

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РОЮЩИХ ОС ПОДСЕМЕЙСТВА
VEMBICINAE (HYMENOPTERA, CRABRONIDAE)**

П.Г. Немков

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток.
E-mail: nemkov@ibss.dvo.ru

Приводится обзор биологических особенности роющих ос подсемейства Vembicinae, основанный на изучении литературных данных и на собственных наблюдениях. Сравнение биологии генерализованных и продвинутых родов позволило выявить следующие эволюционные тенденции: во-первых, расширение спектра кормовых растений за счет использования цветков с глубоким венчиком, во-вторых, переход от малоподвижной добычи к подвижной, и, в-третьих, смена массового способа провