероятно в это время Соловецкие острова были связаны с материком, причем это соединение могло существовать не менее 1000 лет – по крайней мере в течение пребореального периода (10–9 тыс. лет назад). Заселение архипелага шмелями происходило в это время путем их проникновения с Онежского полуострова. В сборах на территории архипелага не отмечено большого числа видов шмелей, характерных для материковой северной тайги; нет здесь и многих видов с южными ареалами, которые широко распространены на материке. Это можно объяснить как изоляцией, так и пессимальными природно-ландшафтными условиями Соловецких островов (Природная среда..., 2007; Подболоцкая, 2009).

Таблица 1. Фауна и относительное обилие шмелей Соловецкого архипелага.

№ п/п	Виды шмелей	N, экз.	Id, %	B, баллы
1	<i>Bombus (Psithyrus) bohemicus</i> Seidl, 1838	89	0,6	3
2	<i>B. (Ps.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)	92	0,6	3
3	<i>B. (Ps.) flavidus</i> Eversmann, 1852	86	0,6	3
4	<i>B. (Ps.) norvegicus</i> (Sparre-Schneider, 1918)	82	0,6	3
5	<i>B. (Ps.) quadricolor</i> (Lepeletier, 1832)	6	0,0	1
6	<i>B. (Thoracobombus) pascuorum</i> (Scopoli, 1763)	3908	27,5	5
7	<i>B. (Th.) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	1	0,0	1
8	<i>B. (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869	12	0,1	2
9	<i>B. (Pyrobombus) hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	250	1,8	3
10	<i>B. (Pr.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	2381	16,7	5
11	<i>B. (Pr.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	6316	44,4	5
12	<i>B. (Bombus) sporadicus</i> Nylander, 1848	440	3,1	4
13	<i>B. (B.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	573	4,0	4
Всего:		14240	100,0	

Примечание. N – общее число особей в сборах, экз.; Id – доля особей вида, %; B – относительное обилие вида в баллах согласно пятибалльной логарифмической шкале (Песенко, 1982): 1 – очень редкие, 2 – редкие; 3 – обычные; 4 – многочисленные, 5 – массовые.

Обедненность фауны шмелей Соловецкого архипелага по сравнению с материком вполне укладывается в уже известные для островов закономерности. Так в Гренландии удаленной от материка более чем на 1000 км (но не сплошным водным пространством, а дифференцированным, через систему крупных островов Канадского арктического архипелага с расстояниями между ними 30–120 км) обитает только 2 вида шмелей (Skorikov, 1937; Чернов, 2004). На о. Колгуев, удаленном от материка на 75 км, отмечены 5 видов (Skorikov, 1937; Чернов, 1966; наши данные). Для архипелага Новая Земля по объединенным данным различных авторов выявлено 6 видов шмелей (Чернов, 1966; Rasmont, 1983; Skorikov, 1937; Løken, 1973). На скандинавских архипелагах Лофотен и Вестеролен при их взаимной изоляции около 5 км встречается 10 видов шмелей (Løken, 1973, 1984). Фауна средиземноморского о. Корсика, удаленного от побережья на 90 км, насчитывает 8 видов шмелей (Rasmont, 1982).

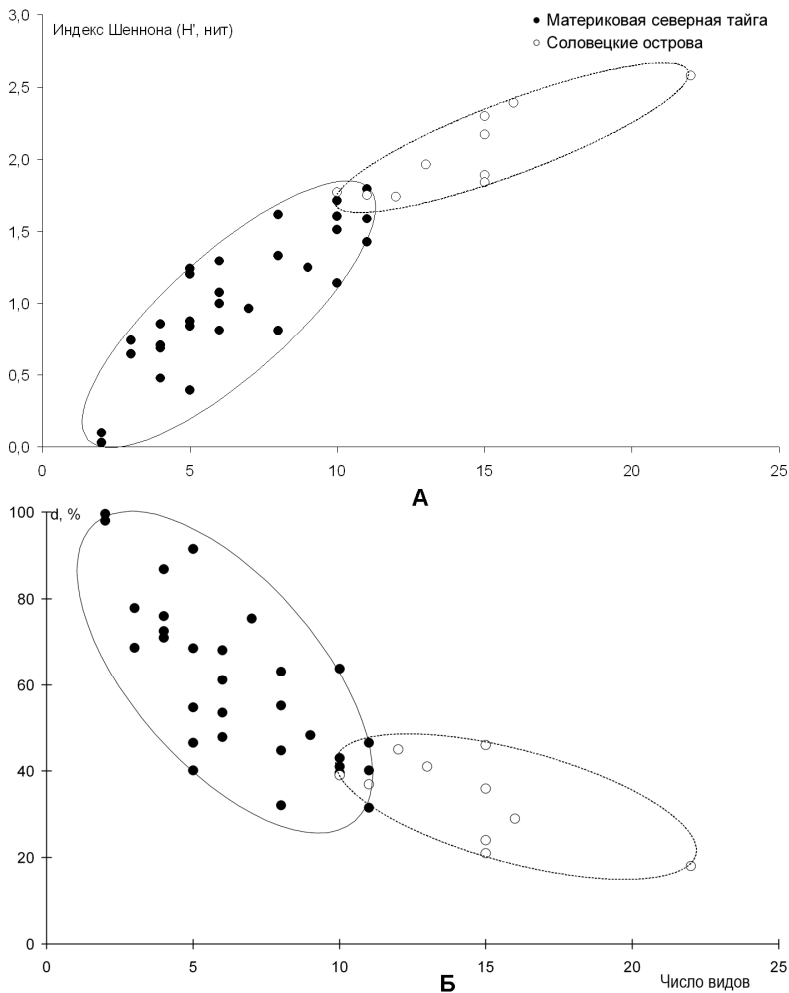


Рис. 1. Ординация топических группировок шмелей Соловецких островов (●) и континентальной северной тайги Русской равнины (○) в пространстве числа видов и индексов Шеннона (А) и Бергера-Паркера (Б).

Проведенный мониторинг позволил установить, что во всех изученных группировках первое место по обилию занимает *B. jonellus* или *B. pascuorum*. Исходя из этого, мы разработали типологическую классификацию островных таксоценов шмелей, согласно которой можно выделить два класса – Jonelletum (преобладает *B. jonellus*) и Pascuoretum (преобладает *B. pascuorum*), включающих все варианты изученных группировок шмелей. По обобщенным данным, класс Jonelletum представлен семью, а класс Pascuoretum – пятью вариантами таксоценов. При этом частота встречаемости группировок первого класса на островах составляет 2/3 от общего числа изученных, а второго – 1/3. Наиболее широко на островах представлены группировки с доминированием только *B. jonellus* или *B. pascuorum* либо с преобладанием по численности обоих видов в разных количественных соотношениях (таксоцены Jonelletum jonellosum, J. pascuorosum, Pascuoretum pascuorosum, P. jonellosum). На них приходится более половины изученных группировок шмелей (53 %). При этом чаще всего на островах встречается таксоцен Jonelletum pascuorosum, составляющий более 1/4 изученных группировок (27 %) (Подболоцкая, 2009). Условия местообитания в целом и состав фитоценоза в частности не всегда служат главными факторами, определяющими облик конкретных группировок. Соответственно можно сделать вывод о том, что в основе их изменчивости лежит популяционная динамика этих 2 видов. При увеличении численности *B. jonellus* форми-

руются топические группировки, принадлежащие к классу *Jonelletum*, а *B. pascuorum* – к классу *Pascuoretum*. При этом увеличение численности того или иного вида может наблюдаться как на локальном участке территории (размером от местообитания до их группировки), так и в пределах того или иного острова в целом. Причины динамики численности доминирующих видов также различны. Так для локальных участков это может быть избирательная концентрация особей одного из видов шмелей на цветущих кормовых растениях. Однако чаще всего изменения облика топических группировок увязаны с более глобальными (в первую очередь погодно-климатическими) процессами, приводящими к увеличению численности *B. jonellus* или *B. pascuorum* в масштабах целых островов. Очевидно, что материалы, обобщенные за многолетний период исследований, позволяют выявить лишь наиболее крупные закономерности формирования топических группировок.

Явление увеличения плотности популяций отдельных видов четко проявляется на изученных островах (Подболоцкая, 2009). На примере шмелей прослежен механизм «резервных доминантов», когда в зависимости от сочетания погодных условий сезона создаются оптимальные условия для градации численности одного из многочисленных видов на фоне угнетения обилия остальных. В частности, из двух доминирующих видов шмелей в теплые сезоны резко преобладает по обилию *B. pascuorum*, а в холодные – *B. jonellus*. На ценобитическом уровне данный механизм реализуется в форме резких межгодовых перестроек в структуре островных таксоценов, когда в разные годы облик топических группировок может меняться кардинально. Очевидно, такие таксоцены следует считать наиболее устойчивыми к резким изменениям параметров среды, типичными для островов (Подболоцкая, 2009).

Для проведения анализа был выбран ряд климатических параметров, в том числе среднемесячные и среднегодовые температуры воздуха, годовые и месячные суммы осадков, а также обобщенные параметры, характеризующие влаго- и теплообеспеченность вегетационного и летнего сезонов (Подболоцкая, 2009). Исследование механизмов многолетней изменчивости островных таксоценов шмелей базируется только на сборах с территории о. Большой Соловецкий. Установлено, что число видов шмелей, выявленных на территории архипелага в различные годы, достаточно тесно увязано с уровнем теплообеспеченности вегетационного сезона. По-видимому в холодные сезоны происходит угнетение популяций ряда малочисленных видов, что приводит к их отсутствию в сборах. Обилие доминирующих видов *B. pascuorum* и *B. jonellus*, определяющих облик таксоценов шмелей Соловецких островов, тесно связано с теплообеспеченностью летнего сезона. При этом изменение численности видов происходит направленно, под действием циклической динамики температурной характеристики климата. Еще более четко связи с тепловыми условиями прослеживаются для расчетного коэффициента, отражающего количественное соотношение между доминирующими видами *B. pascuorum* и *B. jonellus* – K_{pj} . В данном случае наиболее информативными параметрами оказались опять же характеристики летнего сезона текущего года (продолжительность и сумма температур), а также средняя годовая температура воздуха прошлого года. Соответственно, прослеживается климатогенный механизм временной изменчивости компенсационных явлений в таксоценах шмелей.

В результате 10-летних исследований на Соловецком архипелаге нами предложена гипотеза о трансформации жизненных циклов 2 многочисленных видов шмелей подрода *Pyrobombus* Dalla Torre – *B. jonellus* и *B. pratorum* в экстремальных климатических условиях архипелага (Колосова, Подболоцкая, 2009). Так, в период полевых работ экспедиции с 27.06.2009 г. по 01.07.2009 г. отмечен вылет самцов этих видов шмелей. Такое явление в первой декаде лета прослеживается в отдельные годы исследований, причем наиболее массово встречаются самцы *B. jonellus*, а для *B. pratorum* они отмечены впервые и единично. При этом в массе отмечаются мелкие рабочие особи и крупные облетанные самки-основательницы. В сборах 26.06.2003 г. с ключевого участка, представленного суходольным лугом в пос. Савватьево (о. Большой Соловецкий), из 17 собранных экземпляров *B. jonellus* на самцов приходится 12. В сборах с того же участка 29.06.2009 г. отмечен 41 экз. самцов *B. jonellus* из общего числа 91 экз. Сборы шмелей в окрестностях пос. Исаково (о. Большой Соловецкий) на участках представленных пустошным разнотравно-злаковым лугом вблизи поселка и кипрейной залежью на опушке напротив поселка показали, что из 210 особей *B. jonellus* поймано 45 самцов. Здесь же из 17 представителей вида *B. pratorum* на самцов прихо-

дится 1 экз. Вылет самцов шмелей этих 2 видов установлен 03.07.2009 г. и на территории Ботанического сада о. Большой Соловецкий.

Перечисленные факты могут получить полноценное объяснение по итогам поиска и изучения гнезд. Следует указать, что сходные явления описаны в Норвегии для *B. jonellus* (Meidell, 1968). Предположительно указанные виды шмелей могут давать две генерации в сезон (Колосова, Подболоцкая, 2009). Маловероятно, чтобы у этих видов зимовали самцы, поэтому можно говорить о том, что их выход происходит сопряженно с поколением рабочих особей. Предположительно также, что при благоприятных условиях идет нормальный жизненный цикл: самка – поколение рабочих особей – молодые самцы и самки – оплодотворенная молодая самка на зимовку. В то же время в условиях сурового островного климата на Севере для видов *B. jonellus* и *B. pratorum* предполагается адаптивный механизм – существование факультативного смешанного поколения (молодые самцы и самки одновременно с поколением рабочих). При этом оплодотворенные самки из этого поколения могут закладывать новые гнезда, т.е. происходит дублирование гнезд и 2 генерации в сезон, или они сразу уходят на зимовку в случае резко экстремальных условий. Можно предположить, что описанный жизненный цикл есть некий переходный этап к циклу с выпадением рабочих особей, свойственный собственно арктическим и некоторым горным видам шмелей. Аналогичные наблюдения сделаны для шмелей тундровой зоны Северо-Востока Якутии: *B. (Alpinobombus) hyperboreus* Schonherr, паразитирующий в гнездах *B. (Al.) polaris* Curtis, не имеет касты рабочих особей, что также увязывается со специфическими климатическими условиями Арктики (Шелуховская, 2009).

Заключение

Многолетний мониторинг фауны и видового разнообразия шмелей Соловецких островов позволил выявить следующие особенности. Отмечена высокая пространственная неоднородность в распределении числа видов шмелей по территории архипелага. Очаги видового богатства шмелей пространственно совпадают с районами, обладающими растительными сообществами более южного облика и повышенной теплообеспеченностью почв. Выявлена обедненность фауны и топических группировок архипелага по сравнению с материком. В количественной структуре большинства группировок присутствуют виды с очень высоким относительным обилием, что можно рассматривать как один из экологических механизмов компенсации видовой обедненности фауны. Основными доминантами являются *B. jonellus* и *B. pascuorum*, при этом отмечено увеличение плотности популяций этих видов, когда в зависимости от сочетания погодных условий сезона создаются оптимальные условия для градации численности одного из доминантов на фоне угнетения обилия остальных видов. Разработана типологическая классификация островных таксоценов шмелей, согласно которой выделяется 2 класса островных таксоценов – *Jonelletum* и *Pascuoretum*, включающих все варианты изученных группировок. На основе наблюдений и сборов в раннелетний период (июнь) предложена гипотеза о трансформации жизненных циклов 2 видов шмелей, характеризующихся высокой численностью в экстремальных климатических условиях Соловецкого архипелага и принадлежащих подроду *Pyrobombus* – *B. jonellus* и *B. pratorum*.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке междисциплинарного проекта УрО РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» и гранта РФФИ № 10–04–00897.

Литература

Болотов И.Н., Колосова Ю.С. 2006. Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) в условиях северотаежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // *Экология*, 3: 173–183.

- Болотов И.Н., Подболоцкая М.В. 2003. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera: Apidae, Bombini) Европейского Севера России. Соловецкие острова // *Вестник Поморского университета. Серия естественные и точные науки*, **1(3)**: 74–87.
- Колосова Ю.С. 2007. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) лесных экосистем северной тайги Русской равнины. Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. Сыктывкар. 19 с.
- Колосова Ю.С. 2008. Результаты мониторинга фауны и видового разнообразия топических группировок шмелей Соловецких островов // *Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага. Сборник материалов III Всероссийской научной конференции*. Архангельск: 38–40.
- Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В. 2009. Гипотеза о трансформации жизненных циклов шмелей *B. jonellus* и *B. pratorum* в экстремальных климатических условиях на примере Соловецких островов // *Проблемы мониторинга природной среды Соловецкого архипелага. Материалы IV Всероссийской научной конференции (8–11 декабря 2009 г.)*. Архангельск: 40–41.
- Купчикова Л.М. 1954. Опыление красного клевера шмелями в Коми АССР // *Труды Коми филиала АН СССР*, **2**: 83–90.
- Купчикова Л.М. 1960. Шмели Коми АССР и их питание // *Труды Коми филиала АН СССР*, **9**: 82–91.
- Песенко Ю.А. 1972. К методике количественных учетов насекомых-опылителей // *Экология*, **3(1)**: 88–95.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 182 с.
- Подболоцкая М.В. 2009. Фауна и экология шмелей (Hymenoptera, Apidae: *Bombus*) Соловецких островов. Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. Сыктывкар. 20 с.
- Природная среда Соловецкого архипелага в условиях меняющегося климата. 2007. Екатеринбург: УрО РАН. 184 с.
- Скориков А.С. 1922. Шмели Палеарктики. Ч. 1. Общая биология (с включением зоогеографии) // *Известия Северной областной станции защиты растений от вредителей*, **4(1)**: 5–160.
- Чернов Ю.И. 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // *Зональные особенности населения наземных животных*. М.: 52–91.
- Чернов Ю.И. 2004. Животный мир полярной пустыни на плато острова Девон (Канадский Арктический архипелаг) // *Зоологический журнал*, **83(5)**: 604–614.
- Чернов Ю.И. 2005. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биологических системах // *Зоологический журнал*, **84(10)**: 1221–1238.
- Шварцман Ю.Г., Болотов И.Н. 2005. Механизмы формирования экстразональных биоценозов на Соловецких островах // *Экология*, **5**: 344–352.
- Шелуховская Л.В. 2009. Фауна и экология пчел (Hymenoptera, Apoidea) тундровой зоны бассейна нижнего течения р. Индигирки (северо-восточная Якутия). Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. Якутск. 20 с.
- Bumble Bees of the World. 2005. *Bombus*. The Natural History Museum, London. <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/bombus/index.html>.
- Løken A. 1973. Studies of scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // *Norwegian Journal of Entomology*, **20(1)**: 1–218.
- Løken A. 1984. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae) // *Entomologica scandinavica*, **23**: 1–45.
- Meidell O. 1968. *Bombus jonellus* (Kirby) (Hym., Apidae) has two generations in a season // *Norsk entomologisk Tidsskrift*, **14**: 31–32.
- Rasmont P. 1982. A propos des bourdons (Hymenoptera, Apidae) de la Corse // *Bulletin de la Société Entomologique de Mulhouse*, **4**: 49–61.
- Rasmont P. 1983. La notion d'exerge appliquée a *Megabombus (Thoracobombus) pascuorum* (Scopoli) (Hymenoptera, Apidae) // *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie*, **119**: 185–195.
- Skorikov A.S. 1937. Die grönländischen Hummeln im Aspekte der Zirkumpolarfauna // *Entomologiske Meddelelser*, **20**: 37–64.
- Williams P.H. 1998. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, **67(1)**: 79–152.

Изменение плотности поселения муравьев (Hymenoptera: Formicidae) в сосновом бору в первые годы после пожара

Т.М. Кругова

Post fire change of ant nests density (Hymenoptera: Formicidae) at pine forest

T.M. Krugova

Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия.

Altai state university, Barnaul, Russia. E-mail: tatonato@mail.ru

Резюме. Проанализирована динамика населения муравьев на гари и в однотипном не затронутом пожаром древостое за несколько лет. Выявлены постоянно преобладающие, обычные и редкие виды и виды с неустойчивым в ряду лет обилием. На контрольном участке динамика плотности поселения большинства видов согласуется с изменениями погодных условий, однако для гари такая связь для большинства видов не прослеживается.

Ключевые слова. Пирогенная сукцессия, население муравьев, структура обилия, годовая динамика обилия.

Abstract. Annual dynamics of the ant population on a burned plot at pine forest and on an intact one is analyzed. Constantly prevailing, usual, and rare species and species with unstable abundance are revealed. The most species dynamics on the intact territory is accorded with weather specificity of different years. Such association for the burned plot is not found out.

Key words. Postfire succession, ant population, abundance structure, abundance dynamics.

Введение

Сосновые боры Алтайского края непрерывно подвергаются воздействию пожаров, поэтому, исследования пирогенной динамики лесных экосистем имеют здесь большую практическую значимость. Вместе с тем лесные гари представляют собой удобный полигон для получения информации о динамике экосистем в ходе вторичных сукцессий и, в частности, о трансформации населения беспозвоночных. В 2006 г. сотрудниками и студентами кафедры зоологии биологического факультета Алтайского государственного университета начато исследование пирогенной динамики населения беспозвоночных соснового бора (Барнаульская лента) в окрестностях с. Штабка Павловского района Алтайского края. В качестве одного из модельных объектов выбраны муравьи, которые, отличаясь значительным разнообразием, быстро реагируют на изменение экологических условий сменой ряда параметров населения, и кроме того оказывают существенное влияние на облик биогеоценоза как хищники, почвообразователи и т.д. В данном сообщении представлены

первые результаты, полученные при изучении пирогенной динамики плотности поселения муравьев, создающих секционные гнезда.

Материал и методика

Исследуемая территория, ранее представлявшая собой мохово-брусничный сосновый бор (возраст около 70 лет), пройдена весной 2005 г. комбинированным пожаром, причем как древесный ярус, так и подстилка были уничтожены огнем. Сгоревшие стволы сосен вырублены в ходе лесоустроительных работ. Наиболее крупные порубочные остатки собраны в кучи, поэтому захламленность территории сравнительно невелика. По всей территории гари имеются многочисленные сосновые пни, но местами появилась густая поросль осины, а восстановление сосны идет в нижних частях склонов. Ширина пострадавшей территории около 800 м, длина – около 1.5 км. На гари сформировались травяно-злаковые и травяно-осоковые луговые сообщества, проективное покрытие травостоя не превышает 50 %. Пострадавший от огня участок окружен мохово-брусничным сосновым бором. Рельеф всей территории представлен песчаными увалами, имеющими эоловое происхождение. Участок бора, прилежащий к гари с юга, мы используем в качестве контрольного (его размер 5.6 га). С юга и востока он окружен мертвопокровным сосновым бором, на восток продолжается мохово-брусничный участок с большим числом подроста осины, на севере лежит гарь. В не пройденном пожаром древостое ежегодно проводятся (так же как на гари) количественные учеты муравьев. На гари учет не проводится в пограничной полосе с не пройденным пожаром древостоем шириной около 200 м; аналогичная пограничная полоса оставлена на контрольном участке.

Изучение населения муравьев начато в 2006 г., который мы обозначаем как первый послепожарный год. В настоящем сообщении представлены данные, полученные в первые 5 лет исследования. Учеты секционных гнезд муравьев проводятся площадочным методом. Площадки размером 25 м² располагаются случайным образом и в каждый год исследования закладываются вновь. При обследовании каждой площадки определяется число секций (Захаров, Горюнов, 2009), и из всех обнаруженных секций отбираются пробы для определения видовой принадлежности. В разные годы было заложено от 13 до 80 площадок.

Для анализа пирогенной сукцессии населения муравьев мы используем следующие показатели:

1. Обилие вида или плотность его поселения – число секций на единицу площади.
2. Общая плотность поселения муравьев – число секций всех видов муравьев на единицу площади.

Градации обилия рассчитаны по шкале Палия (Песенко, 1982) для гари и для контрольного участка для каждого года исследования отдельно. Анализ изменений уровня обилия видов за период исследования позволил охарактеризовать уровень обилия видов в ряду лет. Выделены 3 постоянных уровня:

- постоянно преобладающие: обилие высокое во все годы или меняется от высокого до среднего;
- обычные: обилие среднее во все годы или меняется от среднего до низкого;
- редкие: обилие низкое во все годы, или вид найден только в отдельные годы при низком уровне обилия.

Если обилие меняется больше, чем на 1 балл (от высокого до низкого, или вид найден только в отдельные годы при среднем или высоком уровне обилия), мы обозначаем его уровень в ряду лет как непостоянный. Дополнительно отмечаем направленность изменений, если она наблюдается.

Динамика плотности поселения преобладающих видов сопоставлена с погодными условиями начала лета (мая и июня), когда определяется число секций в гнездах муравьев (Федосеева, 1998). Для оценки влажности использовали сумму осадков за месяц, для оценки температурного режима – сумму среднесуточных температур. Данные о погодных условиях предоставлены метеостанцией НИИ садоводства им. Лисавенко, расположенного на расстоянии 18 км от исследуемого полигона. Для оценки сходства динамики обилия видов и изменений погодных условий в ряду лет рассчитывали коэффициент корреляции рангов (Лакин, 1980).

Результаты

На контрольном участке за время проведения исследования найдены секционные гнезда 14 видов муравьев (табл. 1); к настоящему времени все они обнаружены и на гари (табл. 2). На пятый год после пожара на пострадавшей территории выявлен новый по сравнению с контрольным участком вид – *Lasius carnolicus* Mayr; ранее в наших исследованиях он был отмечен лишь значительно южнее.

Общая плотность поселения муравьев в контроле меняется от 8.3 до 12.2 гнезд/100 м². На гари в первые 3 года после пожара гнезд муравьев было меньше, минимум отмечен на второй год после пожара (2007) – 2.8 гнезда/100 м². К 2009 г. плотность населения муравьев увеличилась до значений, аналогичных контрольному участку.

В природном сосняке постоянно преобладают 4 вида – *Myrmica ruginodis* Nylander, *M. lobicornis* Nylander, *M. lonae* Finzi и *Lasius platythorax* Seifert; обычных видов 2 [*Leptothorax acervorum* (Fabricius) и *Formica fusca* L.], а редких – 5. Плотность поселения остальных 5 видов непостоянна, при этом обилие *Tetramorium caespitum* (L.) изменилось за время исследования не только сильно, но и направленно: из многочисленного он превратился в редкого, а потом и вовсе исчез. Плотность его поселения в данный период времени на исследуемой территории можно охарактеризовать как уменьшающуюся.

Таблица 1. Динамика плотности поселения муравьев на контрольном участке.

Вид	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	Уровень обилия в ряду лет
<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846	2.5 (в)	1.4 (в)	2.3 (в)	5.2 (в)	4.6 (в)	Постоянно преобладающий
<i>M. lonae</i> Finci, 1926	1.3 (в)	0.4 (с)	2.9 (в)	1.8 (с)	1.7 (в)	Постоянно преобладающий
<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846	0.5 (с)	1.1 (в)	1.2 (в)	1.2 (с)	0.9 (с)	Постоянно преобладающий
<i>Lasius platythorax</i> Seifert, 1991	0.5 (с)	1.9 (в)	0.9 (с)	1.8 (с)	1.1 (с)	Постоянно преобладающий
<i>Leptothorax acervorum</i> Fabricius, 1781	0.3 (н)	0.4 (с)	0.3 (н)	0.2 (н)	0.9 (с)	Обычный
<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758	0.2 (н)	0.1 (н)	0.3 (н)	0.2 (н)	0.6 (с)	Обычный
<i>M. rubra</i> Nylander, 1846	–	–	–	0.2 (н)	–	Редкий
<i>F. sanguinea</i> Latreille, 1798	+	0.1 (н)	+	0.2 (н)	0.3 (н)	Редкий
<i>M. schencki</i> Emery, 1895	0.2 (н)	0.1 (н)	+	+	–	Редкий
<i>Tetramorium caespitum</i> Linnaeus, 1758	1.3 (в)	0.1 (н)	0.1 (н)	+	–	Неустойчивый уровень обилия
<i>L. alienus</i> Foerster, 1850	1.3 (в)	–	–	+	–	Неустойчивый уровень обилия
<i>L. flavus</i> Fabricius, 1781	–	0.4 (с)	+	+	+	Неустойчивый уровень обилия
<i>M. sulcinodis</i> Nylander, 1846	–	0.6 (с)	0.4 (н)	1.0 (с)	0.3 (н)	Неустойчивый уровень обилия
<i>L. muscorum</i> Nylander, 1846	–	0.6 (с)	+	–	0.6 (с)	Неустойчивый уровень обилия
Общая плотность гнезд	8.3	8.5	8.5	12.2	11.0	
Число видов	11	12	12	13	10	

Примечание. Знаком «+» обозначены виды, зарегистрированные вне площадочного учета. Буква после числа обозначает уровень обилия вида в данный год: в – высокое, с – среднее, н – низкое.

На гари 2 вида из числа постоянно преобладающих в контроле сохранили аналогичную позицию (*Lasius platythorax* и *Myrmica lonae*). Плотность населения 2 других стала неустойчивой, причем для *M. ruginodis* явно выражена тенденция к уменьшению обилия в ряду лет. Обычные и редкие на контрольном участке виды на гари редки. *Lasius alienus* (Foerster), *L. flavus* (Fabricius), *Leptothorax muscorum* (Nylander) и *Myrmica sulcinodis* Nylander, плотность поселения которых в контроле неустойчива, на гари также стали редкими. Обилие *T. caespitum* на гари также неустойчиво, как и на контрольном участке, но если в ненарушенном сосняке число его поселений уменьшается, то на гари – стремительно увеличивается.

Таблица 2. Динамика плотности поселения муравьев на гари.

Уровень обилия в ряду лет в контроле	Вид	Плотность гнезд на гари					Уровень обилия в ряду лет на гари
		2006 г.	2007 г.	2008г.	2009 г.	2010 г.	
Постоянно преобладающие	<i>Lasius platythorax</i> Seifert, 1991	1.0 (с)	0.9 (в)	1.1 (в)	2.9 (в)	1.3 (с)	Постоянно преобладающий
	<i>M. lonae</i> Finci, 1926	1.3 (в)	0.4 (с)	0.6 (с)	1.8 (с)	2.4 (в)	Постоянно преобладающий
	<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846	1.4 (в)	0.5 (с)	1.1 (в)	0.2 (н)	0.8 (с)	Неустойчивый уровень обилия
	<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846	0.7 (с)	–	+	0.2 (н)	0.3 (н)	Неустойчивый уровень обилия
обычные	<i>Leptothorax acervorum</i> Fabricius, 1781	–	0.1 (н)	0.2 (н)	–	–	Редкий
	<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758	–	0.05 (н)	0.2 (н)	+	0.3 (н)	Редкий
редкие	<i>M. rubra</i> Nylander, 1846	0.1 (н)	0.05 (н)	–	–	–	Редкий
	<i>F. sanguinea</i> Latreille, 1798	+	+	0.2 (н)	0.7 (н)	–	Редкий
	<i>M. schencki</i> Emery, 1895	–	0.05 (н)	–	0.4 (н)	0.5 (н)	Редкий
Непостоянный уровень обилия	<i>Tetramorium caespitum</i> Linnaeus, 1758	0.4 (н)	0.5 (с)	2.2 (в)	4.9 (в)	3.7 (в)	Неустойчивый уровень обилия
	<i>L. alienus</i> Foerster, 1850	0.2 (н)	+	–	–	0.3 (н)	Редкий
	<i>L. flavus</i> Fabricius, 1781	–	+	–	0.2 (н)	0.3 (н)	Редкий
	<i>M. sulcinodis</i> Nylander, 1846	–	0.05 (н)	+	+	–	Редкий
	<i>L. muscorum</i> Nylander, 1846	–	–	0.1 (н)	–	–	Редкий
	<i>Lasius carnolicus</i> Mayr, 1861	–	–	–	–	0.3 (н)	Редкий
	Общая плотность населения	5.1	2.8	6.0	11.8	9.6	
	Число видов	8	12	10	10	10	

Примечание. Принятые обозначения как в табл. 1.

Таким образом, основу населения муравьев нарушенной территории составляют часть многочисленных в природном сосняке видов и 1 вид, плотность поселения которого в контроле неустойчива.

Обсуждение

Как для видов с неустойчивым обилием, так и для постоянно преобладающих видов характерно изменение плотности поселения в ряду лет. Для некоторых из них такие изменения согласуются с изменением количества осадков и температурного режима (табл. 3) Хотя коэффициенты корреляции статистически достоверны на 5-процентном уровне значимости лишь для *Lasius platythorax* и *Myrmica lobicornis*, продолжающийся характер исследования позволяет надеяться, что в будущем связь динамики обилия с погодными условиями будет достоверно установлена для большинства видов.

Таблица 3. Корреляция между динамикой плотности поселения наиболее многочисленных видов муравьев и погодными условиями начала лета (для каждого вида приведены коэффициенты корреляции с погодными условиями того месяца, для которого получено наибольшее значение этого коэффициента).

Вид	Экологическая группа (по Арнольди, 1968)	Коэффициенты корреляции рангов			
		контроль		гарь	
		Сумма осадков	Сумма среднесуточных температур	Сумма осадков	Сумма среднесуточных температур
<i>Lasius platythorax</i>	мезофил, мезотерм	1.0* (май) 0.70 (июнь)	-0.30 (май) 0.90 (июнь)	0.35 (май)	0.45 (май)
<i>Myrmica lobicornis</i>	мезофил, микротерм	0.35 (май)	0.95* (май)	-0.90 (май) -0.30 (июнь)	-0.4 (май) 1* (июнь)
<i>M. sulcinodis</i>	мезофил, микротерм	0.80 (май) 0.10 (июнь)	0.70 (май) -0.90 (июнь)	0.25 (май)	0.65 (май)
<i>M. lonae</i>	мезогемиксерофил, мезомакротерм	-0.30 (май)	0.70 (май)	-0.2 (май)	-0.3 (июнь)
<i>Leptothorax acervorum</i>	мезофил, микротерм	0.83 (июнь)	-0.33 (июнь)	0.25 (май)	0.65 (май)
<i>L. muscorum</i>	мезофил, микромезотерм	0.88 (июнь)	0.08 (июнь)	0 (май)	0.3 (май)
<i>Lasius flavus</i>	мезофил, мезотерм	0.75 (май)	0.25 (май)	0.65 (май)	0.45 (май)
<i>L. alienus</i>	гемиксерофил, мезомакротерм	-0.75 (июнь)	0.75 (июнь)	0.45 (июнь)	0.45 (июнь)
<i>T. caespitum</i>	гемиксерофил, мезомакротерм	0.43 (июнь)	0.63 (июнь)	0.4 (май)	0.5 (май)
<i>Formica fusca</i>	мезофил, микромезотерм	0.55 (июнь)	-0.15 (июнь)	0.85 (июнь)	0.25 (июнь)
<i>M. ruginodis</i>	мезофил, мезотерм	-0.20 (июнь)	-0.20 (июнь)	-0.70 (май)	-0.70 (май)

Примечание. Звездочкой (*) помечен коэффициент корреляции статистически достоверный на 5 % уровне значимости. Полужирным шрифтом выделены высокие значения коэффициентов корреляции.

Уже сейчас видно, что на контрольном участке плотность поселения *Lasius platythorax* положительно коррелирует с количеством осадков в мае, а *Myrmica lobicornis* – с суммами среднесуточных температур июня. Для видов *Leptothorax* важно наличие большого количества осадков в

июне, для *Lasius flavus* – в мае. Гнезда *L. alienus* были отмечены в 2006 г, когда в июне было тепло и сухо. Максимальные значения обилия *Tetramorium caespitum* и *Myrmica lonae* тоже отмечены в теплые годы. Плотность поселения *Formica fusca*, по-видимому, возрастает в годы с большим количеством осадков в мае ($r_s = 0.55$). Сложнее всего интерпретировать динамику обилия *Myrmica sulcinodis*: вероятно температуры июня имеют для него решающее значение ($r_s = 0.90$). Для остальных видов коэффициенты корреляции невелики. Особенно обращает на себя внимание отсутствие связи с погодными условиями динамики обилия *M. ruginodis* – наиболее многочисленного на контрольном участке вида.

Согласованность динамики обилия видов муравьев с погодными условиями, выявленная для контрольного участка, в большинстве случаев соответствует экологическим характеристикам, которые дал этим видам К.В. Арнольди (1968). Плотность поселения влаголюбивых видов *Lasius platythorax*, *L. flavus*, *Leptothorax acervorum*, *L. muscorum* и *Formica fusca* положительно коррелирует с количеством осадков; напротив, мезогемиксерофилов *Tetramorium caespitum* и *Lasius alienus* становится больше в сухие годы. Динамика теплолюбивых *Tetramorium caespitum*, *Lasius alienus* и *Myrmica lonae*, а также *L. platythorax* положительно коррелирует с температурным режимом начала лета. Отрицательная связь с суммами среднесуточных температур показана для микротерма *Myrmica sulcinodis*. Вместе с тем необычно, что плотность поселения микротерма *Myrmica lobicornis* увеличивается при возрастании суммы среднесуточных температур мая ($r_s = 0.95$).

На пострадавшей от огня территории характер годовой динамики обилия большинства видов меняется. Лишь для *Myrmica lobicornis* так же как и на контрольном участке выявлена положительная корреляция с суммами среднесуточных температур; однако на гари значение имеют температуры июня, а не мая, как в контроле. Интересно, что на гари согласуется с изменением погодных условий динамика *Myrmica ruginodis*: плотность ее поселения возрастает в сухие, прохладные годы.

Таким образом, в ненарушенном сосняке динамика плотности поселения большинства наиболее многочисленных видов согласуется с изменениями погодных условий в ряду лет. Наблюдаемые связи согласуются с экологическими характеристиками видов. На гари такая согласованность сохраняется лишь для 1 вида, а для 5 видов связь динамики обилия с погодными условиями не прослеживается. Наконец, динамика обилия *Myrmica ruginodis* согласуется с изменением погодных условий в ряду лет только на гари.

Литература

- Арнольди К.В. 1968. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // *Зоологический журнал*, **47**(8): 1155–1178.
- Захаров А.А., Горюнов Д.Н. 2009. Общие методы полевых экологических исследований // В кн.: *Муравьи и защита леса. Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума*. Нижний Новгород: 247–256.
- Лакин Г.Ф. 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 293 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Количественные методы в фаунистических исследованиях. М.: Наука: 187 с.
- Федосеева Е.Б. 1998. Формирование территориальных структур в поликалической системе муравьев *Myrmica rubra* // *Муравьи и защита леса. Материалы X Всероссийского мирмекологического симпозиума*. М.: 53–57.

Оперирование цветков шмелями *Bombus Latr.* (Hymenoptera: Apidae) при фуражировке

И.Б. Попов

The flowers robbing caused by bumblebees *Bombus Latr.* (Hymenoptera: Apidae) foraging

I.B. Popov

Кубанский государственный аграрный университет, ул. Калинина, 13, Краснодар, Россия.

Kuban State Agrarian University, Kalinin str., 13, Krasnodar, Russia. E-mail: ibento@yandex.ru

Резюме. Подводятся предварительные итоги изучения оперирования растений шмелями на Северо-Западном Кавказе. Из 352 видов кормовых растений, достоверно посещаемых шмелями, оперированию подвергаются не менее 144, что составляет 41 %. Из 19 видов шмелей наиболее активными операторами являются: *Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius*, *B. eriophorus*. На количество и расположение перфораций влияет форма и размер венчика. Шмели способны индивидуально обучаться оперированию цветков.

Ключевые слова. Шмели, кормовые растения, цветки, оперирование, обучение.

Abstract. Preliminary results of study on flowers robbing by bumblebees in the North-West Caucasus are presented. Not less than 144 species of fodder plants (41 %) of 352 totally visited by bumblebees are robbed. *Bombus terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* and *B. eriophorus* are the most active robbers of 19 studied species. Quantity and deposition of perforations are caused by shape and dimension of corolla. Bumblebees could be trained individually for flowers robbing.

Key words. Bumblebees, forage plants, flowers, robbing, training.

Введение

Шмели являются общепризнанными лидерами среди насекомых-опылителей. Их численность и соответственно значение как опылителей наиболее велики в бореальных и горных экосистемах, где они зачастую являются практически единственными опылителями энтомофильных растений. Некоторые длинновенчиковые растения просто не способны существовать при отсутствии шмелей – например, некоторые виды рода *Aconitum* (Ranunculaceae) (Løken, 1950, 1961). Однако в случаях, когда длина хоботка не позволяет достать нектар путем нормального (правильного) проникновения в венчик цветка, многие виды шмелей прогрызают венчик в районе нектарников. Даже при посещении классической «шмелиной» культуры (красного клевера) доля операторов составляет почти 50 % (Купчикова, 1954). Подобное явление не способствует опылению, поскольку шмели не касаются пыльников и рыльца пестика. Это явление достаточно распространено

ное, играет огромную роль как для шмелей, так и для популяций многих энтомофильных растений, поэтому требует всестороннего изучения.

Материал и методика

Исследования проводились на территории Краснодарского края, Республики Адыгея и Республики Карачаево-Черкесия в 1993–2010 гг. Основные результаты по данной теме были получены за последние 3 года в ходе проведения научных энтомологических экспедиций в Кавказский государственный природный биосферный заповедник (КГПБЗ) в долину реки Имеретинки и плато Лагонаки. Изучались трофические связи 28 видов шмелей рода *Bombus* Latr., обитающих на Северо-Западном Кавказе, из которых наиболее полно исследованы 18 видов: *B. lucorum* (L.), *B. terrestris* (L.), *B. soroensis* F., *B. proteus* Gerstaecker, *B. lapidarius* (L.), *B. eriophorus* Klug, *B. portchinsky* Rad., *B. hortorum* (L.), *B. argillaceus* Scopoli, *B. pratorum* (L.), *B. haematurus* Kriechb., *B. subterraneus* (L.), *B. pascuorum* Scopoli, *B. silvarum* (L.), *B. muscorum* (L.), *B. zonatus* Smith, *B. humilis* Illiger, *B. mlokosiewitzii* Rad. (Попов, 2009, 2010а, 2010б). Изучение трофических связей очень важного с точки зрения оперирования *B. wurflenii* Rad. еще продолжается. Исследования проводились методом маршрутных и стационарных наблюдений за поведением различных каст шмелей на цветках различных растений. По данной теме основное значение имели наблюдения на нескольких видах аконита (*Aconitum orientale* Mill., *A. confertiflorum* Vorosch., *A. nasutum* Fisch. ex Reichb.), буквице крупноцветковой (*Betonica grandiflora* Willd.), окопниках (*Symphytum officinale* L., *S. asperum* Lepch., *S. caucasicum* Bieb., *S. tauricum* Willd.), яснотке пятнистой (*Lamium maculatum* L.). Определение кормовых растений проводилось по И.С. Косенко (1970).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края (проект № 09–04–96554) и Федерального агентства по образованию РФ (проект № 2996).

Результаты и обсуждение

Оперирование или «ограбление» цветков (отбор нектара через прогрызенные отверстия в венчике) является достаточно распространенным явлением. На Северо-Западном Кавказе оперативная деятельность не наблюдалась лишь у 3 длиннохоботковых видов шмелей (*Bombus argillaceus*, *B. hortorum* и *B. portchinsky*) из 18 с достаточно полно изученными трофическими связями. Наиболее активными операторами являются *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* и *B. eriophorus*. У этих видов «грабежом» цветков занимаются не только рабочие особи, как это характерно для большинства остальных видов, но и самки и даже самцы (у *B. lapidarius*).

Наиболее подвержены оперированию растения, цветки которых имеют длинный венчик или глубоко спрятанные нектарники – как правило, это представители семейств Ranunculaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae и Boraginaceae. При этом, однако, наблюдаются различия в поведении самок шмелей, которые посещают кормовые растения с различной целью. Так, например, самки *B. terrestris* посещают растения *Lamium maculatum* для собственного пропитания, а также для сбора пыльцы. При сборе пыльцы все самки проникают в цветок правильно, а при добывании исключительно нектара предпочитают их оперировать. При осмотре 211 цветков яснотки (май, массовое цветение) только 70 оказалось без перфораций, 102 цветка содержали 1 прогрызенное отверстие (из которых 98 располагались сбоку венчика в 5–6 мм от его основания и 4 – сверху на том же расстоянии). Два отверстия имели 39 цветков, причем у 33 из них перфорации располагались по разным сторонам венчика, у 5 – на одной стороне, но на разном расстоянии от основания, и в 1 случае перфорации располагались сбоку и сверху. При наблюдениях за фуражирующими самками все случаи «грабежа» производились сбоку: видимо строение соцветия таково, что крупным шмелям неудобно оперировать растения с верхней стороны из-за близкого расположения соседнего (находящегося выше) цветка, равно как и использовать перфорации, расположенные в верхней части венчика. Сам факт наличия подобного расположения небольшого числа перфораций может свидетельствовать об индивидуальном обучении шмелей при оперировании растений, что гораздо



Рис. 1. Самка *B. wurflenii* отбирает нектар из цветка аконита восточного через перфорацию на шлеме венчика.

нагляднее демонстрируется при фуражировке на *Aconitum nasutum*. Оперирование цветка яснотки занимает 22–46 с, использование готовой перфорации – 2–4 с, правильное проникновение в цветок 4–7 с. Таким образом, сбор нектара через отверстия на боках венчика в целом оказывается выгоднее по времени, чем правильное проникновение, что также вписывается в стратегию оптимальной фуражировки. Всего фуражиры *B. terrestris* оперируют более 50 видов растений из 176, на которых они были отмечены.

В лесной зоне основным оператором является *B. lucorum*. Результаты его деятельности наглядно показали исследования цветков *Symphytum* sp. Из 700 обследованных цветков разного воз-



Рис. 2. Фуражир *B. eriophorus* отбирает нектар из цветков *Betonica grandiflora*.

раста без следов деятельности шмелей оказалось лишь 63 самых молодых (часть из которых еще даже не раскрылась) цветка, 144 цветка имели одно прогрызенное отверстие, 360 – два, 217 – три, 14 – четыре и 2 цветка – шесть (91 % поврежденных цветков). Этими отверстиями в дальнейшем пользуются фуражиры не только *B. lucorum*, но и других более длиннохоботных видов (*B. lapidarius*, *B. pratorum*, *B. haematurus*, *B. subterraneus*, *B. pascuorum*). Подобное использование растений окопника является достаточно распространенным явлением (Горбунов, 2001). Однако все цветки окопника крымского (*Symphytum tauricum*) посещались самками *B. lucorum* правильно, несмотря на одинаковую с другими видами глубину венчика. Возможно это связано с одновременным сбором нектара и пыльцы. Из 192 видов кормовых растений *B. lucorum* оперированию подвергаются более 60.

В субальпике и альпике количество видов шмелей-операторов выше, поскольку в этих зонах преобладают растения с длинновенчиковыми цветками. Здесь наиболее активным оператором является *B. wurflenii*, который ни разу не был замечен правильно проникающим в венчики цветков, не относящихся к сем. Asteraceae. Наиболее наглядно оперативная деятельность этого вида шмеля проявляется при посещении аконита. На цветки *Aconitum orientale* фуражиры *B. wurflenii* садятся сбоку, причем выбирают изначально уже перфорированный цветок, который заметно отличается от остальных более темным цветом венчика вокруг прогрызенного отверстия (рис. 1). По соцветию эти шмели движутся беспорядочно, в отличие от *B. portchinsky*, который во всех случаях посещает цветки аконита правильно, движется по соцветию спирально снизу вверх против часовой стрелки и никогда не пользуется уже сделанными перфорациями. Кроме *B. wurflenii* перфорациями на аконите пользуются *B. lucorum*, *B. humilis* и *B. eriophorus*. Из 247 цветков *Aconitum nasutum* (14 соцветий) 36 цветков содержали по одному прогрызенному отверстию, 48 – по два, 29 – по три, 9 – по четыре и 8 – по пять; таким образом оказалось повреждено более 52 % цветков, большая часть которых располагалась на боковых побегах.

Перфорации располагались не только на шпорце, содержащем нектарники, но и на лепестках у устья венчика. По-видимому, молодые шмели приобретают индивидуальный опыт, пробуя грызть разные части цветка в поисках нектара. При этом даже отверстия, прогрызенные на шлеме венчика, не все позволяли доставать нектар. Всего функциональные отверстия составляли 64 % от общего количества перфораций, что также свидетельствует в пользу возможности индивидуального обучения молодых шмелей. В отличие от *Betonica grandiflora* (Lamiaceae), прооперированные шмелями цветки в большинстве своем способны формировать семена – это, возможно, происходит благодаря параллельному опылению их фуражирами *B. portchinsky*.



Рис. 3. Перфорации на венчиках *Betonica grandiflora* (указаны стрелками).

Несколько иной принцип оперирования используют фуражиры *B. lucorum* и *B. eriophorus* при посещении цветков *Veronica grandiflora*. Шмели даже не делают попыток проникать в цветок правильно, сразу садятся на вершину соцветия и движутся вниз по спирали вокруг стебля против часовой стрелки, последовательно отбирая нектар из отверстий в основании венчиков (рис. 2). В этом случае перфорации располагаются всегда с верхней стороны венчика. Большинство цветков содержат по одной перфорации примерно в 7–9 мм от основания венчика, из них 2.7 % цветков имеют вторую перфорацию на расстоянии 22–23 мм от основания венчика. Если первое отверстие позволяет всем шмелям нормально доставать нектар, то второе просто не имеет значения, и нами не было отмечено ни одного случая его использования. Общее число перфорированных цветков составляет до 80 % в июле и до 98 % в конце августа (рис. 3). Нами было отмечено усыхание венчиков перфорированных цветков без образования семян.

Выводы

Оперирование растений или вторичное использование отверстий, прогрызенных другими видами шмелей, является достаточно распространенным явлением. Всего из 352 видов растений, достоверно посещаемых шмелями на Северо-Западном Кавказе, оперированию подвергаются не менее 144, что составляет 41 %. Из 19 видов шмелей с длинными хоботками с наиболее полно изученными трофическими связями на Северо-Западном Кавказе не оперируют растения лишь 3 вида: *Bombus argillaceus*, *B. subterraneus* и *B. portchinsky*. Наиболее активными операторами являются короткохоботковые виды *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. wurflenii*, *B. lapidarius* и *B. eriophorus*. Некоторые шмели не прогрызают отверстия самостоятельно, а пользуются цветками, перфорированными другими видами; при этом они как и основные операторы не участвуют в опылении растений.

Шмели способны обучаться правильному перфорированию цветков различных видов растений. Об этом свидетельствует разнообразное расположение перфораций на венчиках кормовых растений.

Литература

- Горбунов П. С. 2001. Индивидуальная фуражировка шмелей // *Полевые и экспериментальные биологические исследования*. Омск, 5: 51–73.
- Косенко И. С. 1970. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос. 614 с.
- Купчикова Л. М. 1954. Опыление красного клевера шмелями в Коми АССР // *Труды Коми филиала Академии наук СССР*, 2: 83–90.
- Попов И. Б. 2009. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 1 (подроды *Kallobombus* Dalla Torre и *Megabombus* Dalla Torre) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 6(21): 71–76.
- Попов И. Б. 2010а. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 2 (подроды: *Bombus* Latreille, *Alpigenobombus* Skorikov, *Cullumanobombus* Vogt, *Melanobombus* Dalla Torre, *Pyrobombus* Dalla Torre) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 6(21): 71–76.
- Попов И. Б. 2010б. Трофические связи шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) Северо-Западного Кавказа. Сообщение 3 (подроды: *Subterraneobombus* Vogt, *Thoracobombus* Dalla Torre, *Rhodobombus* Dalla Torre, *Mendacibombus* Skorikov) // *Труды Кубанского государственного аграрного университета*, 3(24): 35–40.
- Løken A. 1950. Bumble bees in Relation to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord) // *Norsk entomologisk Tidsskrift*, 8: 1–16.
- Løken A. 1961. *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee (Hymenoptera, Apidae) // *XI International Congress für Entomologie*, 1: 598–603.

Шмели (Hymenoptera: Apidae, *Bombus Latr.*) по градиенту антропогенных преобразований ландшафтов в дельте Северной Двины

Г.С. Потапов

Bumblebees (Hymenoptera: Apidae, *Bombus Latr.*) on a gradient of the anthropogenic transformation of landscapes in the delta of Northern Dvina

G.S. Potapov

Институт экологических проблем Севера Уральского отделения РАН, ул. Набережная Северной Двины, 23, Архангельск 163000, Россия.

Institute of Ecological Problems of the North, Naberezhnaya Severnoy Dviny street, 23, Arkhangelsk 163000, Russia. E-mail: grigorij-potapov@yandex.ru

Резюме. Фауна шмелей *Bombus Latr.* в дельте реки Северная Двина насчитывает 23 вида. По материалам исследований изучена структура топических комплексов шмелей. Выявлены факторы, обуславливавшие видовой состав в конкретных биотопах и роль антропогенных преобразований ландшафтов для популяций шмелей в исследуемом регионе.

Ключевые слова. Шмели, *Bombus Latr.*, топические комплексы, антропогенное воздействие, дельта Северной Двины.

Abstract. The fauna of bumblebees *Bombus Latr.* in the delta of Northern Dvina River has 23 species. The structure of topical complexes of bumblebees was being investigated. The factors which causing the species composition in specific habitats and the role of anthropogenic transformation of landscapes for the populations of bumblebees were studied in discussed region.

Key words. Bumblebees, *Bombus Latr.*, topical complexes, anthropogenic influence, delta of Northern Dvina.

Введение

Шмели играют важную роль в экосистемах как опылители большого числа дикорастущих и культурных растений. В течение последних десятилетий наблюдается повышенный интерес к проблеме воздействия антропогенных факторов на популяции шмелей в различных регионах мира. Антропогенная нагрузка, т.е. увеличение урбанизированности экосистем и сельскохозяйственная деятельность, подразумевает интенсивную модификацию окружающей среды и разрушение естественных местообитаний. Шмели в этом плане являются особенно уязвимой таксономической группой в связи с особенностями их гнездования, потому что для них пригодны только те участки поверхности, которые не подверглись какому-либо чрезмерному антропогенному воздействию (McFrederick, LeBuhn, 2005).

Хозяйственная деятельность людей в Архангельской области в последние десятилетия сопровождалась нарастающим антропогенным влиянием на экосистемы. Преобразование таежных терри-

торий в низовьях Северной Двины привело к росту числа и размеров поселений, развитию транспортной сети, увеличению площадей сельскохозяйственных земель. Очевидно, что антропогенная нагрузка стала важнейшим фактором, влияющим на популяции шмелей в исследуемом регионе.

Последствия процессов антропогенного изменения ландшафтов на популяции шмелей определяются следующим (Ahrné, Bengtsson, 2009):

1) Прежде всего это разрушение естественных участков поверхности, необходимых для постройки гнезда у шмелей. В качестве мест для устройства гнезд шмелями используются заброшенные норы мелких млекопитающих (в основном мышевидных грызунов), пустоты под корнями деревьев и пней и т.д. Понятно, что например интенсивная сельскохозяйственная деятельность сказывается очень негативно на популяциях шмелей.

2) Второй аспект определяется тем, что некоторые урбанизированные участки (такие как сельские сады, края поселковых дорог и другие подобные ландшафты) характеризуются повышенным видовым богатством цветущих растений, используемых шмелями в качестве источника пищи, и поэтому рассматриваются как благоприятные для изучаемой таксономической группы.

3) В-третьих, необходимо отметить, что антропогенные изменения местообитаний сказываются неодинаково на разные виды шмелей. Причина этого дифференцированного влияния не всегда ясна, но обычно ее приписывают специфическим чертам конкретного вида: пищевой специализации (Ahrné, Bengtsson, 2009), влиянию химического загрязнения (Kleefman, 2002), времени активности, численности колонии, дистанции фуражировки, географическому распространению.

Материал и методика

Исследования проводились в течение 2007–2010 гг. в различных географических пунктах Приморского и Холмогорского районов Архангельской области. Такие многолетние наблюдения позволили в достаточной степени выявить видовой состав шмелей характеризуемой местности и изучить факторы, влияющие на топические комплексы шмелей.

Основным методом полевых исследований, который широко применяется в современных энтомологических исследованиях, был последовательный безвыборочный вылов видов в различных местообитаниях с помощью энтомологического сачка (Татаринов, Долгин, 2001). При этом регистрировалась связь шмелей с энтомофильными растениями путем отлова особей на цветках (Suhail, Sabir, 2009) в отдельные морилки (по количеству кормовых цветущих растений на биотопе). С целью корректного сравнения плотности фуражирующих особей шмелей на число соцветий на биотопе каждый сбор проводился 1 час. Для изучения шмелей необходимо было проводить именно полные сборы, а не наблюдения в поле, поскольку большинство видов можно достоверно определить лишь в лаборатории с применением оптики.

В конкретном районе выбирали антропогенно трансформированные местообитания – вырубки лесов, суходольные луга, обочины дорог, сельские сады и агроценотические участки. Такие биотопы являются доминирующими в низовьях Северной Двины. Изучались также и ненарушенные биотопы – хвойные леса и пойменные ивняки. Во время проведения исследований характеризовалась растительность определенного природно-территориального комплекса на основе геоботанических описаний, описывались формы микрорельефа биотопов, учитывалась связь шмелей с кормовыми цветущими растениями.

Обследованные биоценозы низовьев Северной Двины разделены на 5 природно-территориальных комплексов (ПТК), которые выделялись по характеру и особенностям представленной растительности и антропогенной трансформации ландшафта.

Определение шмелей проводилось на основе работ А. Лøкен (1973, 1984) и Д.В. Панфилова (1978). Названия видов и подвидов шмелей приведены по современному каталогу мировой фауны трибы *Vombini* (Williams, 1998).

Для оценки количественной структуры фауны наряду с общим числом особей видов в выборке и долевым соотношением между ними использовалась пятибалльная логарифмическая шкала (Песенко, 1982). Для количественной характеристики видовой структуры выборок помимо общего числа видов (S) применялись наиболее используемые в экологических исследованиях ин-

формационные индексы (Magurran, 1988): видового разнообразия Шеннона-Уивера (H'), видового богатства Маргалефа (DMg), доминирования Симпсона (DSm) и Бергера-Паркера (DB-P).

Результаты и обсуждение

Фауна шмелей *Bombus* Latr. дельты Северной Двины включает 23 вида, относящихся к 9 под родам (Табл. 1). Топические комплексы насчитывают от 6 видов шмелей (в малонарушенных хвойных лесах) до 21 вида (в луговых сообществах на вырубках хвойных лесов).

ПТК малонарушенных хвойных лесов по сравнению с другими биотопами имеют незначительное видовое богатство шмелей (это виды типичны для зоны тайги) при крайне низком количестве особей в сборах. Энтомофильные растения (морозка, брусника, марьянник), которые посещаются шмелями, находятся в цветущем состоянии только в июне и начале июля, а после их отцветания в середине июля шмели в данном ПТК больше не встречаются. Решающим фактором, определяющим низкие значения видового богатства и обилия шмелей в рассматриваемом биоценозе, является отсутствие подходящего набора энтомофильных растений на весь летний сезон, необходимых для поддержания и развития шмелиных семей.

В ПТК пойменных ивняков доминирующим видом является *B. lucorum* L. – типичный представитель фауны шмелей в высоких широтах (Болотов, Подболоцкая, 2003). Вполне закономерно также и преобладание в сборах его гнездового паразита – *B. bohemicus* Seidl (Løken, 1984). Таким же доминантом является *B. jonellus* Kirby – вид, типичный для фауны шмелей таежной зоны (Болотов, Подболоцкая, 2003). В целом для пойменных ивняков характерна очень низкая плотность фуражирующих шмелей на число соцветий и число особей в сборах незначительно. Практически единственным энтомофильным растением является дербенник иволистный.

В большинстве агроценологических сообществ преобладают культурные цветковые растения, которые являются хорошими медоносами для шмелей. Плотность фуражирующих шмелей на число соцветий очень высока по сравнению с другими биотопами, но при этом показатели видового богатства остаются незначительными. В основном доминируют 2 вида – *B. hortorum* L. и *B. hypnorum* L., причем преобладание одного из двух видов в конкретном местообитании определяется зависимостью между предпочтением шмеля посещать имеющееся энтомофильное растение на биотопе в соответствии с длиной хоботка у него и длиной венчика цветка. Соответственно, *B. hortorum* с длинным хоботком посещает преимущественно растения с длинным венчиком (например, недотрогу железистую), а короткохоботный *B. hypnorum* – растения с открытым или коротким венчиком (например, шиповник майский). Низкие значения видового богатства определяются небольшим числом специфических форм микрорельефа, необходимых для постройки гнезда у шмелей вследствие интенсивной сельскохозяйственной деятельности.

Довольно своеобразны по видовой структуре топических комплексов шмелей рудерально-луговые ПТК. Наряду с численным преобладанием в сборах типичного эвритопного вида *B. lucorum*, доминантами также являются *B. sichelii* Rad. и его гнездовой паразит *B. rupestris* F. Это объясняется тем, что *B. sichelii* можно отнести к экологической группе, приуроченной к открытым луговым биоценозам. Указанный вид практически отсутствует на растительных сообществах, развивающихся среди вырубок хвойных лесов. В исследуемой местности данные типы лугов сосредоточены по большей части на островах в дельте Северной Двины. Обращает на себя внимание высокое значение индекса видового богатства шмелей, по сравнению с другими вышерассмотренными ПТК. Это объясняется тем, что для рудерально-луговых сообществ в силу того, что они находятся на начальных стадиях сукцессий растительных сообществ, характерно большое количество подходящих для шмелей энтомофильных растений (например, иван-чай узколистый), непрерывно сменяющих друг друга весь летний сезон, что позволяет поддерживать популяции шмелей в стабильном состоянии. Немаловажно также и наличие большого разнообразия форм микрорельефа, способствующих успешному гнездованию шмелей.

Сборы на луговых сообществах в вырубках хвойных лесов характеризуются наибольшим значением видового богатства шмелей, где представлен 21 вид. Доминирующим является *B. pascuorum* Scorpil – широкораспространенный эвритопный вид, типичный для таежной зоны материковой части Архангельской области (Болотов, Подболоцкая, 2003). Также широко распростра-

№ п/п	Вид	ППТК малонарушенных хвойных лесов		ППТК пойменных ивняков			ППТК агроценологических сообществ			Рудерально-луговые ППТК			ППТК луговых сообществ на вырубках хвойных лесов		
		N, экз.	B	N, экз.	Id, %	B	N, экз.	Id, %	B	N, экз.	Id, %	B	N, экз.	Id, %	B
1	<i>B. (Psithyrus) bohemicus</i> Seidl, 1838	-	4	21	19,5	4	-	-	4	0,5	1	28	8,0	3	
2	<i>B. (P.) barbatus</i> (Kirby, 1802)	-	1	1	0,9	1	-	-	18	2,2	3	3	0,9	1	
3	<i>B. (P.) rupestris</i> (Fabricius, 1793)	-	-	-	-	-	-	-	105	12,8	4	2	0,6	1	
4	<i>B. (P.) norvegicus</i> (Sp.-Schn., 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,3	1	
5	<i>B. (P.) flavidus</i> Eversmann, 1852	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,1	1	
6	<i>B. (P.) sylvestris</i> (Lepeletier, 1832)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,6	1	
7	<i>B. (Thoracobombus) muscorum</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	5	0,6	2	13	3,7	3	
8	<i>B. (Th.) schrencki</i> Morawitz, 1881	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,3	1	
9	<i>B. (Th.) ruderarius</i> Müllert, 1776	-	-	-	-	-	-	-	1	0,1	1	-	-	-	
10	<i>B. (Th.) veteranus</i> (Fabricius, 1793)	-	2	5	4,6	2	2	1,2	1	2,6	3	1	0,3	1	
11	<i>B. (Th.) pascoorum</i> (Scopoli, 1763)	7	4	17	15,7	4	11	6,4	3	9	1,1	141	39,9	5	
12	<i>B. (Megabombus) consobrinus</i> Dahlbom, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	2,5	2	
13	<i>B. (M.) hortorum</i> (Linnaeus, 1761)	-	1	2	1,9	1	26	15,1	4	45	5,5	15	4,2	3	
14	<i>B. (Kallobombus) soroeensis</i> (Fabricius, 1777)	-	-	-	-	-	-	-	1	0,1	1	-	-	-	

Таблица 1. Продолжение.

№ п/п	Вид	ПТК малонарушенных хвойных лесов		ПТК пойменных ивняков		ПТК агроценозных сообществ			Рудерально-луговые ПТК			ПТК луговых сообществ на вырубках хвойных лесов				
		N, экз.	Id, %	N, экз.	Id, %	N, экз.	Id, %	B	N, экз.	Id, %	B	N, экз.	Id, %	B		
15	<i>B. (Subterraneobombus) distinguendus</i> Morawitz, 1869	–	1.9	1	–	–	–	–	40	4.9	3	–	–	8	2.3	2
16	<i>B. (Pyrobombus) hurnorum</i> (Linnaeus, 1758)	1	8.3	3	92	53.5	5	2	9	1.1	2	–	–	19	5.4	3
17	<i>B. (P.) singularis</i> Wahlberg, 1854	9	–	–	7	4.1	2	–	–	–	–	–	–	18	5.1	3
18	<i>B. (P.) pratorum</i> (Linnaeus, 1761)	12	–	–	13	7.6	3	3	3	0.4	1	–	–	50	14.2	4
19	<i>B. (P.) jonellus</i> (Kirby, 1802)	2	19.4	4	6	3.5	2	–	13	1.6	2	–	–	38	10.8	4
20	<i>B. (Bombus) sporadicus</i> Nylander, 1848	–	–	–	1	0.6	1	–	1	0.1	1	–	–	3	0.8	1
21	<i>B. (B.) lucorum</i> (Linnaeus, 1761)	4	25	23.1	8	4.7	2	–	345	42.1	5	–	–	44	12.5	4
22	<i>B. (Cullumobombus) semenovii</i> Skorikov, 1910	–	1	0.9	–	–	–	–	6	0.7	2	–	–	1	0.3	1
23	<i>B. (Melanobombus) sichelii</i> Radoszkowski, 1859	–	4	3.7	6	3.5	2	–	190	23.1	4	–	–	6	1.7	2
Всего:		35	108	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	172
Число видов <i>S</i>		6	11	–	10	–	–	–	–	16	–	–	–	–	–	21
Индекс Шеннона-Уивера <i>H'</i>		–	1.97	–	1.58	–	–	–	–	1.76	–	–	–	–	–	2.03
Индекс Маргалефа <i>DMg</i>		–	2.14	–	1.75	–	–	–	–	2.24	–	–	–	–	–	3.41
Индекс Симпсона <i>DSm</i>		–	0.16	–	0.32	–	–	–	–	0.25	–	–	–	–	–	0.21
Индекс Бергера-Паркера <i>DB-P</i>		–	0.23	–	0.53	–	–	–	–	0.42	–	–	–	–	–	0.40

Примечание. *N* – общее число особей в сборах, экз.; *Id* – доля особой вида в сборах, %; *B* – относительное обилие вида по логарифмической шкале Ю.А. Песенко, баллы; ПТК – природно-территориальный комплекс.

ненными в регионе являются виды со средним обилием, но характерна очень низкая численность *B. sichelii* и *B. rupestris* вследствие специфики данного ПТК.

Тот факт, что для вырубок хвойных лесов свойственно значительно более высокое видовое богатство шмелей и число особей в сборах по сравнению с малонарушенными хвойными лесами, объясняется тем, что такие антропогенно преобразованные ландшафты в целом являются более благоприятными местообитаниями для большинства видов шмелей из-за экотонного эффекта. Этим биотопам сопутствует более высокая комплексность, разнообразие местообитаний и большее видовое богатство энтомофильных растений, являющихся важнейшим регулятором численности и видового состава шмелей в конкретном местообитании.

Показатели индексов видового разнообразия Шеннона-Уивера (H'), видового богатства Маргалефа (DMg) и доминирования Симпсона (DSm) и Бергера-Паркера ($DB-P$) доказывают вышеописанные выводы. Наглядно просматривается уменьшение выравненности видового обилия по биотопам: от резкого доминирования одного вида и небольшого видового разнообразия (агроценоотические сообщества) до относительно равномерного распределения обилия при доминировании нескольких видов (рудерально-луговые ПТК и ПТК луговых сообществ на вырубках хвойных лесов). Такое же равномерное распределение обилия характерно и для пойменных ивняков, но при этом плотность фуражирующих шмелей на число соцветий на биотопе остается крайне низкой в силу ландшафтных особенностей данного ПТК, негативно влияющих на возможность гнездования шмелей.

Заключение

Полученные результаты показывают, что влияние умеренной антропогенной трансформации ландшафтов на видовой состав шмелей не всегда является однозначно отрицательным фактором, даже несмотря на уязвимость этой группы для антропогенной нагрузки. Так, наиболее высокое видовое богатство шмелей отмечено на биотопах, подвергавшихся в определенной степени влиянию хозяйственной деятельности человека. Напротив, малонарушенные северотаежные ландшафты характеризуются низким количеством встречающихся видов.

Как уже говорилось выше, это обстоятельство объясняется тем, что антропогенно преобразованные ландшафты низовьев Северной Двины являются более благоприятными местообитаниями для большинства видов шмелей вследствие экотонного эффекта по сравнению с малонарушенными биоценозами (как например хвойные леса, не подвергавшиеся влиянию хозяйственной деятельности человека, луговые сообщества в пойменных ивняках). Также следует отметить тот факт, что высокое видовое богатство шмелей в исследуемом регионе может объясняться и тем обстоятельством, что такие луговые сообщества, являющиеся следствием антропогенных преобразований ландшафтов, представляют собой миграционные пути для проникновения видов, приуроченных к более южным районам и нехарактерных для северной тайги. К таким видам можно отнести *B. ruderarius* Müller и *B. semenoviellus* Skorikov.

С другой стороны, чрезмерное антропогенное влияние на биоценозы приводит к тому, что в биотопах начинают резко доминировать 1 или 2 вида, тогда как численность других остается незначительной. Это, прежде всего, касается агроценоотических ландшафтов.

Также необходимо указать на то, что исследованные природно-территориальные комплексы в дельте Северной Двины различаются по комплексу видов-доминантов, например, по сравнению с луговыми сообществами, развивающимися в условиях карстового ландшафта в хвойных лесах в Пинежском государственном заповеднике (Болотов, Колосова, 2006), где влияние хозяйственной деятельности человека сведено к минимуму. Здесь доминирующими являются стенотопные виды *B. schrencki* Morawitz и *B. consobrinus* Dahlbom, тогда как антропогенно-трансформированным местообитаниям сопутствуют обычно такие эвритопные виды как *B. pascuorum*, *B. lucorum* и *B. hupnorum*. Здесь проявляется эффект дифференцированного влияния антропогенной нагрузки на конкретные виды шмелей.

Таким образом, хозяйственная деятельность человека в дельте Северной Двины привела к довольно существенному изменению топических комплексов шмелей в исследуемом районе Ев-

ропейского Севера России. Указанная проблема представляется перспективной для дальнейших экологических и биогеографических исследований.

Благодарности

Особую благодарность автор выражает М.В. Подболоцкой (Поморский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск) и Ю.С. Колосовой (Институт экологических проблем Севера УрО РАН, Архангельск) за всестороннюю помощь и участие в проведении исследований, а также ценные консультации. Считаю также долгом поблагодарить И.Н. Болотова (Институт экологических проблем Севера УрО РАН) за общее руководство работой и критические замечания. Исследования выполнены при поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы», междисциплинарного проекта Уральского отделения РАН «Ландшафтно-зональные условия и видовое разнообразие беспозвоночных животных на Европейском Севере: оценка роли природных и антропогенных факторов», гранта РФФИ № 10-04-00897.

Литература

- Болотов И.Н., Колосова Ю.С. 2006. Закономерности формирования топических комплексов шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) в условиях северотаежных карстовых ландшафтов на западе Русской равнины // *Экология*, **2**: 1–11.
- Болотов И.Н., Подболоцкая М.В. 2003. Локальные фауны шмелей (Hymenoptera, Apidae: Bombini) Европейского Севера России. Соловецкие острова // *Вестник Поморского университета. Естественные и точные науки*, **1**(3): 74–87.
- Татаринов А.Г., Долгин М.М. 2001. Видовое разнообразие бувоуосых чешуекрылых на европейском Северо-Востоке России. СПб.: Наука. 244 с.
- Панфилов Д.В. 1978. Определительные таблицы видов сем. Apidae – Пчелиные // *Определитель насекомых европейской части СССР*. Л. **3**(1): 508–519.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 182 с.
- Ahrné K., Bengtsson J. 2009. Bumble bees (*Bombus* spp.) along a gradient of increasing urbanization // *PLoS ONE*, **4**(5). Режим доступа: <http://www.plosone.org>.
- Kleefman W. 2002. Massale hommesterfte onder lindes. Giftige nectar of hongersdood door voedselconcurrentie? // *Wetenschapswinkel Biologie*, **57**: 1–32.
- Løken A. 1973. Studies of scandinavian bumble bees (Hymenoptera, Apidae) // *Norwegian Journal of Entomology*, **20**(1): 1–218.
- Løken A. 1984. Scandinavian species of the genus *Psithyrus* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae) // *Entomologica scandinavica*, **23**: 1–45.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press. 179 p.
- McFrederick S., LeBuhn G. 2005. Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? // *Biological conservation*, 1–11. Режим доступа: <http://www.sciencedirect.com>.
- Suhail A., Sabir A., Asghar M., Rafi M., Quadir A. 2009. Geographic distributional patterns of the genus *Bombus* (Bombini, Apidae: Hymenoptera) in northern Pakistan // *Biological Diversity and Conservation*, **2**: 1–9.
- Williams P.H. 1998. An annotated checklist of the bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini) // *Bulletin of the Natural History Museum, Entomology Series*, **67**(1): 79–152.

**Использование искусственных гнезд для изучения биологии
одиночных ос и пчел (Hymenoptera: Vespidae, Pompilidae, Crabronidae,
Colletidae, Megachilidae, Apidae) в окрестностях г. Екатеринбурга**

П.В. Рудоискатель^{1,2}, К.И. Фадеев¹, А.В. Николаенкова¹

**Using of artificial nests for the study of biology of solitary wasps and bees
(Hymenoptera: Vespidae, Pompilidae, Crabronidae, Colletidae,
Megachilidae, Apidae) in the vicinities of Yekaterinburg**

P.V. Rudoiskatel^{1,2}, K.I. Fadeev¹, A.V. Nikolaenkova¹

¹Уральский государственный университет им. А.М. Горького, Екатеринбург, пр. Ленина, 51, 620083, Россия.

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144, Россия.

¹ A.M. Gorky Ural State University, 51 Avenue Lenina, Yekaterinburg, 620083, Russia.

²Institute of Ecology of Plants and Animals, Russian Academy of Sciences, Marta 8 str., 202, Yekaterinburg, 620144, Russia. E-mail: wespen@mail.ru, kfadeev66eumen@list.ru

Резюме. В 2007–2008 гг. с помощью искусственных гнезд впервые для окрестностей г. Екатеринбурга отмечено гнездование в готовых полостях 14 видов ос из 7 родов 3 семейств и представителей 3 семейств пчел. Для 7 родов ос впервые для данной территории указана провизия, запасаемая в гнездах для личинок. Для 4 видов ос установлены их паразиты.

Ключевые слова. Искусственные гнезда, паразиты, одиночные осы и пчелы.

Abstract. The biology of solitary wasps and bees colonizing artificial nests was studied in 2007–2008. Fourteen species of wasps from seven genera of three families and species of three families of bees colonized artificial nests. The provision data were obtained at the first time for this region for seven genera of wasps. The parasites were reared from four species of the wasps.

Key words. Artificial nests, trap nests, parasites, solitary wasps and bees.

Введение

Большая группа одиночных ос и пчел использует для гнездования готовые полости (Малышев, 1917; Фабр, 1914). В качестве таких полостей могут выступать различные стебли отмерших растений (полые или с мягкой сердцевинной), ходы стволовых вредителей, (Малышев, 1931) или высверленные в сухой древесине отверстия. Некоторые складчатокрылые и роющие осы являются потенциальными энтомофагами для борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйств (Благовещенская, 1997) и искусственные гнезда очень важны для их привлечения (Есенбекова, 1998; Иванов и др., 2005; Мариюковская и др., 2001; Колесников, 1974; Budrienė, 2004). Одиночные осы летают за провизией недалеко от гнезда, поэтому использование приманочных гнезд позволяет

создать в нужном месте концентрацию естественных врагов вредителей (Романькова, Романьков, 1986). На Урале исследования с искусственными гнездами ранее не проводились.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы 2007–2008 гг. гнезд жалоносных перепончатокрылых из искусственных гнезд различных конструкций. Общие принципы изготовления приманочных гнезд заимствованы из работ С.И. Мальшева (1931) и К. Кромбейна (Krombein, 1967). Использовались «ульи Фабра» (trap-nest), представляющие собой деревянные ящики (200 x 200 x 100–200 мм) с нависающей крышкой для защиты входных отверстий гнезд от дождя и с гнездовым субстратом внутри. Приманочные гнездовья размещались на стволах деревьев, столбах, стенах хозяйственных построек, заборах и т.п. на высоте 1.5–2 м с различной ориентацией по сторонам света. Гнездовья экспонировались с мая по октябрь. В 2007–2008 гг. на территории биологической станции Уральского университета (Ключи, Сысертского района Свердловской области: 56°35′ с.ш., 60°50′ в.д.) установлено 18 ульев, вмещавших в себя около 10.5 тыс. искусственных гнезд из различных материалов. Для изготовления гнезд применялись отрезки полых стеблей зонтичных (*Pastinaca* sp., *Angelica* sp. и др.) диаметром 1–15 мм как со сквозной полостью, так и с «глухим» отверстием, т.е. ограниченные сзади естественным узлом. Осы и пчелы заселяли гнезда диаметром 2–10 мм и длиной 35–230 мм, но предпочитали заселять трубки длиной от 70 мм и выше. За период 2007–2008 гг. на стационаре биологической станции одиночными осами и пчелами было заселено 893 искусственных гнезда из 10.5 тысяч предложенных (2007 г. – 205, 2008 г. – 688). В 2007 г. отловлены 41 самка ос и 8 самок пчел; выведено из гнезд около 100 экз. ос и 36 экз. пчел. В 2008 году отловлены 39 самок ос и 20 самок пчел, а выведено около 200 экз. ос и 150 экз. пчел.

Заселенность искусственных гнезд жалоносными перепончатокрылыми определялась по наличию пробок и их остатков, а при препарировании – по наличию ячеек, ограниченных перегородками, по остаткам провизии и (или) личинок перепончатокрылых и следам их жизнедеятельности. По составляющим компонентам и характеру содержимого гнезда выявлялась принадлежность его к осам или пчелам. Видовая принадлежность гнезд устанавливалась при определении имаго перепончатокрылых насекомых, пойманных при строительстве или провиантировании заселенных полостей или выведенных из этих гнезд.

Результаты

Предложенные готовые полости заселяли одиночные осы (семейства Vespidae, Crabronidae и Pompilidae) и пчелы (семейства Megachilidae, Colletidae и Apidae). В 2007–2008 гг. отмечено гнездование 8 видов из 2 родов одиночных складчатокрылых ос (Vespidae), 5 видов из 4 родов роющих ос (Crabronidae) и 1 вида дорожных ос (Pompilidae), а также представителей 4 родов пчел (1 род из сем. Megachilidae, представленный 4 видами).

Выведены паразиты жалоносных перепончатокрылых, которые относятся к двукрылым [Diptera: Bombyliidae, Sarcophagidae (?)], перепончатокрылым (Hymenoptera: Ichneumonidae, Torymidae, Eulophidae, Pteromalidae, Gasteruptiidae, Chrysididae, Megachilidae) и жесткокрылым (Coleoptera: Cleridae) насекомым. На основании полученных данных, а также по имеющимся фаунистическим данным для территории Среднего Урала (Рудоискатель и др., 2009, 2010) составлен предварительный список видов одиночных складчатокрылых и роющих ос, привлекаемых искусственными гнездами различных конструкций. В готовых полых стеблях потенциально могут селиться 15 родов и более 48 видов роющих и складчатокрылых ос местной фауны. Сведения о фауне дорожных ос и пчел для изучаемого региона отрывочны и не включены в подсчеты.

В 2007 г. заселяемость искусственных гнезд, представленных полыми стеблями, составила 205 шт. (2 %), из 10.5 тыс. предложенных, а в 2008 г. – 688 шт. (6.5 %). Наиболее эффективно одиночные складчатокрылые и роющие осы заселяют полости, высверленные в сухой древесине. В пос. Метлино (г. Озерск Каслинского р-на Челябинской области: 55°47′ с.ш., 60°59′ в.д.) в стенах старой лаборатории, построенной из бруса, в начале июня 2005 г. было просверлено 1175 отвер-

тий различного диаметра (4–10 мм) и глубиной не менее 60 мм. К началу лета 2006 г. ходы были очищены от остатков прошлогодних гнезд жалоносных перепончатокрылых для выяснения эффективности заселения просверленных ходов одиночными осами и пчелами. К 1-й декаде сентября 2006 г. более 940 (80 %) гнезд были заселены осами и пчелами или имелись следы их гнездования (Рудоискатель, 2006). К сожалению такая конструкция искусственных гнезд исключает возможность изучения особенностей строительства гнезда, состава и количества запасаемой провизии.

В 2007 г. на территории биологической станции Уральского университета искусственные гнезда заселили представители 5 семейств ос и пчел. Основная часть гнезд была заселена роющими осами (Crabronidae: *Passaloecus* Shuckard, *Rhopalum* Kirby и *Crossocerus* Lepageletier et Brullé) в количестве 116 шт. (56.6 %), 1 гнездо оказалось ложно запечатанным (с гнездовой пробкой в незакрытой полости). Складчатокрылые осы (Vespidae: *Ancistrocerus* Wesm. и *Symmorphus* Wesm.) заселили 54 гнезда (26.3 %), 13 трубок оказались ложно запечатанными. Пчелы из семейств Colletidae, Megachilidae и Apidae заселили 26 гнезд (12.7 %), 4 (2 %) и 1 (0.5 %) соответственно. Отмечено гнездование *Megachile* Latreille и *Hylaeus* Fabricius. Выявлено 4 (2 %) случая постройки смешанных гнезд, т.е. первые ячейки закладывались одним видом, а последующие достраивались другим, причем при этом отмечены варианты: осы–осы или осы–пчелы. Гнезда разных видов располагались последовательно друг за другом в одной полости.

В 2008 г. отмечено гнездование представителей дорожных ос (Pompilidae) – 4 гнезда (0.6 %). Однако большинство гнезд принадлежит роющим осам (Crabronidae) – 374 шт. (54.4 %) из родов *Passaloecus* Shuck., *Rhopalum* Kirby и *Trypoxylon* Latreille. Складчатокрылыми осами (Vespidae) из родов *Ancistrocerus* Wesm. и *Symmorphus* Wesm. заселено 136 гнезд (19.8 %). Пчелы из семейств Megachilidae (*Megachile* Latr. и *Chelostoma* Latr.), Colletidae (*Hylaeus* F.) и Apidae заселили 106 (15.4 %), 44 (6.4 %), 14 (2 %) гнезд соответственно. Отмечено 8 (1.6 %) случаев постройки смешанных гнезд. Принадлежность двух (0.3 %) гнезд не определена. Интересно, что в Лазовском заповеднике (Приморский край) в заселенных искусственных гнездах Vespidae составили 70 %, Crabronidae – 20 %, а пчелы – 10 % (Романькова, Романьков, 1986).

1. Род *Passaloecus* Shuckard (Crabronidae).

Для ос рода *Passaloecus* в качестве провизии отмечены тли (Homoptera: Drepanosiphidae, Aphididae; определение О.В. Уховой). Выявлено гнездование *P. monilicornis* Dahlbom и *P. gracilis* (Curtis). Из гнезд *P. monilicornis* выведены паразиты: *Omalus auratus* (Linnaeus) и *O. sareptanus* Mocsáry (Chrysididae), *Lochetica westoni* Bridgman и *Poemenia hectica* (Gravenhorst) (Ichneumonidae; определение Д.Р. Каспаряна). Из гнезд *Passaloecus* sp. (вид не определен) выведены хальциды из рода *Diomorus* Walker (Hymenoptera: Torymidae).

2. Род *Rhopalum* Kirby (Crabronidae).

Выявлено гнездование *Rh. clavipes* (Linnaeus), провизия которого состояла из сеноедов (Psocoptera). В каждой ячейке находилось 25–70 экз. добычи. Выведены паразиты: *Demopheles corruptor* (Taschenberg) (Ichneumonidae; определение Д.Р. Каспаряна), *Ginsiella triarticulata* Erdős (Eulophidae; определение Е.В. Целих), *Diomorus calcaratus* Ness и *D. armatus* (Boheman) (Torymidae; определение Е.В. Целих) (Рудоискатель, Фадеев, 2009). В гнездах ос этого рода обнаружены пупарии паразитических мух сем. Sarcophagidae (?).

3. *Trypoxylon* Latreille (Crabronidae).

Для *T. figulus* (Linnaeus) в качестве провизии отмечены ювенильные стадии пауков-кругопрядов (Aranei: Araneidae; определение Т.К. Туневой), которых в 2 ячейках было запасено 6 и 8 экз. соответственно.

4. *Crossocerus* (Lepageletier et Brullé) (Crabronidae).

Для роющей осы *C. barbipes* (Dahlbom) в качестве провизии отмечены двукрылые (Diptera: Brachycera), причем гнездовые ячейки снабжались добычей в количестве 10 экз.

5. *Dipogon* Fox (Pompilidae).

У вида из рода *Dipogon* в качестве провизии нами были отмечены пауки-бокоходы *Xysticus andax* (Schrank) и *Misumena vatia* (Clerck) (Aranei: Thomisidae; определение Т.К. Туневой). В каждой ячейке гнезда этой осы было запасено по 1 экз. паука.

6. *Symmorphus* Wesmael (Vespidae).

За двухлетний период наблюдений отмечено гнездование *S. angustatus* Zetterstedt, *S. bifasciatus* (Linnaeus), *S. crassicornis* (Panzer), *S. murarius* (Linnaeus) и *S. mutinensis* (Baldini). Для видов рода *Symmorphus* в качестве провизии отмечены личинки жуков-листоедов (Chrysomelidae; определение Ю.Е. Михайлова): *Phratora laticollis* Suffrian, *Ph. vulgatissima* (Linnaeus), *Plagioderma versicolora* (Laicharting) и *Chrysomela vigintipunctata* (Scopoli). Из гнезд *S. mutinensis* извлечена провизия – личинки листоеда *Ph. laticollis* (Рудоискатель, Фадеев, 2009). Из гнезд *S. angustatus* был выведен паразит *Chrysis fulgida* Linnaeus (Chrysididae), а из гнезд *S. mutinensis* – паразит *Ephialtes brevis* Morley (Ichneumonidae, определение Д.Р. Каспаряна).

7. *Ancistrocerus* Wesmael (Vespidae).

Отмечено гнездование следующих видов: *A. antilope* (Panzer), *A. trifasciatus* (Müller) и *A. parietum* (Linnaeus). *A. trifasciatus* и *A. antilope* провиантируют свои гнезда гусеницами листоверток и огневков (Lepidoptera: Tortricidae, Pyralidae).

8. *Megachile* Latreille (Megachilidae).

За двухлетний период наблюдений было зарегистрировано гнездование *M. ligniseca* (Kirby), *M. genalis* Morawitz, *M. lapponica* Thomson и *M. bombycina* (Radoszkowski) (определение А. Д. Ершова). Для пчел рода *Megachile* отмечен паразит: *Coelioxys inermis* (Kirby) (Megachilidae) (определение А.Д. Ершова), *Pteromalus* sp/ (Hymenoptera: Pteromalidae; определение Е.В. Целих) и виды из семейств Cleridae (Coleoptera) и Bombyliidae (Diptera).

9. *Hylaeus* Fabricius (Colletidae).

Для пчел рода *Hylaeus* F. отмечены паразиты рода *Gasteruption* Latreille (Hymenoptera: Gasteruptionidae).

Заключение

Метод изучения биологии одиночных складчатокрылых и роющих ос с помощью искусственных гнезд различных конструкций позволил выявить в окрестностях г. Екатеринбурга 14 видов одиночных ос, из которых *Symmorphus angustatus* Zett. ранее не был отмечен в сборах сачком и ловушками Малеза и Мерике. Выяснена успешность заселения одиночными складчатокрылыми и роющими осами искусственных гнездовий, изготовленных их стеблей зонтичных. В условиях южной тайги Среднего Урала для 2 видов складчатокрылых ос определен видовой состав провизии (4 вида), а для 4 видов ос выяснен видовой состав их паразитов (10 видов).

Благодарности

Авторы благодарны Д.Р. Каспаряну (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), А.Д. Ершову (УрГУ, Екатеринбург), Ю.Е. Михайлову (УГЛТУ, Екатеринбург), Т.К. Туновой (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург), О.В. Уховой (УрГУ, Екатеринбург) и Е.В. Целих (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за определение материала.

Работа выполнена при поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4) и научно-образовательных центров (контракт 02.740.11.0279).

Литература

- Благовещенская Н.Н. 1997. Биоэкология жалящих перепончатокрылых Ульяновской области (опылителей растений и энтомофагов – защитников урожая). Ульяновск: Симбирская книга. 232 с.
- Есенбекова П.А. 1998. Роющие осы (Hymenoptera, Sphecidae) – энтомофаги равнокрылых (Homoptera: Cicadinea, Aphidinea) в Юго-Восточном Казахстане // Автореферат диссертации ... кандидата биологических наук. Алматы. 21 с.
- Иванов С.П., Амолин А.В., Фатерыга А.В. 2005. Гнездование реликтовой осы *Discoelius dufourii* Lepelletier, 1841 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) // *Кавказский энтомологический бюллетень*, 1(2): 171–178.
- Колесников В.А. 1974. Пемфредоновые осы – защитники сада // *Защита растений*, 6: 27–28.

- Малышев С.И. 1917. Къ вопросу о классификации пчелиныхъ и осиныхъ гнѣздъ // *Русское энтомологическое обозрение*, **17**: 1–16.
- Малышев С.И. 1931. Наставления к собиранію и изученію гнѣзд пчел и некоторыхъ другихъ перепончатокрылыхъ. (Наставления для собиранія зоологическихъ коллекцій, **17**). Л.: АН СССР. 81 с.
- Мариковская Т.П., Есенбекова П.А., Казенас В.Л. 2001. Сохранение биоразнообразия жалящихъ перепончатокрылыхъ (Hymenoptera) в антропогенныхъ биотопахъ Юго-Восточного Казахстана с помощью искусственныхъ гнѣздилищъ // *Структура та функціональна роль тваринного населення в природнихъ та трансформованихъ екосистемахъ: Тези I міжнародної наукової конференції*. Дніпропетровськ: 80–82.
- Романькова Т.Г., Романьков А.В. 1986. Использование приманочныхъ гнѣзд для изучения жалящихъ перепончатокрылыхъ (Hymenoptera, Aculeata) в Приморскомъ краѣ // *Перепончатокрылые Восточной Сибири и Дальнего Востока*. Владивосток: 130–137.
- Рудоискатель П.В. 2006. К изученію фауны складчатокрылыхъ ос (Hymenoptera, Vespidae) в Восточно-Уральскомъ заповедникѣ // *Экология Южной Сибири и сопредельныхъ территорий*. Абакан, **1**(10): 102–103.
- Рудоискатель П.В., Фадеев К.И. 2008. Опыт использования искусственныхъ гнѣздовий для изучения биологии некоторыхъ складчатокрылыхъ и роющихъ ос (Hymenoptera: Vespidae; Sphecidae) в окрестностяхъ г. Екатеринбургa // *Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Материалы конференции молодыхъ ученых*. Екатеринбург: 253–257.
- Рудоискатель П.В., Николаенкова А.В., Фадеев К.И. 2009. Фауна и экология складчатокрылыхъ ос (Hymenoptera, Vespidae) г. Екатеринбургa // *Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития. Материалы IV международной научно-практической конференции*, **4**: 294–298.
- Рудоискатель П.В., Николаенкова А.В., Фадеев К.И. 2010. Фауна и экология роющихъ ос (Hymenoptera: Sphecidae, Crabronidae) Свердловской области // *Проблемы и перспективы развития. Материалы V международной научно-практической конференции*. Ишим, **5**: 160–162.
- Фабр Ж.А. 1914. Инстинкт и нравы насекомых. Из «энтомологическихъ воспоминаній Фабра». СПб: Издательство А. Ф. Марксъ, **1**: 1–590 с.
- Budrienė A. 2004. Reproductive ecology and behavior of predatory wasps (Hymenoptera: Eumeninae). Doctoral Thesis. Vilnius. 152 p.
- Krombein K.V. 1967. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests, and associates. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press. I–VI + 570 p.

**Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц
Polistes dominula (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) с режимом
их питания в личиночном состоянии**

Л.Ю. Русина, Е.С. Орлова

The relationship between phenotypic variability of future foundresses of *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) and their feeding mode at the larva stage

L. Yu. Rusina, E.S. Orlova

Херсонский государственный университет, Херсон, Украина.

Kherson State University, Kherson, Ukraine. E-mails: lirusina@yandex.ru, orlova-ek@yandex.ru

Резюме. Экспериментально показано, что количественные и качественные особенности питания будущих основательниц *Polistes dominula* (Christ) в личиночном возрасте влияют на их размеры и степень меланизации рисунка тела. Самки-основательницы, выращенные в условиях дефицита корма мельче, имеют более темные варианты окраски мезоскутума и 1-го тергита метасомы и более светлые варианты окраски клипеуса. Изменения состава корма ведут к сдвигу соотношения частот вариантов рисунка в пользу более темных вариантов мезоскутума и 1-го тергита метасомы. Обсуждается роль таких морфотипов в формировании поселений.

Ключевые слова. *Polistes dominula*, фенотипическая изменчивость, меланиновый рисунок, пищевой режим личинок.

Abstract. The experimental study proves that both quantitative and qualitative features of feeding *Polistes dominula* future foundresses at the larva stage influence their size and melanine pigment patterns on the body. Foundresses reared under food deficit are smaller in size and have darker colour variants of mesoscutum and the first metasomal tergite, and lighter clypeus variants. The changes in food composition result in the shift in the frequency of pattern variants in favor of darker variants of mesoscutum and the first metasomal tergite. The role of such morphotypes in the formation of population is discussed.

Key words. *Polistes dominula*, phenotypic variability, melanin patterns, larva feeding mode.

Введение

Механизмы формирования структуры и организации популяций у общественных насекомых привлекают внимание исследований (Röseler, 1991; Захаров, 2003; Русина, 2009 и др.). Эти процессы, проявляясь у разных видов ос-полистов неодинаково, детерминированы индивидуальной разнокачественностью насекомых в популяции и в семье по ряду морфо-физиологических и поведенческих свойств: размерным характеристикам, окраске, гормональной активности и агрес-

сивности (Turillazzi, Pardi, 1977; Dropkin, Gamboa, 1981; Noonan, 1981; Sullivan, Strassmann, 1984; Röseler et al., 1984; Русина, 2009 и др.).

Модельным видом, на котором удалось проследить роль различных факторов в формировании структуры поселений, стал палеарктический *Polistes dominula* (Christ) – один из самых распространенных в южных и центральных районах Палеарктики представитель примитивных общественных ос-веспин. Этот вид селится на растениях и в укрытиях. Закладка гнезда осуществляется как одной самкой (гаплометроз), так и несколькими основательницами (плеометроз) (Röseler, 1985; Reeve, 1991); в укрытиях чаще встречается плеометроз (Русина и др., 2007б).

У *P. dominula* на юге Украины обнаружен устойчивый полиморфизм по окраске и меланиновому рисунку на клипеусе, груди и 1-м тергите брюшка. Найдены различия в частотах встречаемости вариантов рисунка мезоскутума между самками, предпочитающими гнездование в скоплениях, и одиночными самками, а также между самками из гапло- и плеометротичных семей (Русина и др., 2007а, 2007б). Поселения ос с разных участков Черноморского биосферного заповедника (Херсонская область, Украина) также оказались различны по фенотипическому облику.

Рисунок на теле имаго, как известно, формируется на стадии куколки в ходе меланизации кутикулы (Enteman, 1904), при этом разные участки тела меланизируются не одновременно. На изменчивость рисунка могут оказывать влияние разные факторы и в первую очередь трофические и климатические (Tibbetts, Curtis, 2007). Настоящая работа посвящена анализу связи размеров и меланинового рисунка тела самок-основательниц *P. dominula* с характером их питания на личиночной стадии.

Материал и методика

Работа проводилась на территории Соленоозерного участка Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) в 2009–2010 гг. Все семьи *P. dominula* для исследований собраны в 16 квартале участка (46°27'N, 31°59'E) на терне *Prunus spinosa*, пырее удлинённом *Elytrigia elongata* и тростнике *Phragmites australis*.

Для *P. dominula* характерен годичный цикл развития. Перезимовавшие оплодотворенные самки-основательницы весной закладывают гнездо и выращивают 1-е поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Взрослые осы питаются углеводной пищей, собирая нектар цветов, падь, сок плодов и др. и запасая их в виде меда в гнезде (Гринфельд, 1977). В небольших количествах они потребляют и животный корм. Углеводная пища используется и для выкармливания личинок младших возрастов. В рационе личинок старших возрастов значительную долю составляет белковый корм – тщательно пережеванные насекомые и их личинки преимущественно чешуекрылые и прямокрылые, которых осы доставляют в гнездо.

Наши первые 2 эксперимента состояли в создании искусственного дефицита корма (пищевой депривации), а третий – в изменении качественного состава корма. Часть экспериментов была выполнена в лабораторных условиях, а часть – непосредственно в природе. Во всех экспериментах использовался метод картирования гнезда (описания состава расплода в ячейках), а в некоторых прибежали также к индивидуальному маркированию имаго (Русина, 2006).

Эксперимент 1. 6 августа 2009 г. в лабораторию были взяты 5 гнезд *P. dominula* без имаго. В течение последующих 10 суток все куколки извлекались из ячеек и переносились в индивидуальные бумажные пакетики до момента выхода имаго. Осмотр состояния куколок проводили каждые 3–6 час. Выход имаго фиксировали по завершении сбрасывания куколочной шкурки и распрямления крыльев, после чего особь через несколько часов начинала активно передвигаться. Контрольную группу составила 81 особь, окуклившаяся до момента сбора гнезд. В экспериментальную группу вошли 34 особи, окуклившиеся в лаборатории, которые в последние дни личиночной жизни не получали корма. Из них выжили 29, которые окуклились в первые 6 суток опыта. Самки отродились из 21 куколки.

Эксперимент 2 проведен 4–21 августа 2010 г. в природных условиях в период выращивания семьями будущих основательниц. Семь семей были помещены в специальные садки (методики см.: Русина, 2006) и возвращены на прежнее место гнездования. Каждые 2–3 дня семьи забиралась ночью в лабораторию для картирования гнезд и кольцевания отродившихся имаго, а утром возвращались назад. Опыт состоял в уменьшении количества пищи получаемого личинками путем удаления части рабочих. При этом, исходя из данных гнездовой карты, в каждой конкретной семье число личинок старшего возраста, приходящихся на рабочую самку, увеличивали в 1.5–2 раза. Контрольную группу составили 112 самок, окуклившихся до момента удаления рабочих, а экспериментальную – 36 самок, окуклившихся спустя 3 суток после начала опыта.

Эксперимент 3 (2010 г.) проведен в лабораторных условиях. Пять семей содержали при естественном фотопериоде и температуре 24–26°C. Водой, углеводами (5 % раствор меда) и кормами животного происхождения в целом обеспечивали *ad libitum*. Кормовой рацион двух семей включал в качестве пищи животного происхождения исключительно прямокрылых насекомых, отлавливаемых в степных сообществах (слабое отклонение от естественного рациона), а трех других – личинок мух *Lucilia Robineau-Desvoidy*, *Sarcophaga Meigen* и *Calliphora Robineau-Desvoidy*, специально разводимых для этих целей (сильное отклонение от естественного рациона). Контролем служили 45 куколок, изъятых из гнезд до начала эксперимента. Экспериментальная группа личинок, выкормленных на прямокрылых, включала 41 особь, а на мухах – 24 особи.

Во всех экспериментах проводили описание фенотипа отродившихся самок. Варианты рисунка клипеуса, мезосомы и метасомы у 315 самок определяли визуально, сверяясь с эталонным рисунком (рис. 1). Сравнение частот вариантов рисунков особей контрольных и экспериментальных выборок в каждом опыте проводили с помощью критерия χ^2 .

Для сравнения размеров будущих самок-основательниц из обеих выборок были приготовлены препараты головы и крыльев по специальным методикам (Длусский и др., 1998; Перфильева, 2000). С помощью отсканированных изображений головы и крыльев 137 самок в программе Corel Draw 8.0 определяли следующие линейные размеры: максимальную ширину (HW) головы, а также длину и ширину передней и задней пары крыльев (соответственно – WgIL, WglW, WgIII, WgIIW) (рис. 2).

Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили по критерию Шапиро-Уилка. Для сравнения самок двух независимых выборок по размерам тела использовали критерий Манна-Уитни. В тексте и в таблицах при нормальном распределении признаков выборку представляли в виде среднего $M \pm$ среднеквадратическое отклонение SD; а в случае ненормального распределения параметров – Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) (Гланц, 1999). Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft Inc, USA 1984-2001).

Результаты

Во всех вариантах опытов меланизация мезоскутума самок *P. dominula* начиналась на 5–6-е, метасомы – на 6–7-е, а клипеуса – на 7-е сутки после окукливания. По частоте встречаемости вариантов рисунка на отдельных частях тела обнаружены различия. Так, самки экспериментальной группы из 1-го опыта чаще, чем таковые из контрольной группы, имели более темный вариант мезоскутума Ms3.4 ($\chi^2 = 11.21$; df = 3; $p < 0.05$). У особей экспериментальной группы не встречался светлый вариант Ms3.2, тогда как у почти 10 % самок из контроля этот вариант был отмечен.

По частоте встречаемости вариантов рисунка клипеуса и 1-го тергита метасомы самки сравнимых групп статистически не различались (соответственно, $\chi^2 = 4.7$; df = 4; $p > 0.05$ и $\chi^2 = 1.6$; df = 2; $p > 0.05$).

Будущие самки-основательницы экспериментальной группы (опыт 2) в отличие от таковых из контрольной группы чаще имели более светлый вариант клипеуса ($\chi^2 = 22.7$; df = 2; $p < 0.001$) и более темные варианты мезоскутума и 1-го тергита метасомы (соответственно, $\chi^2 = 17.2$; df = 4; $p < 0.01$ и $\chi^2 = 15.6$; df = 3; $p < 0.01$).

Как видно из таблиц 2 и 3 самки контрольной группы в обоих экспериментах были статистически крупнее, чем таковые из экспериментальных групп по всем изученным параметрам.

Таблица 1. Встречаемость вариантов рисунка у будущих самок-основательниц *P. dominula* из семей с разным режимом кормления.

Клипеус					Мезоскутум					1-й тергит брюшка			
C1	C2	C3	C4	C5	Ms3.1	Ms3.2	Ms3.3	Ms3.4	Ms3.5	T1	T2	T3	T4
Эксперимент 1 (N = 21)													
0	4.8	80.9	9.5	4.8	0	0	76.19	23.81	0	0	4.76	95.24	0
Контроль 1 (N = 81)													
0	7.4	61.7	11.1	19.8	0	9.9	85.2	4.9	0	0	12.3	85.2	2.5
Эксперимент 2 (N = 36)													
22.2	13.9	61.1	2.8	0	0	5.6	44.4	47.2	2.8	0	41.7	47.2	11.1
Контроль 2 (N = 112)													
1.8	19.6	57.2	19.6	1.8	0	40.2	52.7	7.1	0	4.5	40.1	55.4	0
Эксперимент 3 «прямокрылые» (N = 41)													
0	34.1	53.7	9.8	2.4	0	24.4	65.9	9.8	0	2.4	31.7	63.4	2.4
Эксперимент 3 «мухи» (N = 24)													
0	20.8	75.0	4.2	0	0	4.2	83.3	12.5	0	0	33.3	62.5	4.2
Контроль 3 (N = 45)													
4.4	26.7	60.0	8.9	0	0	11.1	71.1	17.8	0	0	13.3	86.7	0

Таблица 2. Размеры будущих самок-основательниц *P. dominula*, выращенных при дефиците корма (эксперимент 1).

Параметры	Экспериментальная группа	Контрольная группа	Тест Манна-Уитни
WgIL	307 [301; 328] (N = 8)	364.9 ± 19.01 (N = 19)	***
WgIW	119 [114; 124] (N = 8)	134.6 ± 5.49 (N = 19)	***
WgIIL	242 [234; 260] (N = 8)	282 ± 19.98 (N = 19)	**
WgIIW	59 [58; 62] (N = 8)	69.7 ± 5.54 (N = 19)	**
HW	103 [100; 116] (N = 21)	119 [117; 121] (N = 19)	***

Примечания. Размеры даны в условных единицах; * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; n.s. – статистически незначимые различия.

Таблица 3. Размеры будущих самок-основательниц *P. dominula*, выращенных при дефиците рабочих (эксперимент 2).

Параметры	Экспериментальная группа (N = 22)	Контрольная группа (N = 20)	Тест Манна-Уитни
WgIL	11.6 ± 0.26	11.8 ± 0.34	*
WgIW	4.3 ± 0.51	3.6 ± 0.21	***
WgIIL	8.1 ± 0.37	8.4 [8.3; 8.6]	**
WgIIW	2.2 ± 0.23	2.4 ± 0.39	*
HW	3.4 [3,3; 3,6]	3.6 ± 0.21	**

Примечания. Обозначения как на табл. 2.

Будущие основательницы, выращенные при сильном изменении пищевого рациона, в отличие от таковых, выращенных при слабом изменении рациона, отличались от контроля по частотам вариантов 1-го тергита метасомы. Следует отметить, что выращенные на личинках мух самки отличались также встречаемостью вариантов рисунка мезоскутума от будущих основательниц из этого поселения (контроль из опыта 2). По размерам самки экспериментальных и контрольных групп из опыта 3 не различались (все $p > 0.05$).

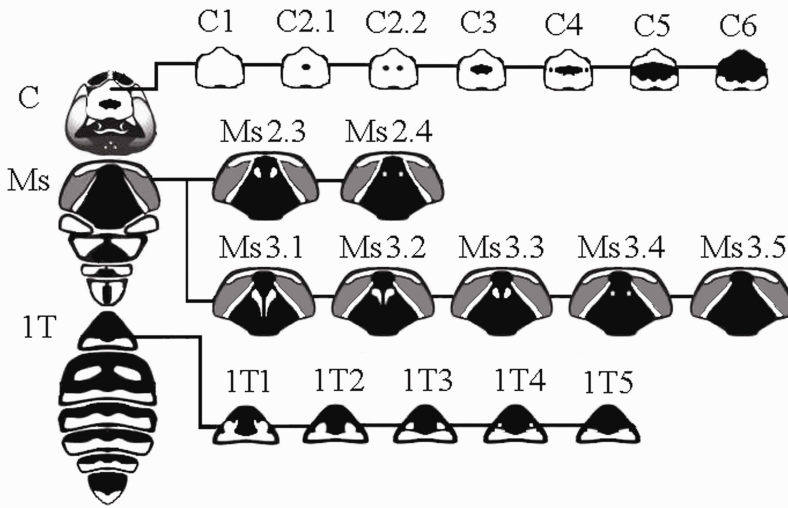


Рис. 1. Варианты рисунка самки *P. dominula*. C – клипеус, Ms – мезоскутум, 1T – 1-й тергит брюшка (Русина и др., 2007).

Обсуждение и заключение

Размеры тела насекомых, степень меланизации их покровов, а также сам меланиновый рисунок зависят от различных внешних факторов – температуры, влажности, пищи и др. (Шванвич, 1949). Хотя формирование рисунка у будущих основательниц *P. dominula* контрольной и экспериментальной групп происходит на стадии куколки имеются все основания полагать, что чувствительные периоды приходятся на личиночные стадии развития. При этом разные компоненты рисунка осы имеют, по-видимому, свои чувствительные периоды.

Изменение состава пищи у личинок 5-го возраста не приводит к изменению размеров особи, но сказывается на соотношении встречаемости вариантов рисунков. Слабое изменение пищевого рациона (вскармливание прямокрылыми насекомыми) не влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц. Сильное изменение рациона (вскармливание личинками мух) сказывается в пределах семьи на меланизации 1-го тергита метасомы, а в пределах поселения выявляются различия также и по частотам вариантов мезоскутума. У этого вида в ЧБЗ, а в Стрельцовой степи Луганского природного заповедника у *P. nimpha* (Christ) (Русина, 2009), отмечены различия по встречаемости вариантов рисунка мезоскутума между разными поселениями. Выборки самок-основательниц из укрытий и с растений у обоих видов также различаются, но по частотам вариантов 1-го тергита брюшка (Русина, 2009). Такие особенности распределения фенотипов отчасти могут быть объяснены естественными различиями состава кормов в разных биотопах.

Эксперименты с количеством пищи, получаемой личинками, показали, что пищевая депривация ведет к мельчанию самок и сказывается прежде всего на усилении пигментации мезоскутума. Недостаточное питание личинок 4–5-го возраста вследствие снижения числа фуражиров и кормилиц также усиливает меланизацию 1-го тергита метасомы, а клипеус оказывается при этом практически непигментированным.

В природе явление пищевой депривации личинок наблюдается при истреблении хищниками [птицей *Merops apigaster* L. (Coraciiformes, Meropidae) и пауками *Argiopa bruennicchi* (Scop.) и *A. lobata* (Pall.) (Aranei, Araneidae)] и паразитоидами значительной части имагинального населения в семье. Так, в 2008 г. мы наблюдали в течение 1–2-й декад августа крупную семью *P. dominula*, в которой практически все рабочие (кроме трех) были отловлены шурками. Будущие основательницы этой семьи (5 особей) казались мелкими и темноокрашенными.

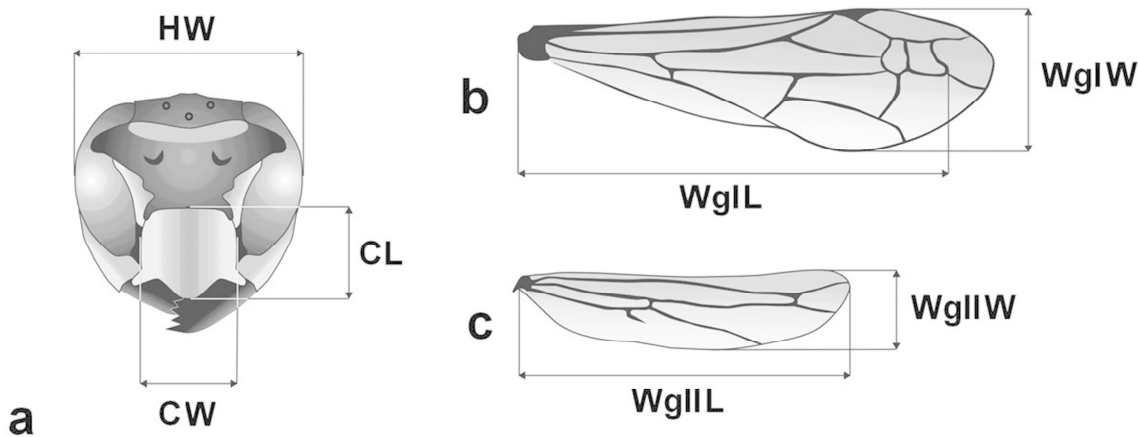


Рис. 2. Схема измерений параметров головы и крыльев *P. dominula*: а – голова, б – передние крылья, с – задние крылья; HW, WgIL, WgIW, WgIIL, WgIIW – см. в тексте.

Недостаточное питание у личинок наблюдается также в конце репродуктивного цикла семьи, когда в гнезде находятся преимущественно половые особи, а рабочие отказываются кормить оставшихся личинок (по-видимому, вследствие возрастной дегенерации слюнных желез). Кроме того, недокорм личинок возникает также в семьях с нарушенными социальными отношениями. Так, развитие яичников у части рабочих переключает их активность на репродукцию, что приводит к усилению агрессивных отношений в семье и снижению интенсивности фуражировки.

Условия пищевой депривации личинок складываются при гнездовании на растениях по разным причинам почти в 50 % семей, производящих половое поколение. При гнездовании в укрытиях доля таких семей может достигать 90 %.

Представляет интерес сопоставление полученных данных с имеющимися сведениями о различиях в поведении самок-основательниц разных морфотипов. Самки, выращенные при благоприятном режиме питания, сходны по фенотипу (размерам и характеру рисунка) с гаплометротичными самками и теми самками, которые при плеометрозе занимают высокие ранги в иерархии доминирования. Самки, выращенные в условиях пищевой депривации, сходны в фенотипическом отношении с теми, которые тяготеют к более поздней закладке гнезд весной, а также к гнездованию в скоплениях и к плеометрозу.

При этом в каждой конкретной плеометротичной семье при гнездовании на растениях социальный ранг особи коррелирует с относительными размерами депигментированных пятен на 1-м тергите метасомы. При благоприятных условиях зимовки выживают мелкие самки со светлыми вариантами клипеуса, однако они в плеометротичной семье занимают подчиненные позиции (Русина и др., 2007а).

Имеющиеся данные позволяют высказать предположение, что система полиморфизма у этого вида осы задействована в обеспечении популяционных адаптаций, в частности, стратегий гнездования. Среди самок, приступающих к гнездованию весной, можно выделить группу «генералистов», которые демонстрируют широкий спектр предпочтений в отношении сроков, мест и способов закладки гнезд. По фенотипу их можно отождествить с особями, выращенными при благоприятном режиме питания. В их числе имеются самки, которые раньше выходят из зимнего оцепенения и отыскивают место для гнездования подчас неподалеку от материнского гнезда (филопатрия). Их гнезда, в свою очередь, привлекают к гнездованию других основательниц. Гнезда этих самок в первую очередь подвергаются нападению энтомофагов. Другие самки этой группы склонны к позднему гнездованию и закладывают семьи на периферии скоплений или поодиночке. Эти семьи подвергаются нападению энтомофагов реже и в более поздние сроки.

Другая группа – «специалисты» – предпочитают основывать гнезда вблизи уже заложенных или подселаться в семьи основательниц первой группы, занимая там подчиненное положение. Более мелкие размеры и характер меланинового рисунка позволяют отождествить таких самок с особями, которые были выращены в условиях пищевой депривации, вызванной разными причинами и выраженной в разной степени.

Таким образом, корреляция характера рисунка, а также размеров, с одной стороны, с трофическим режимом, а с другой, с физиологическими и поведенческими особенностями особи открывают новые возможности в изучении пространственно-временных процессов в популяции с использованием фенотипа как маркера социальной роли особей.

Благодарности

Выражаем благодарность дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения исследований. Ценные советы и полезные замечания при планировании и обсуждении результатов экспериментов были высказаны А.А. Захаровым, С.Я. Резником и Е.О. Козинец. Всем указанным лицам выражаем огромную признательность.

Литература

- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика. 459 с.
- Гринфельд Э.К. 1977. Питание общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) // *Энтомологическое обозрение*, **56**(1): 34–42.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., Томпсон Л.Ч. 1998. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Hymenoptera, Formicidae): статистический анализ морфологических признаков // *Успехи современной биологии*, **118**(3): 283–298.
- Захаров А.А. 2003. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев // *Успехи современной биологии*, **123**(3): 257–266.
- Перфильева К.С. 2000. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // *Зоологический журнал*, **79**(11): 1305–1312.
- Русина Л.Ю. 2006. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Херсон: ХГУ. 200 с.
- Русина Л.Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // *Труды русского энтомологического общества*, **79**: 1–217.
- Русина Л.Ю., Гилев А.В., Скороход О.В., Филимонова Н.Б., Фирман Л.А. 2007а. Связь окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднепровье // *Успехи современной биологии*, **127**(2): 157–165.
- Русина Л.Ю., Русин И.Ю., Старр Х.К., Фатерыга А.В., Фирман Л.А. 2007б. Способы основания семьи самками различных морфотипов у бумажных ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*) // *Энтомологическое обозрение*, **86**(4): 750–772.
- Шванвич Б.Н. 1949. Курс общей энтомологии. М.-Л.: Советская наука. 700 с.
- Enteman W.M. 1904. Coloration in *Polistes*. Washington: Carnegie Institution of Washington. 88 p.
- Dropkin J.A., Gamboa G.J. 1981. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Canadian Entomologist*, **113**: 457–461.
- Noonan K.M. 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundress // *Natural selection and social behavior: recent research and new theory*. New York: 18–44.
- Reeve H.K. 1991. *Polistes* // *The Social biology of wasps*. Ithaca, New York: Cornell University Press: 99–148.
- Röseler P.-F. 1985. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps // *Experimental behavioral ecology*. Sinauer: 259–270.
- Röseler P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment // *The social biology of wasps*. New York: 309–335.
- Röseler P.-F., Röseler I., Strambi A. 1984. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**: 133–142.
- Sullivan J.D., Strassmann J.E. 1984. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**: 249–256.
- Turillazzi S., Pardi L. 1977. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae) // *Monitore zoologico italiano. (N.S.)*, **11**: 101–112.

**Роль видов-доминантов в формировании и функционировании
многовидовых ассоциаций муравьев (Hymenoptera: Formicidae)
Главной гряды Горного Крыма**

С.В. Стукалюк

**The role of dominant species in forming and functioning of the ant assem-
blages (Hymenoptera: Formicidae) in the Crimean
Mountains main ridge**

S.V. Stukaliuk

Научный центр экомониторинга и биоразнообразия мегаполиса НАН Украины, Киев, Украина.

Megapolis ecological biodiversity research centre NAS Ukraine, Kiev, Ukraine. E-mail: asmoondey@mail.ru.

Резюме. Изучались иерархические отношения и структура многовидовых ассоциаций муравьев Горного Крыма. Выделено 4 типа ассоциаций. В монодоминантных ассоциациях с *Camponotus aethiops* (Latreille) не наблюдается выраженной зависимости в расселении подчиненных видов от этого доминанта, что связано с его слабо выраженной территориальностью. В ассоциациях с территориальным *Formica pratensis* Retzius пространственное распределение гнезд подчиненных видов находится в зависимости от территориальности доминанта. Расселение субдоминантов и инфлюэнтов в бидоминантных ассоциациях находится в зависимости от доминанта-дендробионта *Crematogaster schmidtii* (Mayr) и доминанта-герпетобионта *Formica gagates* Latreille. При отсутствии *C. schmidtii* доминантом-дендробионтом становится *Lasius emarginatus* (Olivier), имеющий не перекрывающиеся с *F. gagates* кормовые участки. При переходе от би- к полидоминантной ассоциации наблюдается обновление блоков видов-дендробионтов (доминант, субдоминанты) и герпетобионтов (инфлюэнты).

Ключевые слова. Многовидовые ассоциации муравьев, иерархические отношения, территориальность, доминанты, субдоминанты, инфлюэнты.

Abstract. Hierarchical interactions and structure of ant assemblages of the Crimean Mountains were studied. Four types of assemblages are found out. In *Camponotus aethiops* (Latreille) monodominant associations there is no conspicuous dependency of the dispersal of non-dominant species on this dominant species, which caused by its weakly marked territoriality. In the associations with strongly territorial species *Formica pratensis* Retzius, the spatial distribution of non-dominant species nests does depend on the dominant's territoriality. Subdominants and influents dispersal in bidominant assemblages depends on the dendrobiont dominant species *Crematogaster schmidtii* (Mayr) and herpetobiont dominant *Formica gagates* Latreille. If *C. schmidtii* is absent, then dendrobiont dominant role plays *Lasius emarginatus* (Olivier), whose forage areas have no intersections with those of *F. gagates*. When an assemblage passes from a bidominant to polydominant one, one can observe the separation of dendrobiont species (dominant and subdominants) from herpetobiont species (influents).

Key words. Ant assemblages, hierarchic interactions, territoriality, dominants, subdominants, influents.

Введение

Отношения, построенные на иерархии, ведут к упорядочиванию в структуре ценотических группировок животных, в частности муравьев (Резникова, 1983). Группа видов муравьев, обитающих совместно в пределах одного биоценоза и связанных иерархическими и мутуалистическими отношениями, образует многовидовую ассоциацию (Длусский, 1981).

Многовидовые ассоциации муравьев, как правило, построены по иерархическому принципу (Длусский, 1981). Механизмы иерархических отношений имеют непосредственную связь с численностью рабочих в семьях, размерами и способом использования кормовых участков, являясь отражением динамических процессов, происходящих в многовидовых ассоциациях муравьев (Резникова, 1983). Изучение аспектов организации многовидовых ассоциаций муравьев – одно из востребованных направлений в современной мирмекологии (Резникова, 1983; Andersen, 1995; Yanoviak, Kaspari, 2000; Sanders, Gordon, 2003). Изучению межвидовой иерархии муравьев различных регионов мира посвящены работы многих исследователей (Mabelis, 1984; Rosengren, 1986; Pisarski, Vepsäläinen, 1989; Armbrrecht et al., 2001; Ribas, Schoereder, 2002; Palmer, 2004; Sanders et al., 2007 и др.). Для Крыма данных в этом вопросе пока недостаточно (Стукалюк, Иванов, 2003; Стукалюк, Радченко, 2008), в связи с чем исследования представляются актуальными. Цель данной работы – изучить структуру многовидовых ассоциаций муравьев Горного Крыма и оценить роль в них видов-доминантов.

Материал и методика

Исследования проводились в июне-августе 2000 и 2003–2006 гг. в 5 районах Главной гряды Горного Крыма: мыс Айя (западная часть южного берега), горный массив Карадаг (восточная часть южного берега), Ай-петринская яйла, Чатырдаг-яйла и Караби-яйла. Многовидовые ассоциации муравьев исследованы на территории 9 наиболее широко представленных растительных сообществ Горного Крыма (Дидух, 1992). Здесь обнаружено 36 видов муравьев, 17 из которых составляют ядро многовидовых ассоциаций (табл. 1), встречаясь более чем в 10 % проб. В наших исследованиях применялись следующие методы: маршрутные сборы (для учета видового состава муравьев в изучаемой многовидовой ассоциации), почвенные пробы (для учета скрытоживущих видов-геобионтов), маршрутный метод учета (для учета плотности семей видов с хорошо заметными гнездами) и метод пробных площадок (10 × 10 м, для учета плотности семей видов с малозаметными гнездами). Всего заложено 173 площадки. Суть и возможности данных методов раскрыты в работе Г.М. Длусского (1965). При оценке суточной активности видов использовался метод учетных площадок. Суточная активность изучалась для всех видов кроме *Lasius paralienus* Seifert. Учеты проводились по летнему киевскому времени (по 5 мин каждые полчаса, данные усреднялись для каждого часа). Также применялась оригинальная методика приманочной ленты (Иванов, Стукалюк, 2003), позволяющая провести комплексный учет видового состава (для регулярно встречающихся видов муравьев в изучаемой многовидовой ассоциации), иерархических отношений, площади кормовых участков, плотности и характера взаимного расположения гнезд разных видов относительно друг друга. В общей сложности в исследованных сообществах было выложено 493 приманочных ленты. При учете иерархии ранги, занимаемые видами муравьев, определялись по комплексу признаков: преимуществу в столкновениях, наличию охраняемой территории (т.е. свойства территориальности вида: Hölldobler, Lumsden, 1980) кормового участка и его структурированности. За проявление степени территориальности нами считалось присутствие или отсутствие на кормовом участке доминанта гнезд других видов муравьев.

Результаты

Изученные многовидовые ассоциации муравьев Горного Крыма были проанализированы по следующим параметрам: 1) иерархические ранги, занимаемые видами; 2) размерные классы рабочих; 3) суточная активность; 4) распределение гнезд разных видов относительно друг друга и в первую очередь относительно доминанта.

В исследованных ассоциациях муравьев выявлено 4 вида-доминанта: *Camponotus aethiops* (Latreille) (на степных участках), *Formica pratensis* Retzius (в горной степи), *Formica gagates* Latreille и *Crematogaster schmidtii* (Maур) (в сосновых и дубовых лесах). На основании разного проявления доминантами свойства территориальности построены разные модели функционирования соответствующих многовидовых ассоциаций муравьев. Далее приводятся краткие характеристики ассоциаций.

1) **Монодоминантные ассоциации.** А) *Слаботерриториальные доминанты* (на примере *C. aethiops*). Не имеет полностью охраняемой территории, за исключением колоний гнейл, к которым перемещаются немногочисленные рабочие по постоянным дорогам, и пригнездовой зоны. На участках степей перея узловатого доминант *C. aethiops* и нетерриториальный *Cataglyphis aenescens* (Nylander) (герпетобионт) характеризуются разным временем активности. Днем (11⁰⁰–14⁰⁰) господствует *C. aenescens*, прекращающий активность к 18⁰⁰. У *C. aethiops* ночной тип активности. *Plagiolepis taurica* Santschi является субдоминантом 1-го порядка с дневной активностью. *Camponotus piceus* (Leach) (субдоминант 2-го порядка) по отношению к *C. aethiops* и *C. aenescens* находится в максимуме тогда, когда один из них находится на спаде активности, а второй только начинает фуражировочную активность (6⁰⁰–8⁰⁰, 15⁰⁰–17⁰⁰). Подчиненное положение занимают инфлюэнты 1-го и 2 порядков с дневным типом активности – *Tapinoma erraticum* (Latreille) и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus). Единственный в ассоциации карпофаг [*Messor structor* (Latreille)] фуражирует ночью (21⁰⁰–2⁰⁰).

В целом для этой ассоциации характерна полиморфность рабочих для двух из трех видов, занимающих высшие ранги (доминант и субдоминант 2-го порядка). За счет этого ослабляется конкуренция и соблюдается непрерывность в цепи видов в плане освоения соответствующих размерных классов добычи (табл. 1). «Разрывы» в размерных классах между соседними по иерархии видами (*C. aethiops* – *P. taurica*; *P. taurica* – *C. piceus*) компенсируются за счет полиморфизма рабочих указанных видов. Полиморфизм рабочих существенно расширяет спектр добычи и уменьшает вероятность столкновений с видами муравьев, имеющих рабочих одного или соприкасающегося размерного класса. Наибольшее напряжение иерархических связей наблюдается в основании иерархии среди инфлюэнтов, рабочие которых одного размерного класса. У *C. aethiops* подчиненные виды (в частности, инфлюэнты) расселяются относительно равномерно на кормовом участке и вне его (табл. 2). Плотность гнезд *T. caespitum* имеет обратную зависимость от таковой для *T. erraticum* для территории с *C. aethiops* и с *C. aenescens*. В связи со слабовыраженной территориальностью этого доминанта, вызванной небольшим размером его семей (до 5–6 тысяч рабочих особей) становится возможным присутствие в ассоциации нетерриториальных видов (*C. aenescens*, *M. structor*), чего не наблюдается в ассоциации с *F. pratensis*.

Б) *Территориальные доминанты* (на примере *F. pratensis*). В ассоциациях *F. pratensis* для него характерен большой размер семей (до 200 тысяч рабочих особей) и, соответственно, высокая плотность рабочих на полностью охраняемой территории, определяющая в итоге выраженное территориальное поведение этого вида. У доминанта дневная активность с двумя пиками в 10⁰⁰ и 16⁰⁰ и спадом в 12⁰⁰ и 20⁰⁰. У субдоминанта *Formica cunicularia* Latreille периоды максимумов суточной активности приходятся на 12⁰⁰ и 16⁰⁰. У инфлюэнта 2-го порядка *T. erraticum* максимумы активности приходятся на 9⁰⁰ и 18⁰⁰, со спадом в 12⁰⁰–15⁰⁰. У субдоминанта 3-го порядка *T. caespitum* период активности шире, чем у субдоминанта, и сдвинут на утреннее время. Максимумы приходятся на 10⁰⁰ и 11⁰⁰, когда активность *T. erraticum* спадает, а *F. cunicularia* – растет.

В этой ассоциации наблюдается линейное уменьшение размерных классов рабочих при понижении иерархического ранга (табл. 1). Для 3 видов-инфлюэнтов (*L. paralienus*, *T. erraticum*, *T. caespitum*), имеющих один размерный класс, более значимым механизмом становится пространственное распределение гнезд. В данном случае для инфлюэнтов характерно расселение на внешних территориях и в меньшей степени – на территории кормового участка доминанта, чтобы ослабить конкуренцию с субдоминантом *F. cunicularia*. Между инфлюэнтами устанавливается следующая закономерность в расселении: если *L. paralienus* присутствует не только на внешних территориях, но и на территории доминанта и субдоминанта (примерно в равных пропорциях), то следующий за ним по рангу *T. erraticum* наоборот, сосредоточен практически полностью на внешних территориях. Занимающий нижнее положение в иерархии *T. caespitum*, наоборот, присутствует на территориях *F. pratensis* и *F. cunicularia*, в особенности на территориях последнего, где практически нет ближайшего конкурента *T. erraticum* и гораздо реже встречается *L. paralienus* (табл. 2).

Таблица 1. Иерархические ранги видов муравьев, жизненные формы, трофические группы и размерные классы рабочих особей в многовидовых ассоциациях Горного Крыма.

Вид	Иерархический ранг	Трофические группы и размерные классы	Растительное сообщество
<i>Formica pratensis</i> Retzius, 1783	доминант	В35	степи осоки низкой, луга овсяницы луговой, луга манжеток крымских
<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798	субдоминант	В34 (Г34)	степи осоки низкой, луга манжеток крымских
<i>Lasius paralienus</i> Seifert, 1992	инфлюэнт 1-го порядка	В33	степи осоки низкой, степи пырея узловатого
<i>Tapinoma erraticum</i> (Latreille, 1798)	инфлюэнт 2-го порядка	В33	степи осоки низкой, луга манжеток крымских
	инфлюэнт		степи осоки низкой (верхние яйлы), луга манжеток крымских (верхние яйлы)
	инфлюэнт 1-го порядка		степи пырея узловатого
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)	инфлюэнт 3-го порядка	В33	степи осоки низкой
	инфлюэнт		леса дуба пушистого
	инфлюэнт 2-го порядка		степи пырея узловатого
<i>Myrmica specioides</i> Bondroit, 1918	субдоминант	Б34	степи осоки низкой
	субдоминант или инфлюэнт		луга овсяницы луговой
<i>Crematogaster schmidtii</i> (Mayr, 1853)	доминант	Д33	леса сосны крымской, леса дуба пушистого, редко-лесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Camponotus truncatus</i> (Spinola, 1808)	субдоминант 1-го порядка	Д3 3–4	редколесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Camponotus lateralis</i> (Olivier, 1792)	субдоминант 2-го порядка	Д3 3–4	редколесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Formica gagates</i> Latreille, 1798	доминант	В34	леса сосны крымской, леса дуба пушистого, леса дуба скального, редколесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Lasius emarginatus</i> (Olivier, 1792)	субдоминант 1-го порядка	Д33	леса дуба пушистого
	доминант		леса дуба скального
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille, 1798)	субдоминант 2-го порядка	В34	леса сосны крымской, леса дуба пушистого, леса дуба скального
<i>Temnothorax parvulus</i> (Schenck, 1852)	инфлюэнт	Д32	леса сосны крымской, леса дуба пушистого, леса дуба скального, редколесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798)	доминант	В3 4–5	степи пырея узловатого, редколесья можжевельника высокого и фисташки туполистной
<i>Cataglyphis aeneus</i> (Nylander, 1849)	нетерриториален	В34	степи пырея узловатого
<i>Plagiolepis taurica</i> Santschi, 1920	субдоминант 1-го порядка	В31 (Г31)	степи пырея узловатого
	доминант		редколесья можжевельника высокого
<i>Camponotus piceus</i> (Leach, 1825)	субдоминант 2-го порядка	В3 3–4 (Г3 3-4)	степи пырея узловатого

Примечание. Классификация жизненных форм, трофических групп и размерных классов рабочих особей по Г.М. Длусскому (1981).

Таблица 2. Распределение гнезд муравьев видов-инфлюэнтов в некоторых растительных сообществах Горного Крыма.

Растительное сообщество	Вид	Распределение гнезд на территории, категории	% (доля гнезд от общего числа в данной категории)
степи пырея узлового	<i>T. erraticum</i>	на территории доминанта <i>C. aethiops</i>	35
		рядом с нетерриториальным <i>C. aenescens</i>	30
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	35
	<i>T. caespitum</i>	на территории доминанта <i>C. aethiops</i>	50
		рядом с нетерриториальным <i>C. aenescens</i>	14
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	36
степи осоки низкой	<i>L. paralienus</i>	на территории доминанта <i>F. pratensis</i>	12
		на территории субдоминанта <i>F. cunicularia</i>	10
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	78
	<i>T. erraticum</i>	на территории субдоминанта <i>F. cunicularia</i>	2
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	98
		<i>T. caespitum</i>	на территории доминанта <i>F. pratensis</i>
на территории субдоминанта <i>F. cunicularia</i>	21		
внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	68		
леса дуба пушистого	<i>T. parvulus</i>	на территории доминанта <i>C. schmidtii</i>	21
		на территории доминанта <i>F. gagates</i>	38
		на территории субдоминанта <i>L. emarginatus</i>	10
		на территории субдоминанта <i>A. subterranea</i>	1
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	30
леса дуба скального	<i>T. parvulus</i>	на территории доминанта <i>F. gagates</i>	3
		на территории доминанта <i>L. emarginatus</i>	11
		внешние семьи (без доминанта и субдоминанта)	86

2) Бидоминантные ассоциации. Бидоминантные ассоциации в Горном Крыму характерны для лесных сообществ, где представлено большее по сравнению со степными число ярусов. Возможность сосуществования доминантов в ассоциации осуществляется тогда, когда один из видов занимает один ярус или преимущественно фуражирует в нем, что дает возможность сопутствующим видам занимать «незаполненные» ярусы. В данном случае кормовой участок *C. schmidtii* находится преимущественно в древесном ярусе, а на поверхности проходят только дороги. Участки доминантов в таком случае могут пересекаться в периферийных частях. Возможная конкуренция между доминантами ослабляется и разной продолжительностью суточной активности. У доминанта-герпетобионта *F. gagates* дневной тип активности, с пиками в 8⁰⁰ и 12⁰⁰–14⁰⁰, что позволяет ослабить конкуренцию с доминантом-дендробионтом *C. schmidtii*, фуражирующим круглосуточно. В этой ассоциации для субдоминантов характерна стратегия расселения, при которой предпочтительным участком оказывается либо территории без доминантов, либо территории доминанта противоположной биоморфы: субдоминант-дендробионт *Lasius emarginatus* (Olivier) избегает доминанта-дендробионта *C. schmidtii*, поселяясь на нейтральных территориях либо на территории доминанта-герпетобионта *F. gagates*. Субдоминант 2-го порядка *Aphaenogaster subterranea* (Latreille), являющийся герпетобионтом, в свою очередь избегает соприкосновения не только с вышестоящим *L. emarginatus*, но и с доминантом-герпетобионтом *F. gagates*. У субдоминантов и доминантов одной биоморфы наблюдается один и тот же размерный класс (табл. 1), поэтому расселение может являться механизмом, разграничивающим их конкуренцию. Инфлюэнт *Temnothorax parvulus* (Schenck) фуражирует в подстилке, избегая герпетобионта *F. gagates*, который может включать его рабочих в свой рацион. Благодаря вышеперечисленным механизмам становится возможным сосуществование двух доминантов, близких по размерным классам рабочих (4-й и 3-й соответственно). В случае

смены в ассоциации одного из доминантов с повышением высоты над уровнем моря (с *C. schmidtii* в лесах дуба пушистого на *L. emarginatus* в лесах дуба скального) может наблюдаться большая обособленность их семей в связи с частичным перекрытием ярусов фуражировки. Для *F. gagates* в лесах дуба скального в паре с *L. emarginatus* характерны обособленные семьи, так как последний (в отличие от *C. schmidtii*) также использует наземный ярус в качестве кормового участка. Столкновения могут происходить только на периферии кормовых участков. Усиливающаяся в лесах дуба скального территориальность доминантов по сравнению с лесами дуба пушистого уменьшает долю семей инфлюэнта *T. parvulus*, живущих на территориях этих видов муравьев.

3) Полидоминантные ассоциации. Эти ассоциации характерны для редколесий можжевельника высокого, сочетающих степные и лесные участки. Доминирует 3 вида: *P. taurica*, *C. schmidtii* и *C. aethiops*. Взаимодействие между видами основано на возрастающем числе регулирующих механизмов. Разница в размерных классах рабочих этих видов (табл. 1) уменьшает вероятность столкновений из-за добычи. «Расхождение» может обеспечиваться за счет разного времени суточной активности (круглосуточная у *C. schmidtii*, ночная у *C. aethiops* и дневная у *P. taurica*) и разных фуражировочных стратегий этих видов (мобилизационная у *C. schmidtii* и *P. taurica*, одиночная у *C. aethiops*). *P. taurica* и *C. aethiops* принадлежат к одной и той же группе В (герпетобионты), а *C. schmidtii* – к Д (дендробионт), но у *P. taurica* и *C. aethiops* разные циклы суточной активности. Субдоминанты *Camponotus truncatus* (Spinola) и *Camponotus lateralis* (Olivier) относятся к дендробионтам, поэтому их давление на инфлюэнтов и взаимодействие с доминантами группы В минимально. *C. lateralis* чаще всего находится на территории кормового участка *C. schmidtii*, используя его территорию. *C. truncatus* предпочитает селиться на периферии, между кормовыми участками *C. schmidtii*, что минимизирует его конкуренцию как с этим доминантом, так и с *C. lateralis*. У *C. lateralis* и *C. truncatus* рабочие относятся к нескольким размерным классам, что расширяет спектр доступной добычи. Инфлюэнты 1-го и 2-го порядков *L. paralienus* и *T. caespitum*, относящиеся к 3-му размерному классу и группе В, имеют различия в стациальных предпочтениях (*L. paralienus* селится на более затененных участках можжевельникового редколесья, с сомкнутостью крон не менее 30–40 %). Конкуренция со стороны доминантов малоощутима, так как сохраняется разница в размерных классах с *P. taurica*, а *C. aethiops* не совпадает с инфлюэнтами по времени суточной активности (у них дневная). Таким образом, здесь инфлюэнт-герпетобионты и комплекс дендробионтов образуют практически автономные субкомплексы. Связь может осуществляться через доминантов группы В, посещающих на деревьях колонии тлей.

Измерения площадей кормовых участков в изученных многовидовых ассоциациях муравьев Горного Крыма показали, что разные иерархические ранги укладываются в следующие величины: доминанты – от 60 до 250 м², субдоминанты – от 10 до 50 м², инфлюэнты – от 0,9 до 5 м².

Обсуждение и заключение

А.А. Захаровым и А.Д. Саблиным-Яворским (1998) подробно рассмотрены особенности разных типов многовидовых ассоциаций. Монодоминантная ассоциация реализуется при двух условиях: 1) преобладание доминанта по численности и биомассе в ассоциации по сравнению с сопутствующими видами муравьев; 2) упрощенная структура и ограниченное количество видов. Для доминанта характерно посещение нескольких ярусов, хотя один из них может быть предпочтительным. Доминант определяет численность, режим суточной активности и пространственное распределение подчиненных видов. В рассмотренных нами двух типах монодоминантной ассоциации этим требованиям отвечает ассоциация с *F. pratensis*. Здесь первостепенную роль (в том числе и как фактора, лимитирующего расселение подчиненных видов) играет территориальность *F. pratensis*. Подчиненные виды, в частности инфлюэнты, имеют четко обособленный характер поселения, связанный не только с конкуренцией с субдоминантом, но и с видами своего ранга. В отношении *C. aethiops* можно говорить скорее о поведенческом доминировании, так как этот вид явно не влияет на расселение других видов. Здесь возможно присутствие как нетерриториальных видов, так и двух субдоминантов в связи с ограниченно выраженной территориальностью *C. aethiops*. Дополнительной чертой этой ассоциации является присутствие двух видов с рабочими

разных размерных классов, что также ослабляет конкуренцию в сравнительно бедном на ресурсы биотопе.

Увеличение количества ярусов растительности создает условия для формирования на одной территории нескольких параллельных сообществ муравейников, компоненты которых взаимодействуют между собой эпизодически или на периферии кормовых участков (Захаров, Саблин-Яворский, 1998). По мнению этих авторов для реализации «терпимости» у сосуществующих видов-доминантов должно выполняться не менее двух условий: 1) число видов в одной точке не должно быть менее 10; 2) среди муравейников доминирующих видов не должно быть гнезд-гигантов. В таких условиях возможно «сжимание» свойства территориальности у доминанта до охраны только центральной части кормового участка и перекрывание кормовых участков на периферии. При увеличении числа видов в ассоциации и прежде всего доминантов происходит уменьшение роли облигатного доминанта и свойства территориальности, а затем постепенное «расслоение» ассоциации (например, на герпето- и дендрокомплексы видов).

В исследованных нами би- и полидоминантных ассоциациях, имеющих большее число видов по сравнению с монодоминантными, при наличии крупных семей хотя бы у одного из доминантов наблюдалось пространственное или временное разобщение между разными видами, связанное с незанятостью одного из ярусов. Особенности биологии вида-дендробионта *C. schmidtii* в итоге определяли структуру всей ассоциации, результатом чего являлось занятие неиспользуемых им в качестве источника пищи ярусов другими доминантами. Характерно, что у этого вида наиболее сложная структура как кормового участка, так и ритмики суточной активности, под которую могут «встроиться» только виды с более простой организацией. В таких ассоциациях (бидоминантная ассоциация в лесах дуба пушистого и полидоминантная в редколесьях можжевельника) наблюдается значительное перекрывание кормовых участков доминирующих видов. При отсутствии *C. schmidtii* в составе ассоциации (леса дуба скального) имеет место территориальное обособление видов-доминантов. При переходе от би- к полидоминантной ассоциации наблюдается обособление блоков видов-дендробионтов (доминант, субдоминанты) и герпетобионтов (инфлюэнты). При смене ранга с субдоминанта на факультативного доминанта (у *L. emarginatus* и *P. taurica*) происходит увеличение таких параметров как численность рабочих в семьях на порядок и более. Это в итоге определяет плотность рабочих на территории, структуру кормового участка и, наконец, иерархическое положение.

Литература

- Дидух Я.П. 1992. Растительный покров Горного Крыма. Киев: Наукова думка. 256 с.
- Длусский Г.М. 1965. Методы количественного учета почвообитающих муравьев // *Зоологический журнал*, **44**(5): 716–727.
- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. Москва: Наука. 230 с.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д. 1998. Муравьи в изучении биологического разнообразия // *Успехи современной биологии*, **118**(3): 246–265.
- Иванов С.П., Стукалюк С.В. 2003. Новая методика изучения видового состава, пространственной структуры и иерархических отношений в сообществах муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // *Фальцфейнівські читання*. Херсон: 119–123.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 206 с.
- Стукалюк С.В., Иванов С.П. 2003. Видовое богатство и некоторые биоценотические показатели муравьев (Hymenoptera: Formicidae) яйл Крыма // *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского, серия «Биология»*, **16**(3): 215–222.
- Стукалюк С.В., Радченко В.Г. 2008. Видовой состав и структура сообществ муравьев (Hymenoptera, Formicidae) побережий лиманов Северо-Западного Крыма // *Вестник зоологии*, **42**(4): 303–313.
- Andersen A.N. 1995. A classification of Australian ant communities based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance // *Journal of Biogeography*, **22**(1): 15–29.
- Armbrecht I., Jimenez E., Alvarez G., Ulloa-Chacon P., Armbrecht H. 2001. An ant mosaic in the Colombian rain forest of Choco (Hymenoptera: Formicidae) // *Sociobiology*, **37**: 491–509.

- Hölldobler B., Lumsden C. 1980. Territorial strategies in ants // *Science*, **210**: 732–739.
- Mabelis A.A. 1984. Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae) // *Netherlands Journal of Zoology*, **34**(1): 1–20.
- Palmer T.M. 2004. Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants // *Animal Behaviour*, **68**: 993–1004.
- Pisarski B., Vepsäläinen K. 1989. Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae) // *Annales Zoologici*, **42**: 321–329.
- Ribas C.R., Schoereder J.H. 2002. Are all ant mosaics caused by competition? // *Oecologia*, **131**: 606–611.
- Rosengren R. 1986. Competition and coexistence in an insular ant community – a manipulation experiment (Hymenoptera, Formicidae) // *Annales Zoologici Fennici*, **23**: 297–302.
- Sanders N.J., Gordon D.M. 2003. Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities // *Ecology*, **84**(4): 1024–1031.
- Sanders N.J., Crutsinger G.M., Dunn R.R., Majer J.D., Delabie J.H.C. 2007. An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly // *Biotropica*, **39**(3): 422–427.
- Yanoviak S.P., Kaspari M. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter // *Oikos*, **89**(2): 259–266.

Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae)

И.К. Яковлев

Ethological aspects of task specialization in red wood ant (Hymenoptera: Formicidae) colonies

I.K. Iakovlev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia. E-mail: IvanIakovlev@gmail.com

Резюме. Исследование функциональной специализации муравьев проведено с применением индивидуального тестирования особей в наборе опытов, моделирующих различные природные ситуации (встреча с конкурентом и потенциальным хищником, предметы естественного окружения). Выявлены существенные различия в поведении особей, принадлежащих к разным функциональным группам (сборщики пади, охранники, охотники): в уровне, специфике агрессивного и исследовательского поведения, в использовании реакций избегания опасности. Эксперименты с семьями «наивных» (выращенных в лаборатории) муравьев позволяют полагать, что особи с низким уровнем агрессивности и способные избегать опасности становятся сборщиками пади, тогда как агрессивные особи, не избегающие хищников и конкурентов, специализируются как охранники и охотники. Для развития специфических тактик взаимодействия с «врагами» муравьям, по-видимому, требуется опыт столкновений с ними.

Ключевые слова. Рыжие лесные муравьи, специализация, депривационный эксперимент, индивидуальный опыт, агрессивность, межвидовые отношения.

Abstract. Worker task specialization in ants was studied by means of individual behavioural tests simulating natural situations. In one series of experiments ants were offered models of grass, tree trunks and shelters; in another series of experiments collisions with competitors (alive ground beetles) and potential predators (a dummy blue tit) were simulated. Aphid milkers, guarders, and hunters displayed significant differences in levels of aggressiveness, as well as in traits of exploratory behaviour and in tendencies to avoid danger. Experiments with naive, laboratory reared ants enabled us to suggest that workers characterized with low level of aggressiveness and possessing the ability to avoid danger become aphid milkers, whereas aggressive ants not avoiding danger specialize in guarding and hunting. To develop specific defensive behavioural tactics, ants possibly need individual experience.

Key words. Red wood ants, task specialization, deprivation experiment, individual experience, aggressiveness, interspecific interactions.

Введение

Разделение функций среди рабочих особей в семьях общественных перепончатокрылых является классическим примером реализации дискретной фенотипической изменчивости в популяциях. Для муравьев хорошо исследованы ситуации, когда выполняемые функции связаны с морфологической кастовой изменчивостью: специфическая форма челюстей и головы, существенные различия в размерах тела (Holldobler, Wilson, 1990). Однако у многих видов разграничение функций основано только на различиях в поведении. Вопросы об этологических механизмах разделения труда у высокосоциальных видов муравьев были поставлены еще в середине прошлого столетия (Dobrzanska, 1959), но они остаются невыясненными. Причина неудач, возможно, заключалась в методологическом подходе, основанном на изучении поведения «безличных» функциональных групп в семье (сборщики пади тлей, охотники, охранники, няньки, строители). Исследования на индивидуальном уровне позволили выявить у рыжих лесных муравьев систему дробного разделения труда («профессиональной» специализации) в пределах функциональной группы сборщиков пади: пастухи, сторожа, разведчики и транспортировщики (Резникова, Новгородова, 1998).

До сих пор оставались невыясненными этологические механизмы не только профессиональной специализации, но и разделения муравьев на основные функциональные группы. Можно полагать, что у муравьев функциональная и более глубокая «профессиональная» специализация основаны на сочетании психофизиологических и когнитивных характеристик, таких как уровень и количество агрессивных реакций, способность обучаться избегать опасности или решать определенные поисковые задачи (Reznikova, 2007). Однако связь этих характеристик с выполняемыми задачами до сих пор не была изучена.

Материал и методика

Исследования проводились в 2008–2010 гг. в лабораторных условиях на рыжих лесных муравьях *Formica aquilonia* Yarow и *F. polyctena* Foerster. В основу методического подхода положено изучение индивидуального поведения муравьев в наборе тестов, моделирующих природные ситуации и исследование развития поведения с помощью депривационных экспериментов, когда выращиваются «наивные», не имеющие опыта, особи и сравнивается их поведение с поведением интактных особей. В качестве модельных тест-объектов использовались: (1) хищные жужелицы рода *Pterostichus* Bonelli, 1810, как топических конкурентов рыжих лесных муравьев, вызывающих агрессивные реакции (Дорошева, Резникова, 2006), (2) чучело птицы – в качестве источника опасности и потенциального хищника, (3) установка с разными предметами, имитирующими природные объекты для изучения исследовательского поведения муравьев.

Тестирование муравьев по отношению к хищным жужелицам проводили на аренах (15 x 15 x 2 см), ссаживая их по одному с жуком. Для этого муравья с помощью кисточки помещали на арену и спустя 2–3 мин предъявляли жука в течение 10–15 минут. Фиксировали последовательность и продолжительность поведенческих реакций муравья. Подсчитывали частоту нападений на жука, встречаемость реакций, а также бюджет времени взаимодействия с жуком.

Для изучения индивидуальных реакций на объект опасности у муравьев, посещавших в лаборатории ветки с колониями тлей, использовали чучело синицы *Parus major* L. Чучело птицы несколько раз клювом подносили к муравью на расстоянии около 1 см и фиксировали реакции муравья. Сравнивали поведение групп сборщиков пади и охранников (о наборе групп см. ниже). Для этого группы муравьев (по 200–300 особей) заселяли в гнезда на отдельные лабораторные арены с колониями тлей. Спустя сутки отмечали, как охранники равномерно распределились на веточках с тлями и большую часть времени пребывали в положении покоя или настороженной позе, не контактируя с тлями и между собой. В группе сборщиков пади отмечали устойчивую работу на колониях тлей спустя несколько дней. После этого приступали к тестированию муравьев.

Характер исследовательского поведения муравьев оценивали с помощью установки, впервые примененной Ж.И. Резниковой (1983) в полевых экспериментах и адаптированной нами для лабораторных условий. Муравьев по одному помещали в контейнер (25 x 25 x 15 см) с предметами, имитирующими природные объекты: толщу травостоя представляла пенопластовая платформа

(45 x 10 x 20 мм) с воткнутыми в нее трубочками (50 x 1 x 1 мм), вертикальная пластина (45 x 20 мм) имитировала ствол дерева или возвышенность, а приподнятая над поверхностью на 3 мм горизонтальная пластина (45 x 20 мм) – опад или природное укрытие. Продолжительность пребывания особи на предметах фиксировали в течение 10 мин.

В первой серии экспериментов сравнивали поведение рабочих разной функциональной принадлежности, взятых из естественных условий (колония муравейников *F. aquilonia* и одиночное гнездо *F. polystena* на участке смешанного леса на территории новосибирского Академгородка). Для этого использовали 3 контрольные, переселенные в лабораторию, семьи (по 500–1500 рабочих с самкой и расплодом) и 7 контрольных групп (по 50–100 особей), взятые из тех же гнезд. Охранников (в данном случае речь идет об охранниках гнезда) собирали у входов и с крышки лабораторного гнезда, пронося над ними препаровальную иглу и отбирая наиболее агрессивно нападающих муравьев. Сборщиков пади собирали в природе с колоний тлей. Охотников собирали на фуражировочных дорогах из особей, несущих добычу (мертвых беспозвоночных) в гнездо.

Таблица 1. Размеры групп муравьев, участвовавших в разных тестах.

Тесты	Контрольные семьи и группы			Наивные семьи		
	Сбп	Охр	Охт	Сбп	Охр	Охт
Топический конкурент	20	40	20	20	15	25
Объект опасности	30	30	–	96	–	–
Исследовательское поведение	20	19	20	20	20	–

Примечание. Сбп – сборщики пади, Охр – охранники, Охт – охотники.

Чтобы оценить вклад индивидуального опыта и наследственно обусловленных компонент поведения, принимающих участие в специализации рабочих, мы сравнивали поведение муравьев, принадлежащих к одной и той же функциональной группе, из «наивных» и контрольных семей. Для этого использовали 4 «наивные» семьи, состоящие из особей, выращенных из куколок в лаборатории и лишенных опыта общения со взрослыми особями, жертвами, врагами и прочими стимулами (по 300–800 рабочих с самкой и расплодом). Представителей функциональных групп выделяли на основе этограмм из меченых особей, выполнявших определенную работу не менее 1 недели. Сборщиков пади выделяли, выставляя на арену веточки с колониями тлей. Охранников собирали тем же способом, что и в контрольных семьях. Наивных охотников (активных фуражиров) собирали из особей, активно исследующих арену и не участвующих в работе на колониях тлей. Возраст наивных рабочих во всех группах был сходным (5–10 недель после выхода из куколки) и соответствовал физиологически зрелому. Данные о размерах контрольных и наивных групп муравьев представлены в табл. 1. Всего проведено 505 тестов с разными особями, что составило 52 часа наблюдений.

Результаты

Сравнительный анализ реакций муравьев, взятых из природы, показал, что члены разных функциональных групп существенно различаются по соотношению в их поведенческом репертуаре реакций избегания опасности, агрессивных и исследовательских реакций.

Мы выделили 10 поведенческих реакций, реализуемых муравьями при встречах с «врагами» (хищными жужелицами). Шесть из них мы отнесли к агрессивным реакциям: (1) выпад, (2) преследование, сопровождавшееся выпадами и короткими укусами, (3) агрессивное контактное обследование – когда муравей забирается на жука, покусывает и ощупывает его с раскрытыми жвалами, (4) короткий укус, длящийся не более 5 с, (5) продолжительный укус, длящийся более 5 с, (6) «мертвая хватка», когда муравей вцепляется в жука, сам его не отпускает более 1 мин и брызгает кислотой. К неагрессивным реакциям отнесли: (7) ощупывание жука антеннами, (8) обследование на расстоянии, (9) игнорирование, (10) избегание жука. Наиболее агрессивно на «врагов» реагировали охранники и охотники, нападая на жука почти с одинаково высокой частотой

(73.9±3.7 и 78.3±2.5 %, соответственно). При этом для охранников было характерно поведение, направленное на захват и удержание «врага». Продолжительные укусы демонстрировали 73 % охранников, а «мертвую хватку» – 20 %. В последнем случае жужелицы вступали в схватку и могли повредить или убить муравья. В группе охотников эти показатели оказались существенно ниже (табл. 2). Тактика поведения охотников была менее опасной для них, чем охранников, и состояла в том, чтобы прогнать «врага». В столкновениях с жуком они значительно больше времени (по сравнению с охранниками) проводили в преследовании и агрессивном обследовании жука (рис. 1). Данная тактика муравьев вызывала у жука реакцию замирания или ускорение движения. Сборщики пади проявляли наименьший уровень агрессивности (табл. 2). Большая часть времени контактов с жуком у представителей этой группы приходилась на «мирные» контакты, включающие ошупывание, дистантное обследование, игнорирование и избегание жука (рис. 1). Важно отметить, что реакции избегания были обнаружены только в группе сборщиков пади (65 % особей) и включали повороты (более 90°) и огибание муравьем жука и/или ускорение движения во время контакта или непосредственно перед ним для предотвращения столкновения.

Таблица 2. Характеристики поведения взятых из природы разных групп муравьев в тестах с хищными жужелицами.

Функциональные группы	ЧН, %	Встречаемость агрессивных реакций, (в долях особей) %					
		1	2	3	4	5	6
Сборщики пади	28.7±6.4	80	35	40	60	0	0
Охранники	73.9±3.7*	100*	95*	90*	98*	73**	20**
Охотники	78.3±2.5*	95	95*	100*	100*	35*	0

Примечание. Частота нападений (ЧН) выражена в процентах от общего количества контактов муравья с жуком (mean±SEM). Обозначения: 1 – выпад, 2 – преследование, 3 – агрессивное обследование, 4 – короткий укус, 5 – продолжительный укус, 6 – мертвая хватка; * – величина достоверно отличается от таковой у сборщиков пади, ** – величина достоверно отличается от таковой у сборщиков пади и охотников (для ЧН: $p < 0.001$, t -критерий Стьюдента; для встречаемости: $p < 0.05$, точный тест Фишера).

При встрече с объектом опасности (чучелом птицы) на колониях тлей муравьи демонстрировали один из трех типов поведения. Первые два связаны с избеганием контакта: спрыгивание с ветки и перемещение по ней. Подобное поведение муравьев по отношению к нападающим на них птицам уже было отмечено: при появлении дятлов и синиц на посещаемых муравьями деревьях усиливался поток падающих с них муравьев (Наемиг, 1997). Третий, агрессивный тип поведения муравьев на чучело птицы включает позы агрессии и настороженности, пробежки с раскрытыми жвалами и выпад. Обнаружено, что большинство сборщиков пади при предъявлении им чучела птицы демонстрировали избегание опасности (63 % особей), тогда как в группе охранников, сторожащих колонии тлей, таких особей оказалось 27 % ($p < 0.01$, критерий хи-квадрат).

Муравьи разной функциональной принадлежности различались также в специфике исследовательского поведения. Сборщики пади изучали предметы, имитирующие травостой и ствол дерева значительно дольше охранников и охотников. Охранники же большую часть времени стояли в настороженной позе на предмете, имитирующем опад. Из трех групп охотники меньше всех проводили время за исследованием предметов, но при этом они отличались самой высокой подвижностью (рис. 2).

Распределение «неопытных» особей по функциональным группам (на срок от 1 до 6 недель), наблюдавшееся в семьях наивных муравьев, указывает на существенную изначальную разнокачественность рабочих особей. Нас интересовала связь между выбором круга задач (работа на колониях тлей, охрана гнезда или активная фуражировка) и описанными для контрольных групп поведенческими особенностями муравьев.

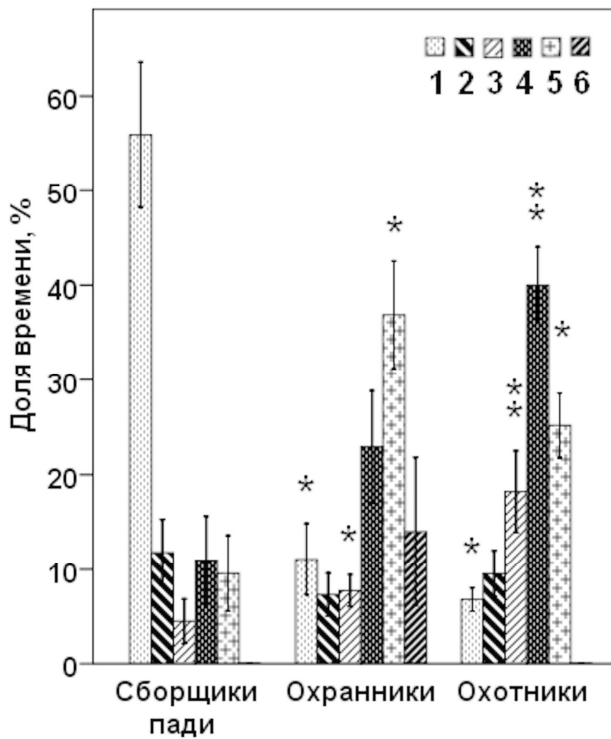


Рис. 1. Бюджеты времени взаимодействия с конкурентом у разных групп муравьев (в долях от общего времени взаимодействия, %). Обозначения: 1 – неагрессивные реакции, 2 – выпады, 3 – преследования, 4 – агрессивное обследование, 5 – укусы, 6 – мертвая хватка; * – значение достоверно отличается от такового у сборщиков пади, ** – значение достоверно отличается от такового у сборщиков пади и охранников ($p < 0.05$, Wilcoxon).

Время, проведенное на предметах, с

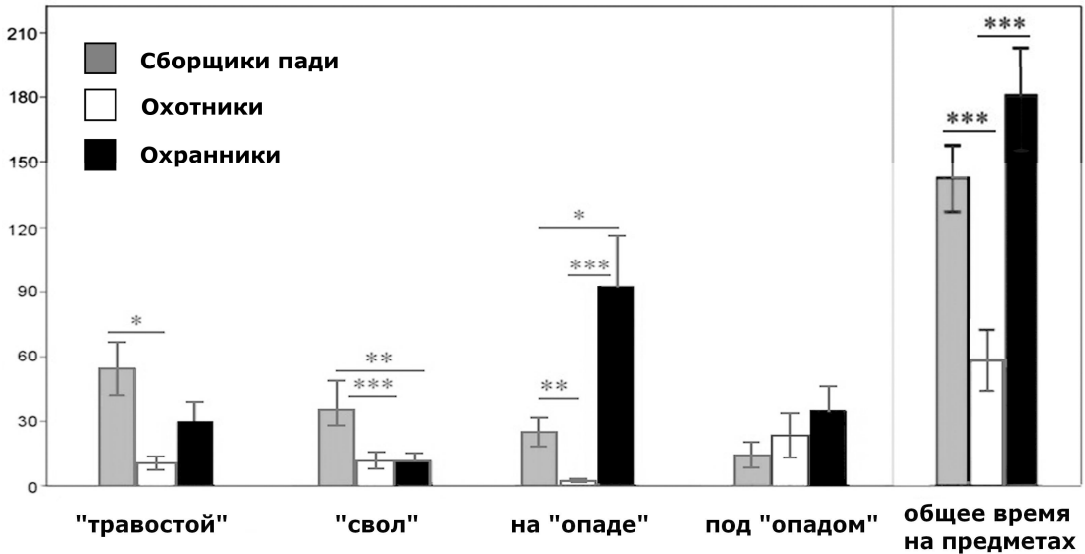


Рис. 2. Различия в исследовательском поведении между функциональными группами муравьев из контрольных семей (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, Wilcoxon).

Время, проведенное на предметах, с

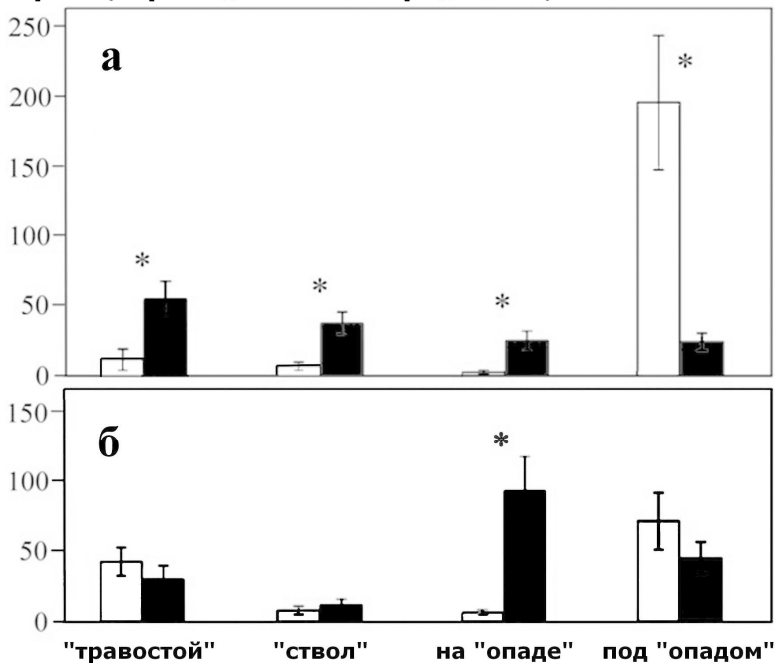


Рис. 3. Различия в исследовательском поведении контрольных (черным) и наивных (белым) групп муравьев: (а) для сборщиков пади, (б) для охранников (* $p < 0.05$, Wilcoxon).

Характер различий в агрессивности наивных рабочих по отношению к топическому конкуренту (хищным жужелицам) почти полностью совпал с распределением, описанным для контрольных семей. Наивные охотники и охранники существенно чаще нападали на жука, чем наивные сборщики пади (65.2 ± 5.0 и 62.9 ± 4.9 % против 35.6 ± 5.9 %, соответственно; $p < 0.01$, t -критерий Стьюдента). Исключение составили различия в тактиках нападения муравьев. Так, частота нападений у охотников из контроля была выше, чем в наивной группе (78.3 ± 2.5 и 65.2 ± 5.0 %, соответственно, $p < 0.05$, t -критерий Стьюдента). Однако в репертуаре наивных охотников присутствовала реакция мертвой хватки (у 36 % особей группы), что существенно отличало их поведение от тактики коротких укусов и преследований, используемой контрольной группой охотников с целью прогнать жука. При сравнении тактик охранников наблюдалась противоположная ситуация. Реакции продолжительных укусов и мертвой хватки, составляющие тактику захвата и удержания «врага» и присущие представителям контрольной группы охранников, встречались существенно реже в группе охранников из наивной семьи (73 и 27 % для укусов, $p < 0.001$; 20 и 0 % для мертвой хватки, $p = 0.063$; точный тест Фишера). Частота нападений также оказалась выше на уровне тенденции у охранников из контрольной семьи, чем в наивной группе (73.9 ± 3.7 и 62.9 ± 4.9 %, соответственно, $p = 0.082$, t -критерий Стьюдента).

Сравнивая реакции на потенциального хищника (синицу) у сборщиков пади из наивной и контрольной семей, мы на уровне тенденций обнаружили, что наивные муравьи в меньшей степени способны избегать опасности – спрыгивать или убежать по ветке (45 и 63 % особей, соответственно, $p = 0.076$, критерий хи-квадрат).

Сопоставление особенностей исследовательской активности выявило существенные различия в поведении групп сборщиков пади. Наивные сборщики проводили большую часть времени под предметом, имитирующем опад, в укрытии, тогда как контрольная группа с одинаковым интересом обследовала все предметы (рис. 3, а). Поведение охранников из обеих семей было сходным за исключением более длительного пребывания контрольными муравьями в настороженной позе на предмете «опад», воспринимаемый ими, по-видимому, как крышка лабораторного гнезда (рис. 3, б).

Обсуждение и заключение

В депривационных экспериментах на рыжих лесных муравьях показано, что распределение рабочих на основные функциональные группы (сборщики пади, охотники, охранники) в семье основано на существенных поведенческих различиях, проявляющихся уже на ранних стадиях имагинального онтогенеза.

В контрольных семьях муравьев обнаружены характерные различия в уровне и специфике агрессивного поведения между рабочими разной функциональной принадлежности. Сборщики пади демонстрируют наименьший уровень агрессивности, тогда как охранники и охотники в равной степени нападают на «врага» (жука). Однако, поведенческие тактики, применяемые представителями этих двух групп, различны. Охранники стремятся захватить и удержать жука, используя для этого мертвую хватку и продолжительные укусы. Такое поведение является опасным для самих муравьев (Дорошева, Резникова, 2006). Во время продолжительных столкновений с муравьем хищные жужелицы часто вступают в схватку и тогда способны повредить или убить его. Тактика нападения охотников направлена на то, чтобы прогнать «врага» с территории, и она менее опасна для носителя. При столкновениях они больше времени проводят в преследовании, коротких укусах и агрессивном обследовании жука. Можно предполагать, что описанные различия в тактиках нападения рабочих связаны с характером выполняемых задач. Для охранников, большую часть времени караулящих входы в гнездо и колонии тлей, задача защиты семьи и ее ресурсов является приоритетной и может включать самопожертвование особи. Деятельность охотников (активных фуражиров) связана в первую очередь с поиском и добычей белковой пищи на кормовых участках и мобилизацией к ней пассивных фуражиров. Такой вид работ требует от рабочего быстро оценивать характер встречаемого объекта (добыча, топический конкурент и т.п.) и не менее быстрой реакции.

В семьях наивных муравьев обнаружены сходные различия в уровне агрессивности рабочих: охранники и охотники нападают на жука значимо чаще сборщиков пади. Однако, тактики нападения наивных муравьев иные, чем в контрольных группах. Наивные охранники не проявляли мертвой хватки, реже использовали продолжительные укусы и в целом вели себя менее агрессивно по сравнению с охранниками из контрольной семьи. Наоборот, поведение наивных охотников было подобно тактике захвата, применяемой охранниками из контрольных семей. Есть основания полагать, что для формирования специфичной тактики взаимодействия с «врагом», позволяющей избегать опасных продолжительных контактов, охотникам необходимо приобретение опыта столкновений.

В тестах с имитацией нападения хищника показано, что в контрольных семьях сборщики пади существенно чаще избегают опасности, чем охранники. Это согласуется с описанным выше характером реакций сборщиков пади на врагов (65 % особей группы избегали контактов). В группе наивных сборщиков пади частота спрыгивания и перемещения по ветке от объекта опасности оказалась (на уровне тенденции) ниже таковой у контрольной группы. Возможно, что, сталкиваясь в кроне деревьев с птицами и наблюдая за реакциями сородичей, сборщики пади совершенствуют поведение избегания опасности.

Специфика исследовательской активности у представителей разных функциональных групп из контрольных семей состоит в том, что охранники выбирают предметы, напоминающие сторожевые посты, а сборщики пади обследуют предметы, имитирующие травостой и ствол дерева. У наивных муравьев такой специфики не обнаружено. Можно предполагать, что формирование исследовательских предпочтений у муравьев связано с приобретением опыта.

В основе функциональной специализации муравьев, по-видимому, лежат следующие ключевые характеристики поведения: уровень агрессивности и способность избегать опасности. Муравьи с низким уровнем агрессивности и способные избегать опасности становятся сборщиками пади и, возможно, разведчиками, если судить по описанным ранее поведенческим характеристикам этой группы (Резникова, Новгородова, 1998). Агрессивные особи, не избегающие врагов и хищников, специализируются как охотники и охранники. Для проявления поведенческих реакций муравьев, лежащих в основе разделения функций в семье, индивидуального опыта практически не требуется. Приобретение навыков, по-видимому, необходимо для «шлифовки» тактик взаимодействия с врагами, которые различны для охотников и охранников.

Благодарности

Работа проводилась под руководством Ж.И. Резниковой и поддержана грантами РФФИ (08–04–00489-а) и Президиума РАН по программе «Биоразнообразии» (грант 26.6).

Литература

- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц // *Зоологический журнал*, **85**(2): 183–192.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Москва: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // *Успехи современной биологии*, **118**(3): 345–356.
- Dobrzanska J. 1959. Studies on the division of labour in ant genus *Formica* // *Acta Biologiae Experimentalis*, **19**: 57–81.
- Haemig P.D. 1997. Effects of birds on the intensity of ant rain: a terrestrial form of invertebrate drift // *Animal Behavior*, **54**(1): 89–97.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants. Berlin: Springer Verlag. 732 p.
- Reznikova Zh. 2007. Animal intelligence. From individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press. 472 p.

БИОХИМИЯ И ГЕНЕТИКА

Синтетические аналоги низкомолекулярных биорегуляторов медоносной пчелы *Apis mellifera* L. в разведении земляного шмеля *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae)

А.В. Лопатин¹, Н.М. Ишмуратова²

Synthetic analogues of low-molecular bioregulators of the honeybee *Apis mellifera* L. in cultivation of terrestrial bumblebee *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae)

A.V. Lopatin¹, N.M. Ishmuratova²

¹ Воронежский государственный университет, Университетская площадь, 1, Воронеж 394006, Россия.

² Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, пр. Октября, 71, Уфа 450054, Россия.

¹ Voronezh State University, Universitetskaya square 1, Voronezh 394006, Russia. E-mail: lopatin_alex_v@inbox.ru

² Institute of Biochemistry and Genetics, USC RAS, Prospect Oktyabrya, 71, Ufa 450054, Russia. E-mail: insect@anrb.ru

Резюме. Феромонные композиции на основе синтетических аналогов компонентов секретов медоносной пчелы (9-оксо- и 9-гидрокси-2Е-деценовых кислот, 3,7-диметил-2Е,6Е-октадиенала), применяемые при создании искусственных колоний из маток *Bombus terrestris* и рабочих особей *B. terrestris* либо *Apis mellifera*, влияют на поведение не только медоносных пчел, но и шмелей, снижая взаимную агрессивность особей.

Ключевые слова. *Bombus terrestris*, *Apis mellifera*, разведение, социальное поведение, феромоны, 9-оксо-2Е-деценовая кислота; 9-гидрокси-2Е-деценовая кислота; 3,7-диметил-2Е,6Е-октадиеналь.

Abstract. Pheromone compositions on the basis of synthetic analogues of components of the honeybee' secrets (9-oxo- and 9-hydroxy-2E-decenoic acids, 3,7-3,7-dimethyl-2E,6E-octadienal), applied to formation of artificial colonies from *Bombus terrestris* queen and workers *B. terrestris* or *Apis mellifera*, influence honeybee and also bumblebees behaviour reducing mutual aggression of individuals.

Key words. *Bombus terrestris*, *Apis mellifera*, cultivation, social behavior, pheromones, 9-oxo-2E-decenoic acid; 9-hydroxy-2E-decenoic acid; 3,7-dimethyl-2E,6E-octadienal.

Введение

Для опыления энтомофильных сельскохозяйственных культур на нашей планете выращивается не менее 1 миллиона колоний шмелей в год (Velthuis, van Doorn, 2006). В Россию завозится из-за рубежа и выращивается отечественными шмелеводческими компаниями один вид – земля-

ной шмель *Bombus terrestris* (L.). Опыление шмелями – обязательная агротехническая составляющая технологии выращивания томата в теплицах. Хорошие результаты получены при использовании шмелей на пчелоопыляемых гибридах огурца и других энтомофильных культурах (Батов, Трусевич, 2002; Пономарев, 2004; Король, 2007; Лопатин и др., 2007, 2008б; Лопатин и др., 2008а).

В естественных условиях нематрифилиальные колонии пчел возникают при узурпации чужого гнезда, полигинном основании гнезда, замещении матки другой резидентной самкой. В лабораторных садках и инсектариях изолированные самки шмелей и других социальных пчел как правило неохотно основывают гнезда. Для стимуляции гнездования из самок, отобранных из одного или из разных гнезд, создаются искусственные колонии пчел. Такие колонии используются для этологических исследований галиктин и других эусоциальных пчел и при разведении шмелей (Sladen, 1912; Michener, Brothers, 1971; Alford, 1975; Duchateau, 1985; Röseler, 1985; Gretenkord, 1997; Лопатин, 2008).

Сходные с матрифилиальными колонии примитивно-эусоциальных пчел формируются из куколок или личинок и не более 1 взрослой особи. Для искусственных колоний шмелей, созданных из матки и взрослых рабочих особей, характерны: взаимная агрессивность, приводящая к гибели шмелей и приостановке оогенеза приблизительно у 20 % маток; откладка неоплодотворенных яиц рабочими особями, из-за чего многочисленные самцы в первых выводках производятся в 30–50 % гнезд; оофагия – поедание яйцекладущими самками кладок других членов колонии (Лопатин и др., 2009). Стимуляция инициирования колонии шмелей при помощи молодых, имеющих светлую окраску рабочих особей медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.) дает хорошие результаты. Однако молодых медоносных пчел трудно получить зимой, а зрелые рабочие крайне агрессивны по отношению к шмелям (Gretenkord, 1997; Лопатин, Солдатова, 2009).

Целью данной работы явилось изучение влияния феромонных композиций, составленных из синтетических аналогов компонентов секретов медоносной пчелы, продуцируемых мандибулярными железами (9-оксо- и 9-гидрокси-2Е-деценвые кислоты) и пахучей железой Насонова (3,7-диметил-2Е,6Е-октадиеналь) (Амирханов и др., 2004), на социальное поведение особей искусственных колоний, сформированных из матки *B. terrestris* и рабочих особей *B. terrestris* или *A. mellifera*.

Материал и методика

Матки шмелей через 3 недели после отрождения из куколок и спаривания подвергались двукратной (по 30 мин) наркотизации углекислым газом. Технология выращивания шмелиных семей включает два этапа: 1 этап – искусственные колонии содержатся в садках диаметром 14 см; 2 этап – колонии шмелей, достигшие численности 7 рабочих особей, переносятся в садки большего объема (20 × 27 см и высотой 13 см). Семьи шмелей доразвивались до численности не менее 50 рабочих особей (подобные семьи используются для опыления растений в теплицах). В инсектариях для содержания шмелей поддерживалась температура 24–29 С и относительная влажность воздуха 45–70 %. В качестве белкового корма использовалась паста из обножки медоносной пчелы и сахарного сиропа, а углеводный корм – 62 % инвертированный сахарный сироп (Ащеулов, 2001; Пономарев, 2004).

Искусственные колонии формировались из матки *B. terrestris* и 3 зрелых рабочих особей *A. mellifera* (вариант А), либо из матки и 3 рабочих особей *B. terrestris* (вариант В). В варианте А экспериментальная группа А1 состояла из 24 колоний, а контрольная и экспериментальные группы А2, А3 и А4 включали по 23 колонии. Группа А1 получала сироп с добавкой 0.03 % об. спиртового раствора композиции ТОС-Ш-2 (основа – 9-гидрокси-2Е-деценвая кислота); группа А2 – сироп с добавкой 0.03 % об. спиртового раствора композиции Кандисил (основа – 9-оксо-2Е-деценвая кислота). Группа А3 содержалась в садках, на центральную часть которых было нанесено по 0.1 мл гелеобразной композиции ТОС-Ш-1 (основа – 9-оксо-2Е-деценвая кислота + 3,7-диметил-2Е,6Е-октадиеналь). Наконец, группа А4 содержалась в садках, на центральную часть которых было нанесено по 0.1 мл гелеобразной композиции Меллан (основа – 3,7-диметил-2Е,6Е-октадиеналь). В варианте В контрольная группа включала 30 колоний шмелей, экспериментальные группы – по 25 колоний шмелей. Группа В1 содержалась в садках, на центральную часть которых было

нанесено по 0.1 мл гелеобразной композиции ТОС-Ш-1. Группа В2 получала сироп с добавкой 0.03 % об. спиртового раствора композиции ТОС-Ш-2.

У медоносных пчел хорошо развито оборонительное поведение. В результате агрессивных взаимодействий как матки шмелей, так и пчелы получают повреждения и гибнут. Стадии повреждения опущения тела маток *B. terrestris* в результате агрессивных взаимодействий с рабочими особями *A. mellifera* оценивались в баллах по иллюстрированной таблице (Лопатин, Солдатова, 2009): 0 – опущение без значительных повреждений; 1 – опущение брюшка мало повреждено, все перевязи частично или полностью сохранились; 2 – опущение брюшка сильно повреждено, черная перевязь почти отсутствует, желтая и белая частично сохранились; 3 – опущение отсутствует на брюшке, а при высокой степени поврежденности и на большей части груди.

Результаты

Агрессивное поведение медоносных пчел по отношению к маткам шмелей (вариант А) в течение первых двух недель после создания искусственных колоний привело к различной степени внешних повреждений маток шмелей в экспериментальных и контрольных группах. В группах А3 и А4 средняя степень поврежденности опущения маток мало отличалась от контроля. В группе А2 в течение первых трех недель поврежденность опущения была несколько выше, чем в контроле (у 68 % маток ко 2-й неделе большая часть опущения отсутствовала). В группе А1 поврежденность опущения маток шмелей на 2-й неделе была в 4, а на 3–6-й неделях – в 3.4–1.5 раза ниже, чем в контроле. Начиная с 4-й недели в группе А1 средняя степень поврежденности опущения маток возрастала приблизительно с той же скоростью, как в других группах. Вероятно через 3 недели действие феромонных препаратов ослабляется, но в то же время происходит сокращение числа агрессивных социальных взаимодействий в результате взаимной адаптации особей и гибели 1/3–1/2 медоносных пчел (табл. 1). Агрессивное поведение рабочих шмелей по отношению к матке в нематрифилиальных искусственных колониях (вариант В) не приводит к быстрой потере опущения или другим заметным внешним повреждениям.

Таблица 1. Среднее число выживших рабочих *A. mellifera* (v) и средняя степень поврежденности опущения маток *B. terrestris* (d) в течение первых 6 недель после создания искусственных колоний.

Группы	Неделя существования колонии									
	0		2		3		4		6	
	v	d	v	d	v	d	v	d	v	d
А1	3.0	0.0	2.0	0.4	1.7	0.5	1.6	0.8	1.5	1.4
А2	3.0	0.0	2.1	2.0	1.7	2.1	1.5	2.1	0.8	2.4
А3	3.0	0.0	2.3	1.5	1.8	1.8	1.5	2.0	1.2	2.5
А4	3.0	0.0	2.5	1.4	2.4	1.8	2.1	1.8	1.8	2.3
Контроль	3.0	0.0	2.3	1.6	2.0	1.7	2.0	1.9	1.3	2.2

В варианте А в колониях не достигших численности 50 особей в экспериментальных группах А1 погибло 4.2–13 %, в контроле – 4.3 % маток шмелей (табл. 2). Причиной гибели большинства особей, вероятно, были бактериозы, т.к. не отмечено связи смертности со степенью агрессивности медоносных пчел и поврежденности опущения (табл. 1, 2). Относительно высокая смертность рабочих *A. mellifera* в течение первых трех недель отмечена как в группе А1 с низкой, так и в группе А2 с высокой агрессивностью пчел. Минимальная их смертность в течение первых шести недель наблюдалась в группе А4 и контроле (табл. 1). Агрессивные взаимодействия в колониях шмелей, созданных из взрослых самок (вариант В), приводят к гибели части особей (в том числе маток) и к производству самцов из яиц, отложенных рабочими особями. В экспериментальных группах смертность маток была значительно ниже, чем в контроле. В садках группы В1 на начальных этапах существования колоний не погибло ни одной матки. В контроле варианта В до от-

Таблица 2. Смертность маток и производство самцов *B. terrestris* в колониях с различной численностью особей.

Группы	Смертность маток шмелей (%) в колониях включающих:		Производство самцов (%) в колониях включающих:	
	<7 особей	<50 особей ¹	<50 особей	>50 особей
A1	8.7	13.0	8.7	0.0
A2	8.7	8.7	8.7	4.3
A3	0	4.2	12.5	0.0
A4	4.3	4.3	4.3	0.0
А Контроль	4.3	4.3	8.7	4.3
B1	0	0	44.0	20.0
B2	0	4.3	43.4	17.4
В Контроль	23.3	23.3	33.3	16.7

Примечание. ¹ – в том числе в колониях с численностью менее 7 особей.

рождения первого выводка погибло 23.3 % маток (табл. 2.). Рабочие особи шмелей, как правило, доживают до отрождения первых молодых особей. Поскольку в данной серии экспериментов мечение шмелей не выполнялось, в дальнейшем контролировать их выживание было сложно.

В варианте А производство самцов в первых выводках было относительно редким явлением. В варианте В в первые 7 недель самцы появились не менее чем в 40 % колоний шмелей с выжившими матками (табл. 2).

В варианте А на 1-й неделе все экспериментальные группы по числу ячеек с яйцами превосходили контроль, но ко 2-й неделе контроль превышала только группа А4 (табл. 3). Наибольшая доля колоний, достигших численности не менее 7 рабочих особей к 7-й неделе, наблюдалась в группе А2. На последующих неделях группа А2 уже отставала от группы А3 и контроля. Причиной этого, вероятно, была высокая степень поврежденности опушения маток шмелей, что неблагоприятно отразилось на развитии около 10 % колоний. Относительно невысокая скорость роста доли колоний, достигших численности более 7 особей, наблюдалась в группах А1 и А4 с минимальной частотой агрессивных взаимодействий (табл. 4). В варианте В откладка яиц шмелями, как правило, наблюдалась раньше, чем в варианте А: во всех садках с выжившими самками не позднее 2–3-й недели появлялись ячейки с яйцами. В последующем экспериментальные группы варианта В превосходили контрольную по скорости роста численности колонии: на 3-й неделе – по доле колоний с куколками; с 4-ой недели – по доле колоний, в которых отродились молодые самки. В группе В1 куколки появились во всех садках, а к 4–5-ой неделям почти в 2 раза больше колоний (чем в контроле и группе В2) произвели молодых самок (табл. 3). К 5–6-ой неделям экспериментальные группы превосходили контроль по числу колоний, достигших численности более 7 рабочих особей (табл. 4).

В варианте А по доле семей, достигших численности более 50 особей, группа А1 с пониженной агрессивностью пчел отставала от прочих, но все колонии состояли только из рабочих особей шмелей. Максимальная доля крупных колоний шмелей получена в группе А3. Механизм положительного влияния феромонного препарата в данном случае не ясен, т.к. значительного изменения агрессивности особей не отмечено. В варианте В в контрольной группе половина маток не вырастила рабочих особей. Доля колоний шмелей, достигших численности более 50 особей, в экспериментальных группах на 12 % (В2) и 16 % (В1) превосходила контроль (табл. 4), но среди экспериментальных и контрольных колоний шмелей, достигших численности более 50 особей, 17–20 % производили значительное число самцов (табл. 2).

Обсуждение и заключение

При лабораторном разведении шмелей сложно имитировать реализующийся в естественных условиях поведенческий комплекс, связанный с закладкой гнезда, в том числе питание на цветках растений, поисковые полеты в гнездовых станциях и строительство гнезда. Формирование искусст-

Таблица 3. Сроки развития первого выводка *B. terrestris* в искусственных колониях.

Группы	Состояние колоний ¹	Неделя существования колонии								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
A1	без расплода, (%)	70	22	9	17	17	22	22	22	22
	яйца и личинки, (%)	30	78	91	83	83	78	78	78	78
	куколки, (%)	0	0	4	17	52	65	65	70	70
	молодые самки, (%)	0	0	0	4	13	35	61	61	70
A2	без расплода, (%)	70	17	9	13	17	17	17	17	17
	яйца и личинки, (%)	30	83	91	87	83	83	83	83	83
	куколки, (%)	0	0	9	30	48	74	83	83	83
	молодые самки, (%)	0	0	0	0	13	57	65	65	65
A3	без расплода, (%)	63	21	13	8	4	4	4	4	4
	яйца и личинки, (%)	38	79	88	92	96	96	96	96	96
	куколки, (%)	0	0	4	38	75	88	92	92	92
	молодые самки, (%)	0	0	0	0	13	63	71	79	83
A4	без расплода, (%)	65	9	9	9	9	9	9	9	9
	яйца и личинки, (%)	35	91	91	91	91	91	91	91	91
	куколки, (%)	0	0	9	13	30	70	74	83	83
	молодые самки, (%)	0	0	0	0	13	26	61	70	70
A контр.	без расплода, (%)	74	13	13	9	9	9	9	9	9
	яйца и личинки, (%)	26	87	87	91	91	91	91	91	91
	куколки, (%)	0	0	4	26	43	83	91	91	91
	молодые самки, (%)	0	0	0	4	9	30	74	87	91
B1	без расплода, (%)	8	4	0	0	0	0	0	0	0
	яйца и личинки, (%)	92	96	100	100	100	100	100	100	100
	куколки, (%)	0	0	76	100	100	100	100	100	100
	молодые самки, (%)	0	0	0	40	64	76	76	76	76
B2	без расплода, (%)	4	4	4	4	4	4	4	4	4
	яйца и личинки, (%)	96	96	96	96	96	96	96	96	96
	куколки, (%)	0	0	57	96	96	96	96	96	96
	молодые самки, (%)	0	0	0	22	39	61	61	61	61
B контр.	без расплода, (%)	20	7	7	7	7	7	7	7	7
	яйца и личинки, (%)	80	93	93	93	93	93	93	93	93
	куколки, (%)	0	0	50	70	93	93	93	93	93
	молодые самки, (%)	0	0	0	23	37	50	50	50	50

Примечание. ¹ – доля колоний в подгруппах рассчитывалась от начальной численности экспериментальных и контрольных групп; таким образом, в подгруппы «без расплода» вошли садки с погибшими матками – см. табл. 2.

венного гнезда, содержащего преимагинальные фазы или взрослых рабочих особей, позволяет инициировать откладку яиц матками шмелей. Вероятно, в данном случае реализуется поведенческий комплекс, связанный с факультативным внутри- или межвидовым клептопаразитизмом, который широко распространен у гнездостроящих видов пчел, в том числе и шмелей. В искусственных колониях молодые матки шмелей мало агрессивны по отношению к конспецифичным рабочим особям, но убивают около половины подсаженных к ним рабочих *A. mellifera* в течение 3–4-х недель. По-видимому, тестируемые феромонные препараты не оказывают значительного влияния на агрессивность молодых маток *B. terrestris* по отношению к рабочим особям пчел и шмелей. Доля выживших маток шмелей в искусственных колониях, созданных из маток *B. terrestris* и зрелых рабочих *A. mellifera*, зависит от численности пчел: 3 рабочие особи *A. mellifera*, как правило,

Таблица 4. Динамика роста численности колоний *B. terrestris* после появления первого выводка рабочих особей.

Группы	Состояние колоний	Неделя существования колонии									
		4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
A1	более 7 рабочих, (%)	0	4.3	17.4	43.5	56.5	60.9	60.9	65.2	65.2	65.2
	более 50 экз., (%)	0	0	0	0	8.7	17.4	30.4	47.8	52.2	56.5
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	0	8.7	17.4	30.4	47.8	52.2	56.5
A2	более 7 рабочих, (%)	0	4.3	26.1	60.9	60.9	65.2	65.2	65.2	65.2	65.2
	более 50 экз., (%)	0	0	0	0	4.3	21.7	39.1	56.5	65.2	65.2
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	0	4.3	21.7	39.1	47.8	52.2	52.2
A3	более 7 рабочих, (%)	0	0	29.2	50.0	70.8	79.2	83.3	83.3	83.3	83.3
	более 50 экз., (%)	0	0	0	0	0	20.8	41.7	62.5	75.0	75.0
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	0	0	20.8	41.7	58.3	66.7	66.7
A4	более 7 рабочих, (%)	0	0	13.0	30.4	47.8	60.9	65.2	69.6	69.	69.6
	более 50 экз., (%)	0	0	0	0	8.7	13.0	21.7	30.4	56.5	60.9
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	0	8.7	13.0	21.7	30.4	47.8	52.2
А контр.	более 7 рабочих, (%)	0	4.3	8.7	43.5	73.9	78.3	78.3	78.3	78.3	78.3
	более 50 экз., (%)	0	0	0	0	0	8.7	17.4	52.2	65.2	65.2
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	0	0	8.7	17.4	52.2	56.5	56.5
B1	более 7 рабочих, (%)	0	56.0	68.0	72.0	72.0	72.0	72.0	72.0	72.0	72.0
	более 50 экз., (%)	0	0	0	20.0	32.0	48.0	56.0	56.0	56.0	56.0
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	20.0	24.0	28.0	28.0	28.0	28.0	28.0
B2	более 7 рабочих, (%)	4.3	26.1	56.5	56.5	56.5	56.5	56.5	56.5	56.5	56.5
	более 50 экз., (%)	0	0	0	8.7	30.4	34.8	47.8	47.8	52.2	52.2
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	4.3	21.7	21.7	21.7	21.7	21.7	21.7
В контр.	более 7 рабочих, (%)	6.7	36.7	43.3	46.7	46.7	46.7	46.7	46.7	46.7	46.7
	более 50 экз., (%)	0	0	0	16.7	30.0	33.3	36.7	40.0	40.0	40.0
	более 50 рабочих, (%)	0	0	0	16.7	23.3	23.3	23.3	23.3	23.3	23.3

не способны убить матку *B. terrestris*, но наносят ей значительные повреждения опушения, крыльев и ног. В садках с 5 зрелыми рабочими *A. mellifera* погибает около половины маток *B. terrestris* (Лопатин, Солдатова, 2009; Лопатин и др., 2010). Три рабочие особи *B. terrestris* часто убивают подсаженных к ним молодых маток (табл. 2). В варианте А в течение первых трех недель в наибольшей степени проявилось действие препарата ТОС-Ш-2 (A1) на агрессивность медоносных пчел. Матки шмелей потеряли в среднем в 4 раза меньшую долю опушения, чем в контроле. Значительного влияния препаратов ТОС-Ш-1, Меллан и Кандисил на агрессивность медоносных пчел не отмечено. На 6-ой неделе доля колоний, в которых отродилось не менее 7 рабочих шмелей, составила в экспериментальных группах А3 – 29.2 % и А2 – 26.1 %, что приблизительно в 3 раза превосходило контроль (8.7 %). С 8-й недели все экспериментальные группы по этому показателю уступали контрольной.

Феромонные композиции в течение первой недели значительно снижали взаимную агрессивность особей в искусственных колониях *B. terrestris*, созданных из молодой матки и рабочих особей из других колоний (вариант В). В контрольной группе погибло 23 % маток. При использовании композиции ТОС-Ш-1 (B1) не погибла ни одна матка. В группе В2 (препарат ТОС-Ш-2) смертность маток шмелей составила 4 %. Наиболее успешно развивались колонии шмелей группы В1. На первой неделе в садках построено большее число ячеек для хранения сиропа и откладки яиц, кроме того реже отмечались следы оофагии (Лопатин и др., 2009). В первые 7 недель возросла доля успешно развивающихся колоний: в группе В1 доля семей, достигших численности более 7 особей, составила 72 %, В2 – 56.5 %, а в контроле – 46.7 %. В дальнейшем доля семей, достигших численности более 50 особей, в группах В1 и В2 также превосходила контроль. Доля колоний, перешедших к производству самцов, не достигнув численности 50 особей, составляла в груп-

пе В2 – 43.4 %, В1 – 44 %, а в контроле – 33.3 %. Меньшая доля контрольных колоний, перешедших к производству самцов, связана с тем, что большинство менее жизнеспособных маток погибло на первых неделях существования колоний. В искусственных колониях, созданных только из шмелей (вариант В), большинство маток шмелей начинали откладывать яйца раньше, чем в колониях, созданных из шмелей и медоносных пчел (вариант А). Если в варианте В все успешно развивающиеся колонии достигают численности более 50 рабочих особей к 8–9-й неделе, то в варианте А – к 12–13-й неделе.

Заключение

Компоненты синтетических аналогов феромонов медоносной пчелы снижают агрессивность не только рабочих особей *A. mellifera*, но и самок *B. terrestris*. В течение 1–4-х недель действие феромонных композиций ослабевает, поэтому различия между экспериментальными и контрольной группами сокращаются с увеличением возраста искусственной колонии. Феромонные композиции не ингибируют развитие овариев рабочих особей шмелей, либо их действие непродолжительно, поэтому в искусственных колониях, созданных из маток и рабочих особей *B. terrestris*, производились самцы. Поскольку в составе секретов шмелей не обнаружены вещества, синтетические аналоги которых входят в состав исследовавшихся феромонных композиций, механизм их действия на шмелей нуждается в дальнейшем изучении.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность ООО «Бамблби Компани» (г. Воронеж) за предоставленное лабораторное оборудование, корма и шмелей для выполнения исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 08–04–99020–р_офи и № 08–03–99029–р_офи.

Литература

- Амирханов Д.В., Ишмуратова Н.М., Яковлева М.П., Ишмуратов Г.Ю., Толстикова Г.А. 2004. Феромоны медоносных пчел // *Башкирский химический журнал*, **11**(3): 5–18.
- Ащеулов В.И. 2001. Шмели – опылители сельскохозяйственных растений в теплицах. Иваново. 233 с.
- Батов В.Н., Трусевич А.В. 2002. Использование шмелей для опыления растений томата в теплице // *Гавриши*, **6**: 8–12.
- Король В.Г. 2007. Образование пустот в плодах томата // *Гавриши*, **5**: 24–26.
- Лопатин А.В. 2008. Лабораторное содержание и разведение примитивно-эусоциальных пчел (Hymenoptera, Halictidae, Apidae) для биологических исследований и опыления сельскохозяйственных культур // *Труды Биологического научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета*, **11**: 99–105.
- Лопатин А.В., Ишмуратова Н.М., Юнусов М.С. 2009. Влияние синтетических аналогов феромонов пчелы на поведение шмелей // *Пчеловодство*, **6**: 44–46.
- Лопатин А.В., Ишмуратова Н.М., Солдатова Н.В. 2010. Влияние аналогов феромонов пчелы на поведение медоносных пчел и шмелей в искусственных колониях // *Пчеловодство*, **7**: 54–56.
- Лопатин А.В., Логвиновский Б.В., Солдатова Н.В., Вилкова Н.А. 2008а. Критерии расчета необходимого числа шмелиных семей для опыления растений томата и огурца в теплицах // *Гавриши*, **6**: 29–34.
- Лопатин А.В., Солдатова Н.В., Вилкова Н.А. 2007. Фуражировочная активность шмелей и пчел при опылении огурца в теплицах // *Пчеловодство*, **9**: 56–59.
- Лопатин А.В., Солдатова Н.В., Вилкова Н.А. 2008б. Посещаемость шмелями цветков томата в теплицах // *Пчеловодство*, **8**: 56–58.
- Лопатин А.В., Солдатова Н.В. 2009. Агрессивное поведение особей в искусственных колониях, созданных из матки *Bombus terrestris* (L.) и рабочих особей *Apis mellifera* L. // *Труды Биологического научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета*, **22**: 71–77.

- Пономарев В. А. 2004. Экология шмелей рода *Bombus* (Latr.) и использование шмелей для опыления сельскохозяйственных культур закрытого грунта. Иваново: ИГСХА. 143 с.
- Alford D. V. 1975. Bumblebees. London: Davis-Poynter. 352 p.
- Duchateau M. J. 1985. Analyse einiger Methoden des Hummelzuchtung // *Apidologie*, **16**(3): 225–227.
- Gretenkord C. 1997. Laborzucht der Dunklen Erdhummel *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) und toxikologische Untersuchungen unter Labor- und Halbfreilandbedingungen. Aachen: Shaker. 179 s.
- Michener C. D., Brothers D. J. 1971. A simplified observation nest for burrowing bees // *Journal of Kansas Entomological Society*, **44**(2): 236–239.
- Röseler P.-F. 1985. A technique for year-round rearing of *Bombus terrestris* (Apidae, Bombini) colonies in captivity // *Apidologie*, **16**(2): 165–170.
- Sladen F. W. S. 1912. The humblbee, its lifehistory and how to domesticate it, with a description of all the british species of *Bombus* and *Psithyrus*. London, XIII. 283 p.
- Velthuis H. H. W., van Doorn A. 2006. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination // *Apidologie*, **37**(4): 421–451.

Метаботропные рецепторы глутамата и их роль в формировании памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae)

Н.Г. Лопатина, Т.Г. Зачепило, И.В. Рыжова, Е.Г. Чеснокова

Metabotropic receptors of glutamate and its role in memory training in the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae)

N.G. Lopatina, T.G. Zachepilo, I.V. Ryzhova, E.G. Chesnokova

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Россия, наб. Макарова, 6, Санкт-Петербург 199034, Россия.

I.P. Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, Makarova emb., 6, St. Petersburg 199034, Russia.
E-mail: polosataya2@mail.ru

Резюме. Используя поведенческий критерий и фармакологический метод (системные инъекции селективных агонистов и антагонистов), мы показали участие в формировании долговременной памяти у медоносной пчелы всех трех групп метаботропных рецепторов глутамата (mGluR), известных у млекопитающих. Вестерн-блот гомогената мозга пчелы с антителами к ImGluR выявил наличие единственного бэнда ~140 кДа, что соответствует молекулярному весу этого рецептора у млекопитающих. Иммуногистохимическое окрашивание срезов головного мозга пчелы показало максимальную экспрессию ImGluR в каликсах грибовидных тел – структурах, ответственных за долговременное хранение новой информации.

Ключевые слова. Медоносная пчела, метаботропные рецепторы глутамата, долговременная память, локализация.

Abstract. The metabotropic glutamate receptors (similar with known in mammals) participation in long-term memory formation in the honeybee was showed by behavioral and pharmacological methods. Western blot (antibody to ImGluR) shown only one band ~140 kDa size like mammals. Immunohistochemical staining of serial section of the honeybee brain display maximal expression in the mushroom bodies calixes; this structure response to long-term storage of new information.

Key words. Honeybee, metabotropic glutamate receptors, long-term memory, localization.

Введение

Поведение медоносной пчелы характеризуется высокой пластичностью, что связано в частности и с ее пищедобывательной деятельностью, важным компонентом которой является ассоциативное обучение. У насекомых (как и у млекопитающих) различают кратковременную и долговременную память. Механизмы, лежащие в основе формирования этих фаз различны. Согласно Мензелю (Menzel, 1999), формирование следов памяти соответствует пищедобывательному циклу – временным интервалам, проводимым медоносной пчелой *Apis mellifera* L. на цветках, а также во время полета и обратно. Наши исследования впервые выявили участие в процессе формирования

памяти у медоносной пчелы центральных рецепторов глутамата (Лопатина и др., 1997). При этом было показано, что за формирование кратковременной памяти ответственны ионотропные рецепторы глутамата NMDA-, а не NMDA-подтипов (Лопатина и др., 2000, 2002). У млекопитающих основную роль в формировании долговременной памяти играют центральные метаботропные рецепторы глутамата (mGluR). Семейство mGluR млекопитающих состоит из 8 белков, которые согласно аминокислотной последовательности и фармакологическому профилю распределены по 3 группам: ImGluR1,5 активируют фосфолипазу C; IIImGluR 2,3 и IIIImGluR 4,6,7,8 ингибируют аденилатциклазу (Riedel et al., 2003). В противоположность большому числу работ, посвященных изучению метаботропных глутаматных рецепторов у млекопитающих, данные об этих рецепторах у насекомых крайне ограничены. В связи с этим в задачу нашего исследования входило изучение у медоносной пчелы участия в процессе формирования кратковременной и долговременной памяти центральных метаботропных рецепторов глутамата всех трех групп, а также идентификация и локализация ImGluR.

Материал и методика

Объектом исследования служила медоносная пчела украинской расы *Apis mellifera carnica* Pollm в возрасте 10–15 сут. Согласно поставленным задачам в работе были использованы поведенческий, фармакологический, иммуноцитохимический и вестерн-блот методы исследования.

Поведенческий критерий – число пчел (%), удерживающих в памяти в течение 1 мин (кратковременная память) и 180 мин и более (долговременная память) выработанную условную реакцию (вытягивание хоботка) после однократного сеанса обучения. Этот сеанс состоял в сочетании обонятельного стимула (запаха гвоздики) с безусловным пищевым подкреплением (50 %-м раствором сахарозы) на фоне фармакологических воздействий (опыт) и физиологического раствора (контроль). До эксперимента пчел лишали пищи, изолируя их от семьи на 3 часа для достижения стабильного безусловно-рефлекторного фона. Эксперименты по изменению кратковременной и долговременной памяти проводили на разных группах животных. Число особей в каждой серии экспериментов колебалось от 36 до 60.

Фармакологические воздействия – осуществляли путем системных (вентрально в абдомен или дорзально в торакс) инъекций агонистов (ACPD, квисквалат, иботенат, DHPG, AP-4, фосфосерин) и антагонистов (MCPG, CPCOEt, SIB1757, AP3, LY341495) метаботропных глутаматных рецепторов в широком ряду концентраций (10^{-9} – 10^{-2} М). Использовали следующий набор агонистов и антагонистов рецепторов: неспецифические агонисты (I-ImGluR ACPD, квисквалат, иботенат, селективный агонист ImGluR DHPG; агонисты IIIImGluR L-амино-фосфобутират, фосфосерин) и антагонисты (неселективный антагонист I-ImGluR MCPG, неконкурентный антагонист ImGluR1 CPCOEt, неконкурентный антагонист ImGluR5 SIB1757, конкурентный антагонист ImGluR AP3, антагонист IIImGluR LY341495). Контролем служила группа пчел, которым инъецировали физиологический раствор. Системные инъекции осуществляли с помощью микроинъектора обездвиженным путем охлаждения пчелам за 20 минут до начала эксперимента в объеме 2 мкл.

Список используемых сокращений: NMDA – N-methyl-D-aspartic acid; неNMDA – non N-methyl-D-aspartic acid; ACPD – trans-(1S,3R)-1-Amino-1,3-dicarboxycyclopentane; DHPG – Dihydroxyphenylglycol; L-AP4 – (2S)-2-amino-4-phosphonobutanoic acid; LY 341495 – 2-[(1S,2S)-2-carboxycyclopropyl]-3-(9H-xanthen-9-yl)-D-alanine; MCPG – methyl-4-carboxyphenylglycine; AP3 – DL-2-Amino-3-phosphonopropionic acid; CPCOEt – 7-(Hydroxyimino)cyclopropa[b]chromen-1a-carboxylate ethyl ester; SIB1757 – 6-methyl-2-(phenylazo)-3-pyridinol.

Полученный экспериментальный материал обрабатывали статистически, используя непараметрический критерий Вилкоксона-Манна-Уитни и парный критерий Вилкоксона. Влияние инъекций агонистов и антагонистов глутамата оценивали в процентах по отношению к контрольному уровню. До процедуры обучения изучали влияние всех исследуемых соединений на сенсорную и пищевую возбудимость пчел, а также сенситизирующее влияние самого пищевого подкрепления (Лопатина и др., 1997).

Вестерн-блот. Суммарный белок мозга пчелы выделяли с помощью Кумасси G-250 (Pierce, США). Белки подвергали электрофорезу в полиакриламидном геле в трис-глицериновом буфере в течение 1 ч. Белки из геля переносили на нитроцеллюлозную мембрану (Schleicher&Schu-

ell PROTRAN, Великобритания), которую инкубировали 12 ч. в 5 %-ном растворе обезжиренного сухого молока при 4°C. Далее мембрану инкубировали с первичными антителами к ImGluR (кролик) (разведение 1 : 200; Chemicon, США) и с вторичными антителами (biotinylated pan-specific antibody, Vectastain, Великобритания) с авидин-биотиновым комплексом (Vectastain ABC-elite Kit, Vector, Великобритания) по 1 ч при 22°C. Затем ее окрашивали диаминобензидином (Vector, Великобритания) и сканировали (Epson ScanPriza, 300 dpi). Полученный JPEG-файл анализировали программой Gel analyzer-1.0 (Литех, Россия) и Видеотест-FISH (Россия).

Иммуногистохимический метод. Насекомых подвергали холодовому наркозу и извлекали мозг, который фиксировали в параформальдегиде в течение 4 ч. Ткань обезжизивали в спиртах (40, 70, 96, 100 %) и метилбензоате, после чего погружали в смесь метилбензоат: парафин (50 : 50). Препараты парафинизировали в течение 3 ч. Образцы заливали в парафиновые блоки, из них готовили срезы (7 мкм), которые депарафинизировали (ксилол, спирты 100, 96, 70, 40 %), грели в цитратном буфере в микроволновой печи при температуре 95°C и обрабатывали в течение 30 мин в 0.3 %-ной H₂O₂. Срезы инкубировали с нормальной сывороткой (Vectastain ABC-elite Kit, Vector): 2 ч при 25° С. Далее их инкубировали с первичными антителами к ImGluR кролика (разведение 1 : 100; Chemicon, США) в течение ночи при 4° С, затем – с вторичными биотинилизованными антителами (Vectastain ABC-elite Kit, Vector, Великобритания) и с авидин-биотиновым комплексом (Vectastain ABC-elite Kit, Vector, Великобритания) по 1 ч при 37° С. Все это окрашивали диаминобензидином. Препараты обезжизивали в спиртах и ксилоле, заключали в среду Entellan (Merck, Германия) и анализировали с помощью световой микроскопии и установки, содержащей цифровую CCD-камеру и компьютер с программой Видеотест-FISH (Россия).

Результаты

Предварительное тестирование на пищевую и сенсорную чувствительность между опытной и контрольной группами различий не показало (данные не приводим). На кратковременную память ни одно из использованных фармакологических воздействий тоже влияния не оказало (данные не приводим).

Результаты исследования участия метаботропных глутаматных рецепторов I, II и III групп в формировании долговременной памяти медоносной пчелы представлены на рис. 1 и 2.

Результаты проведенных испытаний с инъекциями агонистов суммированы на рис. 1, где звездочками (*) обозначены эффективные концентрации использованных веществ. Таким образом, на медоносной пчеле показано наличие метаботропных рецепторов, стимулируемых агонистами I, I-II и III групп mGluR, вовлеченных в формирование долговременных следов памяти.

Результаты проведенных испытаний с инъекциями антагонистов суммированы на рис. 2, где звездочками (*) обозначены эффективные концентрации использованных веществ. Таким образом, на медоносной пчеле показано наличие метаботропных рецепторов, ингибируемых антагонистами I, I-II, II и III групп mGluR, вовлеченных в формирование долговременной памяти.

О присутствии метаботропных рецепторов глутамата I группы в головном мозге медоносной пчелы судили по наличию окрашивания при иммунохимических процедурах. Для идентификации рецептора был проведен вестерн-блот (рис. 3а) с использованием антител против субъединицы ImGluR1 крысы. Антитело было подобрано с учетом выравнивания нуклеотидных и белковых последовательностей гомологии ImGluR1 крысы и данных по геному пчелы (базы данных сайта ncbi.nih.gov; программы для сравнения последовательностей BLAST и Vector NTI 9.1). Как можно видеть (рис. 3а), выявлен единственный бэнд молекулярным весом ~ 140 кДа, что соответствует молекулярному весу ImGluR1α крысы.

Характер распределения mGluR1 был изучен с использованием метода иммуногистохимии. Результаты исследования срезов головного ганглия медоносной пчелы представлены на рис 3б. На фотографии показаны срезы мозга медоносной пчелы, окрашенные на ImGluR1. Как можно видеть на фоне гомогенного окрашивания среза мозга медоносной пчелы четко выделяются каликсы грибовидных тел, что свидетельствует о наибольшей экспрессии ImGluR именно в этом районе головного ганглия, ответственного за долговременное хранение индивидуально приобретаемого опыта.

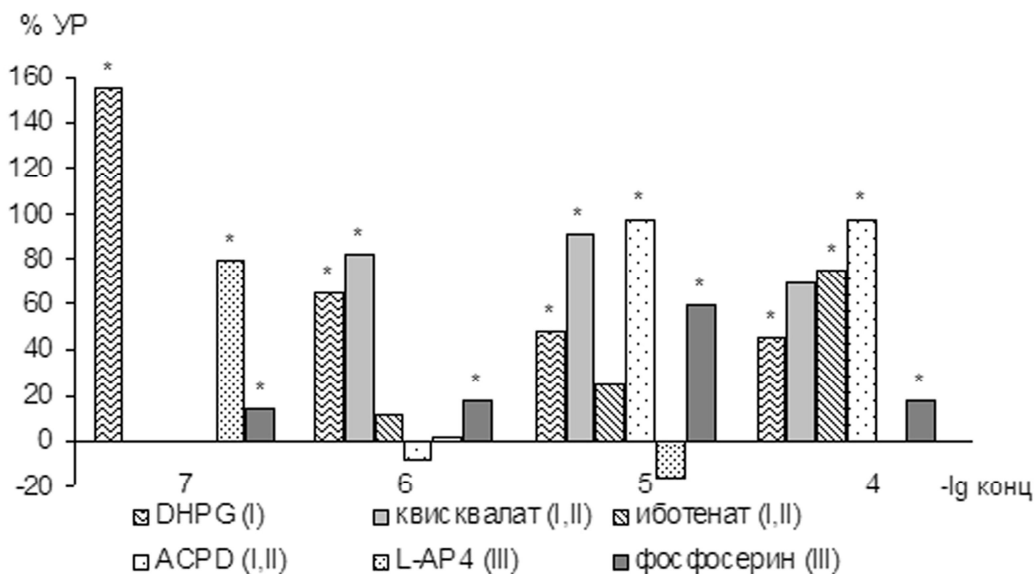


Рис. 1. Влияние системного введения агонистов на сохранение выработанных условных рефлексов через 180 мин. после сеанса обучения. Здесь и далее цифрами вдоль оси абсцисс обозначен отрицательный логарифм концентрации используемых растворов (М). По оси ординат «плюс» или «минус» – увеличение или уменьшение количества пчел, сохранивших выработанный условный рефлекс в процентах по отношению к контрольному уровню. После названия вещества в скобках указана группа mGluR, лигандом которой оно является. Достоверность различия по отношению к контролю отмечены звездочкой ($p < 0.05$).

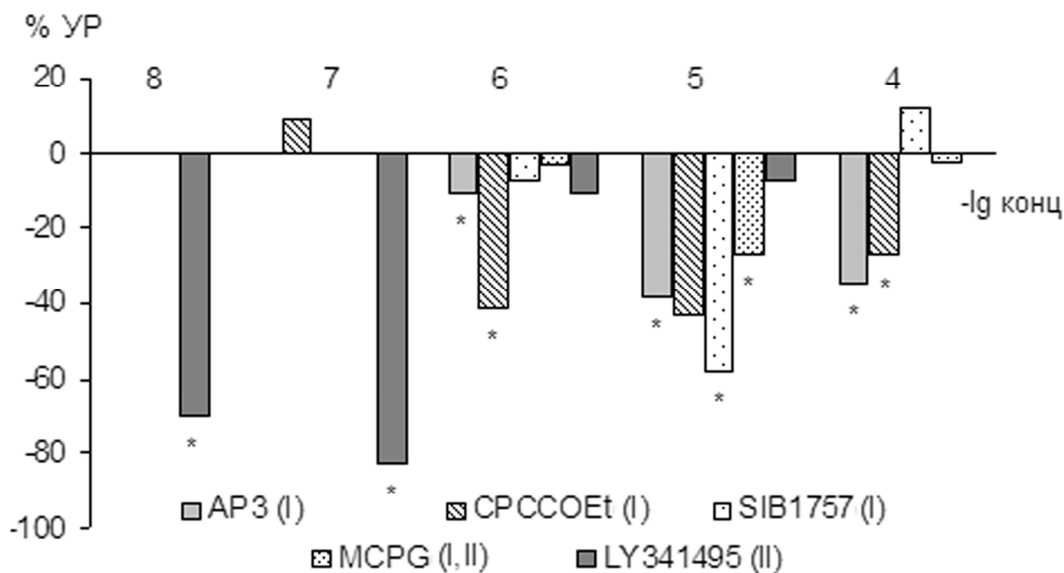


Рис. 2. Влияние системного введения антагонистов на сохранение выработанных условных рефлексов через 180 мин. после сеанса обучения.

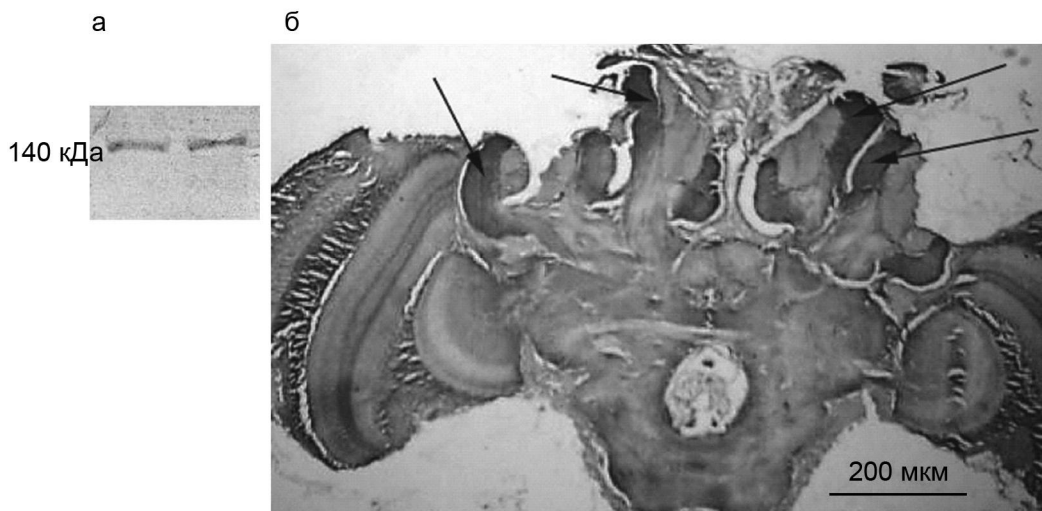


Рис. 3. Идентификация и локализация ImGluR1 в мозге медоносной пчелы. а - единственный бэнд, вестерн-блот; б – иммуногистохимическое окрашивание среза мозга, наиболее интенсивная окраска в области калликсов грибовидных тел показано стрелками.

Обсуждение и заключение

Используя поведенческий и фармакологический методические приемы, мы впервые показали наличие в центральных отделах головного ганглия медоносной пчелы метаботропных рецепторов глутамата, сходных по фармакологическому профилю с метаботропными рецепторами глутамата I, II и III групп млекопитающих. Проведенные исследования показали далее, что указанные подтипы метаботропных рецепторов вовлечены в формирование долговременной памяти, не влияя при этом на кратковременную.

Выводы о наличии у пчелы функционально значимых ImGluR и IIIImGluR подтверждаются данными электрофизиологических опытов (Лопатина и др., 2004), в которых амплитуда пре- и пост-синаптических потенциалов отводимых от грибовидных тел в ответ на стимуляцию обонятельных долей статистически достоверно изменялась при введении специфических антагонистов и агонистов соответствующих групп рецепторов. Длительное ингибирование нейронов медиального калликса нейронов грибовидных тел антагонистом ImGluR1 происходит в тот же период времени, когда наблюдается ингибирование обонятельных условных рефлексов антагонистами тех же рецепторов.

Гистохимический и вестерн-блот анализы идентифицировали метаботропные рецепторы глутамата I группы в головном ганглии медоносной пчелы. Регионы с наиболее высокой концентрацией рецепторов (грибовидные тела) связаны с обучением и сохранением вновь приобретенной информации.

В последние годы исследования функциональной значимости глутаматных рецепторов и, в частности, метаботропных рецепторов у насекомых интенсивно проводились и за рубежом (Funada et al., 2004; Kucharski et al., 2007). Были обнаружены и локализованы IIImGluR 2,3 в головном мозге пчелы, клонированы гены и подтверждено их участие в формировании долговременной памяти.

Таким образом, совокупность проведенных исследований четко свидетельствует об участии гетерогенной популяции метаботропных глутаматных рецепторов в обучении медоносной пчелы, существенно дополняя сведения о механизмах формирования долговременных обонятельных пищевых ассоциаций, столь необходимых для ориентации в естественных природных условиях существования насекомого. Эксперименты позволяют также предположить, что в ассоциативное обучение пчелы вовлечены различные каскады вторичных посредников, активируемых различными группами метаботропных рецепторов.

Литература

- Лопатина Н.Г., Рыжова И.В., Зачепило Т.Г., Смирнов В.Б., Чеснокова Е.Г. 2004. L-глутамат в формировании долговременной памяти медоносной пчелы *Apis mellifera* // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **40**(6): 539–545.
- Лопатина Н.Г., Рыжова И.В., Чеснокова Е.Г. 2002. Роль не-NMDA рецепторов в процессе ассоциативного обучения медоносной пчелы *Apis mellifera* L. // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **38**(2): 163–168.
- Лопатина Н.Г., Рыжова И.В., Чеснокова Е.Г., Дмитриева Л.А. 1997. Рецепторы L-глутамата в центральной нервной системе медоносной пчелы *Apis mellifera* и их роль в процессе формирования условного рефлекса и следов памяти // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **33**(6): 506–514.
- Лопатина Н.Г., Рыжова И.В., Чеснокова Е.Г., Дмитриева Л.А. 2000. Рецепторы N-метил-D-аспартата в формировании кратковременной памяти у медоносной пчелы *Apis mellifera* // *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, **36**: 224–228.
- Funada M., Yasuo S., Yoshimura T., Ebihara S., Sasagawa H., Kitagawa Y., Kadowaki T. 2004. Characterization of the two distinct subtypes of metabotropic glutamate receptors from honeybee, *Apis mellifera* // *Neuroscience Letter*, **359**: 190–194.
- Kucharski R., Mitri C., Grau Y., Maleszka R. 2007. Characterization of a metabotropic glutamate receptor in the honeybee (*Apis mellifera*): implication for memory formation // *Invertebrate Neuroscience*, **7**: 99–108.
- Menzel R. 1999. Memory dynamics in the honeybee // *Journal of Comparative Physiology*, **185**: 323–340.
- Riedel G., Platt B., Micheau J. 2003. Glutamate receptor function in learning and memory // *Behavioural Brain Research*, **140**(1–2): 1–47.

Ареал бурзянской популяции темной лесной пчелы
Apis mellifera mellifera L. (Hymenoptera: Apidae)

А.Г. Николенко, С.А. Фахретдинова, Р.А. Ильясов, А.В. Поскряков

Burzyan population natural habitat of the European dark honeybee
Apis mellifera mellifera L. (Hymenoptera: Apidae)

A.G. Nikolenko, S.A. Fakhretdinova, R.A. Ilyasov, A.V. Poskryakov

Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, пр. Октября, 71, Уфа 450054, Россия.

Institute of Biochemistry and Genetics, USC RAS, Prospect Oktyabrya, 71, Ufa 450054, Russia. E-mail: a-nikolenko@yandex.ru

Резюме. Впервые проведен детальный геногеографический анализ популяции темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera*. Определены границы и структура ареала бурзянской популяции. Показана ее внутренняя генетическая подразделенность и дифференциация от других популяций *A. m. mellifera* Урала и Поволжья.

Ключевые слова. *Apis mellifera mellifera*, темная лесная пчела, сохранение генофонда, популяция, ареал, ДНК полиморфизм.

Abstract. The detailed gene geographic analysis of European dark honeybee's population *Apis mellifera mellifera* was done for the first time. Scope and structure of Burzyan population's natural habitat were described. Genetic differentiation within the Burzyan population and its genetic difference from others *A. m. mellifera* populations of Ural and Volga areas have been shown.

Key words. *Apis mellifera mellifera*, European dark honeybee, conservation genetics, population, natural habitat, DNA polymorphism.

Введение

Массовая гибель пчел, происходящая в последние годы в Северной Америке, еще раз подчеркивает особую значимость сохранения генофонда медоносной пчелы. В начале XIX века подвид *Apis mellifera mellifera* L., наиболее приспособленный к условиям северной части видового ареала, занимал всю площадь лесной и лесостепной зон Евразии от Атлантики до Алтая. В эпоху освоения Нового Света темная лесная пчела преобладала в пчеловодстве Северной Америки и Австралии. Этот подвид является генетической основой самой важной для пчеловодства России среднерусской породы. Резкое сокращение ареала темной лесной пчелы в Европе началось в середине XIX века, когда благодаря появлению рамочного пчеловодства, методов искусственного получения пчелиных маток и широкому развитию железнодорожного сообщения балканская пчела карника (*A. m. carnica* Poll.) вытеснила аборигенную для Германии *A. m. mellifera*. Главный ущерб при этом наносит неконтролируемое скрещивание подвидов, дающее во 2–3-м поколениях менее жизнеспособные и продуктивные формы. Во многих странах Северной и Центральной Европы

подвид оказался под угрозой исчезновения. В России пик сокращения генофонда среднерусской пчелы пришелся на периоды Великой отечественной войны и реализации послевоенного плана породного районирования пчел. Одной из причин катастрофического сокращения ареала подвида была слабая разработанность методов его идентификации.

В 1988 г. в ходе решения проблемы дифференциации итальянской пчелы (*A. m. ligustica* Spin.) и африканизированной пчелы (гибрида *A. m. scutellata* Lep. с другими подвидами) был получен первый высокоэффективный ДНК-маркер для пчеловодства (Smith, Brown, 1988). Успех позволил относительно быстро разработать комплекс генетических маркеров, в том числе и для идентификации подвида *A. m. mellifera*. Первые исследования показали, что французские популяции *A. m. mellifera* гибридизированы с подвидами линии С – группой эволюционно близких средиземноморских подвидов (Ruttner, 1988). Популяция на границе с Италией была гибридизирована итальянской *A. m. ligustica*, а на немецкой границе – балканской *A. m. carnica* (Garnery et al., 1998a, 1998b). На Пиренейском полуострове для подвидов линии М *A. m. mellifera* и *A. m. iberica* Goetze был установлен клин интродукции с юга на север подвидами африканской линии А (Garnery et al., 1995; Franck et al., 1998). В России сохранность генофонда *A. m. mellifera* на начальном этапе молекулярно-генетических исследований была показана лишь для бурзянской популяции (Николенко, Поскрязков, 2002).

Итоги поискам интактных популяций темной лесной пчелы в Западной Европе подвела работа Йенсена с соавторами (Jensen et al., 2005): анализ полиморфизма ядерной и митохондриальной ДНК позволил предположить сохранность 8 локальных популяций *A. m. mellifera* на Британских островах и в Скандинавии. Параллельно нами было показано существование нескольких аналогичных популяций на Урале (Ильясов и др., 2007а). Общим для этих работ было использование точечного метода отбора проб, когда о популяции судят по молекулярно-генетическим характеристикам 40–60 пчелиных семей, т.е. выявляют лишь сам факт ее существования.

Цель работы заключалась в детальном молекулярно-генетическом анализе популяции темной лесной пчелы по всему предполагаемому ареалу на примере бурзянской пчелы. Эта пчела длительное время является объектом научных изысканий (Газизов, 2007), однако практически все исследователи ограничивались небольшой территорией, включавшей заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» и прилегающие к нему пасеки. Вопросы о границах бурзянской популяции в целом, структуре ареала, состоянии генофонда, степени генетического родства бортевых и пасечных пчел и ряд других оставались открытыми.

Материал и методика

Пробы по 10 пчелам из 495 семей (132 пасеки, 35 населенных пунктов, 22 борти) собраны в 2008–2010 гг. на территории Бурзянского и граничащих с ним районов республики Башкортостан. ДНК выделяли из мышц торакса медоносной пчелы, фиксированной в 96 % этаноле. Выделение проводили по ранее описанному методу смесью гуанидинтиоцианат-фенол-хлороформ (Chomczynski, Sacchi, 1987).

Были амплифицированы микросателлитные локусы ядерной ДНК (ядДНК) Ap243, 4A110, A24 и Ap049, ранее предложенные в качестве маркеров для *A. mellifera* (Estoup et al., 1994, 1995; Franck et al., 1998). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) была выполнена в термоциклере «Терцик» в объеме 20 мкл, содержащей 50–200 нМ каждого праймера, 100 мкМ каждого dNTP, 1,2–1,5 мМ MgCl₂, 1× буфер (10 мМ Tris-HCl, pH 8,3, 50 мМ KCl), 0,5 Ед Taq полимеразы и 2 мкл ДНК. Условия ПЦР: 3 мин 94°C, далее 30 циклов с денатурацией 30 с при 94°C, отжигом 30 с при 55–60°C, элонгацией 60 с при 72°C и конечной элонгацией 3 мин при 72°C. Регион митохондриальной ДНК (мтДНК), включающий ген тРНК leu, межгенный участок COI–COII и 5'-конец COII субъединицы гена, был амплифицирован ранее разработанными праймерами (Николенко, Поскрязков, 2002) с описанным выше составом реакционной смеси при температурном режиме 3 мин 94°C, 30 циклов с денатурацией 30 с при 94°C, отжигом 30 с при 45–50°C, элонгацией 60 с при 72°C и конечной элонгацией 3 мин при 72°C. Продукты ПЦР были визуализированы на фотосистеме Vilber Lourmat в 8 %-м полиакриламидном и 1,5 %-м агарозном гелях геле с использованием ТВЕ-буферного раствора и окрашивания бромистым этидием.

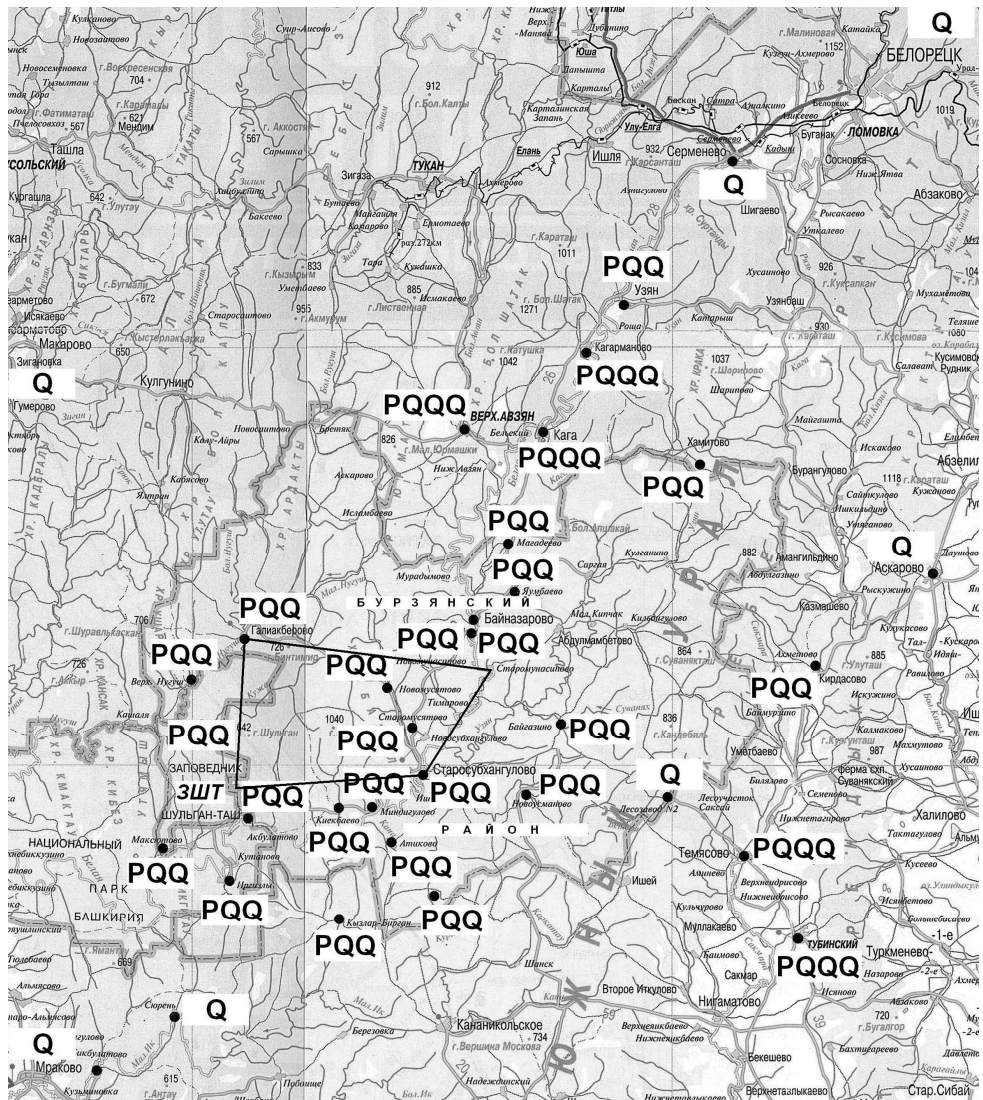


Рис. 1. Географическое распределение вариантов локуса COI–COII мтДНК. Черными точками отмечены пункты взятия проб. Обозначения: (PQQ) – в выборке присутствует только вариант PQQ; (PQQQ) – в выборке помимо PQQ присутствует вариант PQQQ; (Q) – в выборке помимо других присутствует вариант Q. Черный контур – ядро популяции по Г.А. Кожевникову (1930). Серый контур в центре – Бурзянский район, в юго-восточной части района – заповедник бортевых пчел «Шульган-Таш» (ЗШТ), на западе – национальный парк «Башкирия».

Данные по микросателлитным локусам яДНК (Ar243, 4A110, A24, Ar049) и локусу COI–COII мтДНК были статистически обработаны с использованием компьютерных программ FSTAT ver. 1.2, POPULATION ver. 1.2.28, STATISTICA ver. 6.0.

Результаты и обсуждение

Географическое распределение вариантов локуса COI–COII мтДНК показано на рис. 1. Наблюдается разделение генофонда медоносной среды на 3 зоны. В центре присутствует только вариант PQQ, далее идут 2 области, где появляется вариант PQQQ, а в двух выборках – PQ. По периметру расположены выборки, включающие вариант Q.

В 1991 г. Корнует с соавторами установили дифференцирующие возможности локуса COI–COII применительно к европейским условиям: у подвида *A. m. mellifera* в подавляющем большинстве случаев наблюдалась нуклеотидная последовательность, обозначаемая PQQ, у подвигов средиземноморской линии С, основных генетических загрязнителей генофонда темной лесной пчелы, был фиксирован вариант Q (Cornuet et al., 1991). В настоящее время принято считать, что *A. m. mellifera*, в отличие от линии С, присущи все варианты, содержащие элемент Р (PQ, PQQ, PQQQ, PQQQQ) (Jensen et al., 2005). Более того, обнаружено, что на Среднем Урале (Пермский край, республика Удмуртия, север республики Башкортостан) длинные варианты локуса COI–COII встречаются с относительно высокими частотами (Ильясов и др., 2007б; Удина и др., 2008).

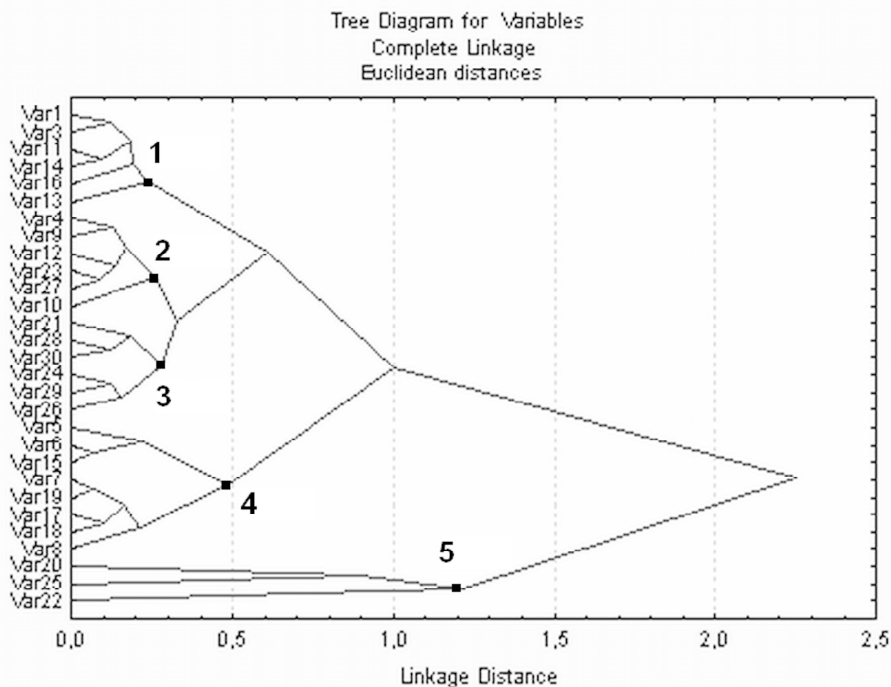


Рис. 2. Дендрограмма генетических отношений (F_{st}) субпопуляций медоносной пчелы на Урале, построенная на основе полиморфизма микросателлитных локусов Ap243, 4A110, A24 и Ap049 яДНК. Информация о субпопуляциях в табл. 1. Кластеры субпопуляций: 1 – выборки из северной и западной (включая заповедник «Шульган-Таш») частей бурзянской популяции; 2 – выборки из центральной части бурзянской популяции; 3 – выборки из популяций *A. m. mellifera* Среднего Урала и Прикамья; 4 – выборки из южной и юго-восточной частей бурзянской популяции; 5 – выборки из популяций южных подвигов.

Таким образом, географическое распределение вариантов локуса COI–COII можно интерпретировать следующим образом. В выборках на всей территории Бурзянского района вариант PQQ наблюдается с частотой 1.00, что, возможно, соответствует центральной зоне ареала. В 1928–1929 гг. экспедиция Г.А. Кожевникова отметила зону скопления обслуживаемых бортей на несколько меньшей территории, вблизи деревень Галиакберово, Гадельгареево, Мунасиново и Старосубхангулово (Кожевников, 1931). На севере и юго-востоке наблюдаются 2 области, где помимо основного варианта PQQ, присутствует вариант PQQQ (0.29–1.00), а в 2 выборках – вариант PQ (0.12 и 0.25). Обе области расположены вдоль транспортных магистралей на пути к Бурзянскому району, что допускает возможность завоза пчелиных семей извне. Эти области мы отнесли к периферии ареала – краевым зонам. Располагающаяся по периметру карты область с присутствием варианта Q свидетельствует о приближении к зоне гибридизации подвигов.

Для анализа полиморфизма четырех микросателлитных локусов Ap243, 4A110, A24 и Ap049 яДНК были использованы только выборки достаточного размера (близкие к величине 20 пчелиных

семей из 1 или 2 близко расположенных населенных пунктов). Для сравнения взяты ранее полученные данные по аналогичным выборкам из популяций Урала и Прикамья, а также из популяций южных подвидов. Были рассчитаны величины F_{st} и построена дендрограмма, отражающая генетические отношения субпопуляций (рис. 2).

Как и ожидалось, первым от основного массива отделяется кластер № 5, содержащий маркерные выборки из популяций южных подвидов. Далее наблюдается разделение двух групп, включающих большинство выборок из бурзянской популяции (кластеры № 1 и № 4) и группы выборок с территории Среднего Урала и Прикамья (кластер № 3).

Кластер № 1 включает в себя западные субпопуляции (заповедник «Шульган-Таш»), субпопуляции севера центральной части бурзянской популяции и почти всю северо-восточную периферию ареала вплоть до серменевской субпопуляции, где уже наблюдается появление варианта Q локуса COI–COII (табл. 1). Аналогично образован кластер № 4. Он объединяет выборки как из центральной части, так и с периферии из южной и юго-восточной частей бурзянской популяции. Таким образом, в обоих случаях полиморфизм яДНК не дублирует данные по мтДНК, показавшие четкое разделение ареала бурзянской популяции на центр и периферию.

Анализ полиморфизма мтДНК (рис. 1) свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь существенного завоза пчелиных семей на территорию Бурзянского района. Этому способствуют как менталитет жителей, так и меры администрации района. Маловероятен и значительный вывоз семей за пределы района. Основным фактором необычного узкопротяженного выравнивания генофонда по яДНК в обоих случаях может выступать лишь интенсивный поток генов в виде трутневого фона. В качестве дополнительного фактора сглаживания различий между центром и периферией можно предположить трутневый фон свободно обитающих пчел: субпопуляции кластеров расположены вдоль почти необитаемых лесов на хребтах Южного Урала и водозаборах рек Нугуш, Ик и др.

В кластер № 3 группируются почти все выборки из популяций, расположенных значительно севернее района исследований. В наших предыдущих исследованиях генофонд обнаруженных на Урале локальных популяций *A. m. mellifera* представлялся генетически однородным (Ильясов и др., 2007а). Четкое отделение кластера № 3 от кластеров № 1 и № 4, с одной стороны, позволяет говорить об определенной степени генетической уникальности бурзянской популяции и предположить существование в какой-либо форме границы между этой популяцией и популяциями *A. m. mellifera* Среднего Урала и Прикамья. Возможен плавный градиент, но более вероятно разделение популяций обширной гибридной зоной. В нашем исследовании возможности для поиска этой границы были лимитированы географическими рамками исследования.

Другим следствием полученной кластеризации и ряда предварительных результатов может быть гипотеза о существовании генетически единой среднеуральской популяции, охватывающей как минимум север республики Башкортостан и юг Пермского края (табл. 1). Кластер № 2, в котором соседствуют выборки из центра бурзянской популяции и из двух гибридных северных субпопуляций, требует дальнейшего анализа и обсуждения полученных данных.

Заключение

В последние годы «conservation genetics» из раздела популяционной генетики постепенно превращается в равнозначное последней направление исследований. Именно в этом русле нами впервые в мире проведен детальный геногеографический анализ естественно сложившейся и длительное время существующей популяции темной лесной пчелы. Определены приблизительные границы ареала, показана генетическая подразделенность популяции, выделены центральная, периферическая и гибридная зоны, а также определены основные направления интрогрессии южных подвидов (рис. 1).

Показано генетическое родство (разной степени) бортевых пчел с пасечными пчелиными семьями в пределах ареала популяции, однако генетические процессы между ними требуют отдельного обсуждения. Генетическая уникальность как бортевой, так и бурзянской популяции в целом предполагалась многими авторами (Газизов, 2007), однако нам впервые удалось показать на подробном экспериментальном материале генетическую дифференциацию бурзянской популяции от большинства популяций Урала и Поволжья.

Полученные результаты позволяют предполагать существование двойной генетической границы ареала, которая должна быть присуща естественной (длительно существующей) популяции медоносной пчелы в силу биологических особенностей вида: радиус удаления от семьи матки и трутней во время спаривания может достигать 12 км, дальность полета пчелиного роя – 40 км и более. Впрочем, двойная генетическая граница должна быть свойственна и популяциям многих видов с протяженным сплошным ареалом.

Показано существование естественного интенсивного трутневого фона третьего (не по значимости) механизма, определяющего генетическую стабильность естественной популяции, помимо известных ранее изоляции и социального фактора: активное ядро генофонда популяции формирует краевые зоны, которые, в свою очередь, защищают это ядро. Таким образом, помимо искусственных технологий – популяции закрытого типа и принципа двойной замены маток – возможна стратегия естественного сохранения генофонда медоносной пчелы, дающая более стабильный результат.

Благодарности

Авторы благодарят всех пчеловодов, предоставивших своих пчел для изучения. Исследования поддержаны грантом РФФИ и АН РБ 08–04–97039-р_поволжье_a (2008–2010).

Литература

- Газизов Р.И. 2007. История и современное состояние среднерусских пчел уральской популяции // *Пчеловодство*, **6**: 10–11.
- Кожевников Г.А. 1931. Естественная история пчелы. М., Л.: Государственное издательство сельскохозяйственной литературы. 118 с.
- Ильясов Р.А., Петухов А.В., Поскряков А.В., Николенко А.Г. 2007а. Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. на Урале // *Генетика*, **43**(6): 855–858.
- Ильясов Р.А., Поскряков А.В., Колбина Л.М., Николенко А.Г. 2007б. Сохранение *Apis mellifera mellifera* L. в Удмуртской республике // *Пчеловодство*, **6**: 13–14.
- Николенко А.Г., Поскряков А.В. 2002. Полиморфизм локуса COI–COII митохондриальной ДНК *Apis mellifera* L. на Южном Урале // *Генетика*, **38**(4): 458–462.
- Удина И.Г., Горячева И.И., Авдеев Н.В., Петухов А.В. 2008. Молекулярно-генетическая и морфометрическая характеристика популяций пчел Красновишерского района и Коми-Пермяцкого округа Пермского края // *Материалы международной конференции «Пчеловодство – XXI век. Темная пчела (*Apis mellifera mellifera* L.) в России»*. М.: 108–110.
- Chomzynski P., Sacchi N. 1987. Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction // *Analytical Biochemistry*, **162**: 156–159.
- Cornuet J.M., Garnery L., Solignac M. 1991. Putative origin and function of the COI–COII intergenic region of *Apis mellifera* L. mitochondrial DNA // *Genetics*, **1128**: 393–403.
- Estoup A., Garnery L., Solignac M., Cornuet J. 1995. Microsatellite variation in honey bee (*Apis mellifera* L.) populations: Hierarchical genetic structure and tests of infinite allele and stepwise mutation models // *Genetics*, **140**: 679–695.
- Estoup A., Solignac M., Cornuet J. 1994. Precise assessment of the number of patrilineal and of genetic relatedness in honeybee colonies // *Proceedings of the Royal Society of London. B*. **258**: 1–7.
- Franck P., Garnery L., Solignac M., Cornuet J.-M. 1998. The origin of West European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*): New insights from microsatellite and mitochondrial data // *Evolution*, **52**: 1119–1134.
- Garnery L., Franck P., Baudry E., Vautrin D., Cornuet J.-M., Solignac M. 1998a. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). I. Mitochondrial DNA // *Genetics, Selection, Evolution*, **30**: 31–47.
- Garnery L., Franck P., Baudry E., Vautrin D., Cornuet J.-M., Solignac M. 1998b. Genetic diversity of the west European honey bee (*Apis mellifera mellifera* and *A. m. iberica*). II. Microsatellites // *Genetics, Selection, Evolution*, **30**: 49–74.

- Garnery L., Mosshine E.H., Oldroyd B.P., Cornuet J.-M. 1995. Mitochondrial DNA variation in Moroccan and Spanish honey bee populations // *Molecular Ecology*, **4**: 465–471.
- Jensen A.B., Palmer K.A., Boomsma J.J., Pedersen B.V. 2005. Varying degrees of *Apis mellifera ligustica* introgression in protected populations of the black honeybee, *Apis mellifera mellifera*, in northwest Europe // *Molecular Ecology*, **14**: 93–106.
- Ruttner F. 1988. Biogeography and Taxonomy of Honey Bees. Berlin: Springer Verlag. 284 p.
- Smith, D.R., Brown W.M. 1988. Polymorphisms in mitochondrial DNA of European and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) // *Experientia*, **44**: 257–260.

Различия в направленности метаболических процессов у подвидов медоносной пчелы *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae)

Е.С. Салтыкова, Л.Р. Гайфуллина, А.Г. Николенко

Distinctions in an orientation of metabolic processes in the honey bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) subspecies

E.S. Saltykova, L.R. Gaifullina, A.G. Nikolenko

Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, пр. Октября, 71, Уфа 450054, Россия.

Institute of Biochemistry and Genetics, USC RAS, Prospect Oktyabrya, 71, Ufa 450054, Russia. E-mails: saltykova-e@yandex.ru, lurim78@mail.ru, a-nikolenko@yandex.ru

Резюме. В работе представлены данные по различиям в механизмах формирования защитных реакций антиоксидантной и фенолоксидазной систем у европейских подвидов *Apis mellifera* L. Выявлена различная степень активирования данных систем в зависимости от их локализации в организме насекомых, обеспечивающая разницу в стратегиях адаптации к температурному стрессу.

Ключевые слова. Защитные реакции, медоносная пчела, подвидовые различия, уровень стресс-реакции.

Abstract. In the work the data on distinctions of mechanisms of antioxidant and phenoloxidase system protective reactions formation in the European subspecies of *Apis mellifera* L. has been presented. Various degree of these systems activation depending on localization in insect organism has been revealed to provide a difference in adaptation strategy to temperature stress.

Key words. Defence reactions, honey bee, subspecific differences, stress-reaction level.

Введение

Подвиды медоносной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. (темная лесная) и *A. m. caucasica* Gorb. (серая горная) сформировались в различных природных условиях, и потому они обладают неодинаковой способностью адаптироваться к неблагоприятным факторам среды. Изучение функционирования защитных ферментативных систем у пчел этих подвидов при стрессовой нагрузке позволило бы более полно оценить их вклад в формирование адаптивных механизмов насекомых. У пчел *A. m. mellifera* и *A. m. caucasica* нами были изучены изменения активностей ферментов фенолоксидазной (ФО) и антиоксидантной (АО) систем при действии экстремальной температуры и бактериального препарата в лабораторных условиях. Развитие стресс-реакции при воздействии любого экстремального фактора предполагает участие жизненно необходимых защитных механизмов, включающих окислительно-восстановительные реакции, протекающих при участии вышеуказанных ферментативных систем.

Материал и методика

Для выявления внутривидовых различий на начальной стадии процесса, вызываемого действием различных концентраций битоксибациллина или экстремальной температуры, использовались подвиды медоносной пчелы *A. m. mellifera* и *A. m. caucasica*, доставленных в лабораторию с пасек Башкирского госагроуниверситета.

Пчелам, содержащимся в лаборатории в садках по 50 особей, давали 10 мл 60-процентного медового сиропа, содержащего битоксибациллин (БТБ) в концентрации 0.01 % и 0.5 %. Каждый вариант закладывался в 3 биологических повторностях. В контрольном варианте давали медовый сироп. Взятие проб для биохимических измерений проводили через 0, 1, 4 и 24 часов. Температурному воздействию пчел подвергали в термостате при 50⁰С в течение 40 мин. Насекомых для анализов брали в соответствии с временной схемой (0, 5, 10, 15, 20, 30 и 40 минут экспозиции). В супернатанте после центрифугирования гомогенатов различных тканей и гемолимфы пчел (из расчета 100 мг образца/мл экстрагирующего буфера) измеряли активность каталазы (по: Мершиев, 1990), пероксидазы (по: Бояркин, 1951), тирозиназы и дифенолоксидазы (по: Раушенбах, 1997). Активность ферментов оценивали в пересчете на 1 мг белка, концентрацию которого определяли по Бредфорду (Скоупс, 1985), используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

Идентификацию клеток гемолимфы пчел проводили по методу определения и классификации Запольских (1978).

Результаты и обсуждение

Устойчивость к тем или иным факторам обычно определяется способностью организмов выживать определенное время при экстремальном воздействии. Это требует соответственно быстрой перестройки внутренних систем для адекватного ответа, вызывая значительное функциональное напряжение. Снижение степени воздействия при остальных равных условиях (продолжительность воздействия, возраст организма и др.), безусловно, будет вызывать меньшую степень повреждений и тип направленности метаболических процессов с начала действия фактора.

К 1 часу от начала действия 0.01 % БТБ на темную лесную пчелу наблюдалось превышение активности пероксидазы и каталазы в 2.5 раза по отношению к контролю, чем в концентрации 0.5 % (рис. 1). В отношении тирозиназы у всех пчел наблюдалась одна и та же тенденция: с возрастанием концентрации БТБ достоверно увеличивалась удельная активность данного фермента, что отличало ее от других выше рассмотренных процессов. При этом темные лесные пчелы по скорости и уровню развития реакции достоверно превосходили серых горных пчел. Вероятно, это связано с тем, что тирозиназа принимает участие в процессах обеспечивающих распознавание и интернализацию патогена с фагоцитирующими клетками. Участие данного фермента в распознавании ранее было показано исследователями на других видах насекомых (Ashida, 1983; Teopold et al., 2004).

По-видимому, в низкой концентрации у темной лесной пчелы репаративные процессы преобладают над деструктивными. В концентрации 0.5 % уровень многих процессов снижается в соответствии с принципом защитного торможения (Мелехов, 1985) и реакции, обеспечивающие восстановительные процессы, начинают активироваться к концу суток. У серой горной пчелы эти процессы запаздывают на сутки.

Учитывая все вышеизложенное, можно полагать, что у серой горной пчелы перестройка в режим энергосбережения и перераспределения внутренних ресурсов происходит с некоторым запаздыванием (как правило к концу первых суток), что во многом может определять уязвимость серой горной пчелы и более высокую устойчивость темной лесной пчелы в климатических условиях средней полосы.

При исследовании изменения в течение суток гемоцитарной формулы было отмечено, что особи *A. m. mellifera* характеризуются большей скоростью образования активных фагоцитов в сравнении с *A. m. caucasica* на действие бактериального препарата. При неоднократном применении бактериального препарата с интервалом в 10 дней последовательно увеличивающимися концентрациями было установлено, что в целом у так называемых чистопородных пчел повышался уровень выживаемости, но и при этом рабочие особи темной лесной пчелы имели некоторое преимущество.

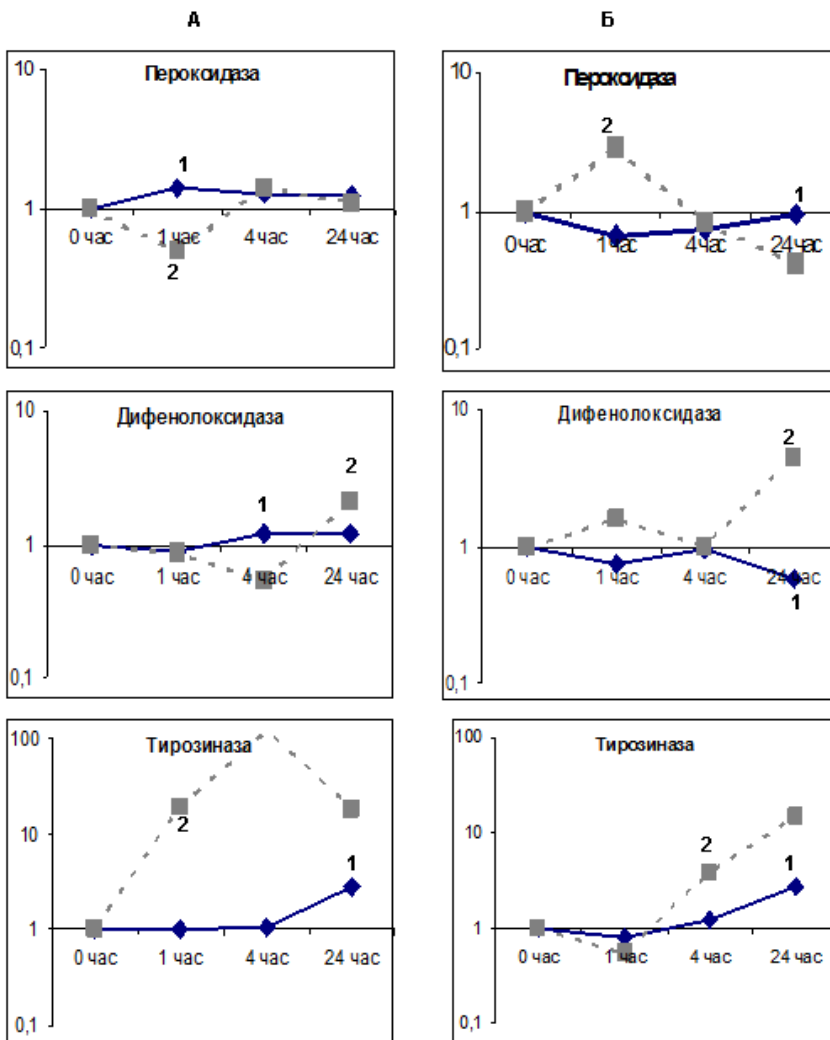


Рис. 1. Изменение защитных реакций при действии бактериального препарата у *Apis mellifera mellifera* (А) и *A. m. caucasica* (Б) в зависимости от концентрации (данные приведены в относительных величинах опыта к контролю; пероксидаза, дифенолоксидаза и тирозиназа измерялись в ед.акт./мин./мг белка). 1 – 0.01 % БТБ; 2 – 0.5 % БТБ; * - достоверное отличие опыта от контроля ($P > 0.05$).

Экспериментально мы показали, что при реализации защитных реакций при каком-либо экстремальном воздействии на пчелу многое определяется корреляцией фенолоксидазного и антиоксидантного путей, играющих важную роль в устойчивости насекомых за счет производства реактивных форм кислорода, генерируемых в процессе функционирования фенолоксидазного каскада. Фенолоксидазный каскад функционирует, образуя на определенных этапах хинонизированные продукты, являющиеся ловушками для кислородных радикалов и снижающие концентрацию реактивных форм кислорода в гемолимфе, а, следовательно, и активность нейтрализующих их ферментов. Экспозиция особей *A. m. mellifera* и *A. m. caucasica* при 50⁰С также выявила некоторые различия в активности антиоксидантных ферментов (Рис. 2). Активность каталазы у всех пчел со временем экспозиции повышалась, что можно видеть по линии тренда, но в целом уровень активности у темной лесной пчелы был выше. В активности пероксидазы столь существенных отличий не наблюдалось, линии трендов указывают на стабильные изменения в пределах нормы реакции.

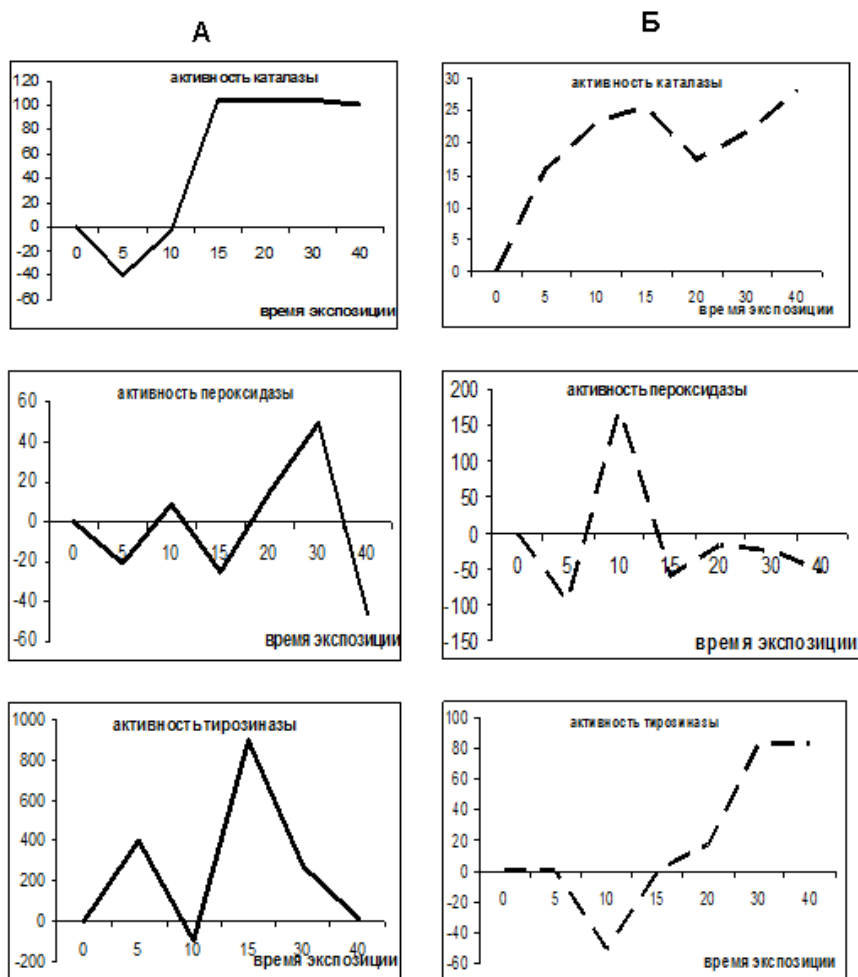


Рис. 2. Изменение активности ферментов защитных реакций у *Apis mellifera mellifera* (А) и *A. m. caucasica* (Б) при тепловом стрессе.

Различия фиксируются только на 10 мин. Это свидетельствует о наличии продуктов оксидативного взрыва уже на первых минутах экспозиции при высокой температуре, что вполне согласуется с представлением о наибольшей реактивности в стрессовых условиях именно антиоксидантной системы (Смирнова, 2002). Возможно, что общий высокий уровень метаболизма обуславливает образование избытка эндогенных субстратов и перекисей.

Кроме того, стресс-реакция у пчелы (как и у других насекомых) сопровождается образованием биогенных аминов из тирозина путем последовательных ферментативных реакций (Zhang et al., 2004; Hess et al., 2008). Уровень стресс-реакции зависит не только от количества образованных тирозиназой дофа и далее дофамина, но и степенью их утилизации дифенолоксидазой путем превращения их в хинонизированные продукты.

При температурном воздействии различия в активности данных ферментов более выражены. Активность тирозиназы неуклонно возрастает, а дифенолоксидазы напротив падает, что свидетельствует о накоплении медиаторов стресс-реакции у пчел *A. m. caucasica*. Стабильные изменения в активности этих ферментов у *A. m. mellifera* свидетельствует об устойчивости и адекватном функционировании данной ферментативной системы, т.е. сколько образовалось медиаторов стресс-реакции, столько их и утилизировалось.

Различия наблюдаются и в локализации активности данных ферментов у конкретных особей. Наибольшую степень активности дифенолоксидазы и тирозиназы проявляет у *A. m. mellifera* в жировом теле и толстой кишке, а также гемолимфе. У *A. m. caucasica* активность данных ферментов более всего сконцентрирована в мышцах груди и головных ганглиях. Активность антиоксидантных ферментов у *A. m. mellifera* сконцентрирована в кишечнике, покровных тканях, головных ганглиях и мышцах груди, а у *A. m. caucasica* – в кишечнике, гемолимфе и головных ганглиях.

Заключение

Учитывая все вышеизложенное, можно полагать, что у *A. m. caucasica* перестройка в режим энергосбережения и перераспределения внутренних ресурсов происходит с некоторым запаздыванием (как правило, к концу первых суток), что во многом может определять уязвимость этих пчел и более высокую устойчивость пчел *A. m. mellifera* в данных климатических условиях.

Полученные результаты позволяют считать, что у среднерусской темной лесной пчелы, как у адаптированного к региональным условиям Башкортостана подвида, защитная реакция на тепловой стресс протекает по пути, известному для насекомых (Гилмур, 1968). На начальном этапе она опосредуется фенолоксидазной системой, деградирующей излишек биогенных аминов, тогда как у серой горной кавказской пчелы на начальном этапе для ликвидации последствий оксидативного взрыва привлекается сильно индуцированная антиоксидантная система, и только на следующем этапе защитная реакция развивается по классическому пути. Возможно, это демонстрирует незавершенность адаптации данного подвида к условиям региона.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 05–04–97945–р_агидель_а.

Литература

- Бояркин А. Н. 1951. Быстрый метод определения активности пероксидазы // *Биохимия*, **16**(4): 352–357.
- Гилмур Д. 1968. Метаболизм насекомых. Москва: Мир. 230 с.
- Запольских О. В. 1978. Сравнительно-морфологическое и цитохимическое исследование клеток гемолимфы некоторых перепончатокрылых. Л.: Институт цитологии АН СССР. 19 с.
- Мелехов Е. И. 1985. Принцип регуляции скорости повреждения клетки и реакция защитного торможения метаболизма // *Журнал общей биологии*, **46**(2): 174–189.
- Мерциев В. М. 1990. Манганометрический метод определения активности каталазы в организме пчел. Рыбное: Рацпредложение НИИП. 22 с.
- Раушенбах И. Ю. 1997. Стресс-реакция насекомых: механизм, генетический контроль, роль в адаптации // *Генетика*, **33**(8): 1110–1118.
- Скоупс Р. 1985. Методы очистки белков. Москва: Мир. 342 с.
- Смирнова О. Б. 2002. Роль антиоксидантов в устойчивости организма к стрессорному воздействию // *VI Международная конференция «Биоантиоксидант»*. Москва, 16–19 апреля 2002 г. Тезисы докладов. Москва: 539–540.
- Ashida M., Ochiai M., Niki T. 1983. Immunolocalization of prophenoloxidase among hemocytes of the silkworm, *Bombyx mori* // *Tissue and Cell*, **20**(4): 599–610.
- Hess C. R., McGuirl M. M., Klinman J. P. 2008. Mechanism of the insect enzyme, tyramine betamonooxygenase, reveals differences from the mammalian enzyme, dopamine beta-monooxygenase // *The Journal of Biological Chemistry*, **283**(6): 3042–3049.
- Theopold U., Schmidt O., Söderhäll K., Dushay M. S. 2004. Coagulation in arthropods: defence, wound closure and healing // *Trends in Immunology*, **25**(6): 289–294.
- Zhang X., Sato M., Sasahara M., Migita C. T., Yoshida T. 2004. Unique features of recombinant heme oxygenase of *Drosophila melanogaster* compared with those of other heme oxygenases studied // *European Journal of Biochemistry*, **271**(9): 1713–24.

Содержание

Предисловие.....	5
Морфология и систематика	
<i>Гохман В.Е.</i> Хромосомное исследование паразитических перепончатокрылых (Hymenoptera): итоги и перспективы	6
<i>Алексеев В.Н.</i> Ветвистые усики у перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) и возможные причины этого феномена.....	12
<i>Давидьян Е.М.</i> О системе наездников семейства Aphidiidae (Hymenoptera).....	16
<i>Процалькин М.Ю.</i> Пчелы подсемейства Nomadinae (Hymenoptera: Apidae) Восточной Палеарктики	21
<i>Хумала А.Э.</i> Обзор рода <i>Batakomacrus</i> Kolarov, 1986 (Hymenoptera: Ichneumonidae, Orthocentrinae) с описанием новых видов.....	29
Фаунистика и зоогеография	
<i>Винокуров Н.Б.</i> Зоогеографические комплексы ос-блестянок (Hymenoptera: Chrysididae) в фауне высокогорий Центрального Кавказа.....	39
<i>Данилов Ю.Н.</i> Ареалогический анализ фауны роющих ос семейства Sphecidae (Hymenoptera) России и Казахстана	43
<i>Костромина Т.С.</i> Материалы к познанию круглоротых браконид (Hymenoptera: Braconidae) Южного Урала	47
<i>Локтионов В.М., Лелей А.С.</i> Зоогеография дорожных ос (Hymenoptera: Pompilidae) Дальнего Востока России	51
<i>Мокроусов М.В.</i> Фауна роющих ос (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) бассейна Верхней и Средней Волги	59
<i>Попов А.А., Каймук Е.Л.</i> Пилильщики семейства Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) Якутии	67
<i>Фатерыга А.В.</i> Ландшафтное распределение одиночных ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Крыма	74
<i>Чемьрева В.Г.</i> Первые результаты изучения фауны наездников семейства Diapriidae (Hymenoptera) Самарской области.....	83
Экология и поведение	
<i>Быстреева К.А., Тимохов А.В.</i> Сравнительное исследование способности наездников комплекса <i>Anisopteromalus calandrae</i> Howard (Hymenoptera: Pteromalidae) модифицировать поисковое поведение	88
<i>Зрянин В.А.</i> Сезонные особенности населения муравьев (Hymenoptera: Formicidae) тропического муссонного леса	95
<i>Иванов С.П., Жидков В.Ю.</i> Разнообразие форм и размеров вырезов листьев, используемых пчелами-листорезами (Hymenoptera: Megachilidae, <i>Megachile</i> Latreille) при строительстве гнезд, и их функциональное значение	103
<i>Каспарян Д.Р.</i> Паразитизм на жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata), как важное направление в эволюции наездников трибы Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae, Cryptinae).....	112

<i>Кобзарь Л.И.</i> Структурно-функциональная организация гнездового поведения <i>Megachile circumcincta</i> (Kirby) (Hymenoptera: Apoidea)	121
<i>Колесова Н.С.</i> Спектр кормовых растений шмелей <i>Bombus Latreille</i> и <i>Psithyrus Lepeletier</i> (Hymenoptera: Apidae) на территории Вологодской области	128
<i>Колосова Ю.С., Подболоцкая М.В.</i> Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera: Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга.....	135
<i>Кругова Т.М.</i> Изменение плотности поселения муравьев (Hymenoptera: Formicidae) в сосновом бору в первые годы после пожара	142
<i>Попов И.Б.</i> Оперирование цветков шмелями <i>Bombus</i> Latr. (Hymenoptera: Apidae) при фуражировке.....	148
<i>Потанов Г.С.</i> Шмели (Hymenoptera: Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) по градиенту антропогенных преобразований ландшафтов в дельте Северной Двины	153
<i>Рудоискатель П.В., Фадеев К.И., Николаенкова А.В.</i> Использование искусственных гнезд для изучения биологии одиночных ос и пчел (Hymenoptera: Vespidae, Pompilidae, Crabronidae, Colletidae, Megachilidae, Apidae) в окрестностях Екатеринбурга.....	160
<i>Русина Л.Ю., Орлова Е.С.</i> Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц <i>Polistes dominula</i> (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) с режимом их питания в личиночном состоянии.....	165
<i>Стукалюк С.В.</i> Роль видов-доминантов в формировании и функционировании многовидовых ассоциаций муравьев (Hymenoptera: Formicidae) Главной гряды Горного Крыма	172
<i>Яковлев И.К.</i> Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae)	180
Биохимия и генетика	
<i>Лопатин А.В., Ишмуратова Н.М.</i> Синтетические аналоги низкомолекулярных биорегуляторов медоносной пчелы (<i>Apis mellifera</i> L.) в разведении земляного шмеля <i>Bombus terrestris</i> (L.) (Hymenoptera: Apidae).....	188
<i>Лопатина Н.Г., Зачепило Т.Г., Рыжова И.В., Чеснокова Е.Г.</i> Метаботропные рецепторы глутамата и их роль в формировании памяти у медоносной пчелы <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae)	196
<i>Николенко А.Г., Фахретдинова С.А., Ильясов Р.А., Поскряков А.В.</i> Ареал бурзянской популяции темной лесной пчелы <i>Apis mellifera mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae)	202
<i>Салтыкова Е.С., Гайфуллина Л.Р., Николенко А.Г.</i> Различия в направленности метаболических процессов у подвидов медоносной пчелы <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae).....	209

Contents

Preface	5
Morphology and systematics	
<i>Gokhman V.E.</i> Chromosomal study of parasitic Hymenoptera: results and perspectives	6
<i>Alekseev V.N.</i> The ramose antennae among hymenopteran insects and likely causes of this phenomenon	12
<i>Davidian E.M.</i> On the system of parasitoids of the family Aphidiidae (Hymenoptera)	16
<i>Proshchalykin M.Yu.</i> The bees of subfamily Nomadinae (Hymenoptera: Apidae) of the Eastern Palaearctic Region	21
<i>Humala A.E.</i> Review of the genus <i>Batakomacrus</i> Kolarov, 1986 (Hymenoptera: Ichneumonidae Orthocentrinae) with description of new species	29
Faunistics and zoogeography	
<i>Vinokurov N.B.</i> Zoogeographical complexes of cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae) in the fauna of high mountains of the Central Caucasus	39
<i>Danilov Yu.N.</i> Chorologic analysis of digger wasps fauna (Hymenoptera: Sphecidae) of Russia and Kazakhstan	43
<i>Kostromina T.S.</i> To the knowledge of the cyclostome braconids wasps (Hymenoptera: Braconidae) of the South Ural	47
<i>Loktionov V.M., Lelej A.S.</i> Zoogeography of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae) of the Russian Far East	51
<i>Mokrousov M.V.</i> Fauna of digger wasps (Hymenoptera: Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae) of the Upper and Middle Volga basin	59
<i>Popov A.A., Kajmuk E.L.</i> The sawflies of the family Tenthredinidae (Hymenoptera: Symphyta) of Yakutia	67
<i>Fateryga A.V.</i> Landscape distribution of potter wasps of the subfamily Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) of Crimea	74
<i>Chemyreva V.G.</i> The first results of the study of parasitoid fauna of the family Diapriidae (Hymenoptera) in Samara Region	83
Ecology and behavior	
<i>Bystreeva K.A., Timokhov A.V.</i> Comparative study of the ability of parasitic wasps of the <i>Anisopteromalus calandrae</i> Howard species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) to modify searching behaviour	88
<i>Zryanin V.A.</i> Seasonal peculiarities of ant population (Hymenoptera: Formicidae) in tropical monsoon forest	95
<i>Ivanov S.P., Zhidkov V.Yu.</i> Variety of the forms and sizes of leaf-cuts used by leafcutter-bees (Hymenoptera: Megachilidae, <i>Megachile</i> Latreille) when building their nests and their functional role	103
<i>Kasparyan D.R.</i> Parasitism on aculeates (Hymenoptera: Aculeata) as important direction in the evolution of ichneumon-flies of the tribe Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae, Cryptinae)	112
<i>Kobzar L.I.</i> Structural-functioning organization of nesting behavior of <i>Megachile circumcincta</i> (Kirby) (Hymenoptera: Apoidea)	121

<i>Kolesova N.S.</i> . The range forage of bumblebees <i>Bombus</i> Latreille и <i>Psithyrus</i> Lepeletier (Hymenoptera: Apidae) in the territory of Vologda Region	128
<i>Kolosova Yu.S., Podbolotzkaya M.V.</i> . Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera: Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) on Solovetskiy Archipelago: results of 10-year monitoring	135
<i>Krugova T.M.</i> . Post fire change of ant nests density (Hymenoptera: Formicidae) at pine forest	142
<i>Popov I.B.</i> . The flowers robbing caused by bumblebees <i>Bombus</i> Latr. (Hymenoptera: Apidae) foraging	148
<i>Potapov G.S.</i> . Bumblebees (Hymenoptera: Apidae, <i>Bombus</i> Latr.) on a gradient of the anthropogenic transformation of landscapes in the delta of Northern Dvina	153
<i>Rudoiskatel P.V., Fadeev K.I., Nikolaenkova A.V.</i> . Using of artificial nests for the study of biology of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Vespidae, Pompilidae, Crabronidae, Colletidae, Megachilidae, Apidae) in the vicinities of Yekaterinburg	160
<i>Rusina L.Yu., Orlova E.S.</i> . The relationship between phenotypic variability of future foundresses of <i>Polistes dominula</i> (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) and their feeding mode at the larva stage	165
<i>Stukaliuk S.V.</i> . The role of dominant species in forming and functioning of the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in the Crimean Mountains main ridge	172
<i>Iakovlev I.K.</i> . Ethological aspects of task specialization in red wood ant (Hymenoptera: Formicidae) colonies	180

Biochemistry and genetics

<i>Lopatin A.V., Ishmuratova N.M.</i> . Synthetic analogues of low-molecular bioregulators of the honeybee (<i>Apis mellifera</i> L.) in cultivation of terrestrial bumblebee <i>Bombus terrestris</i> (L.) (Hymenoptera: Apidae)	188
<i>Lopatina N.G., Zachepilo T.G., Ryzhova I.V., Chesnokova E.G.</i> . Metabotropic receptors of glutamate and its role in memory training in the honeybee <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae)	196
<i>Nikolenko A.G., Fakhretdinova S.A., Ilyasov. R.A., Poskryakov A.V.</i> . Burzyan population natural habitat of the European dark honeybee <i>Apis mellifera mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae)	202
<i>Saltykova E.S., Gaifullina L.R., Nikolenko A.G.</i> . Distinctions in an orientation of metabolic processes in the honeybee <i>Apis mellifera</i> L. (Hymenoptera: Apidae) subspecies	209

Труды Русского энтомологического общества

Том 80(4)

Утверждено к печати
Русским энтомологическим обществом
02.04.2010

Компьютерная верстка *М.Ю. Прошалькина*

Подписано к печати 10.11.2010
Формат 70x108/16. Печ.л. 18.9. Тираж 300 экз.
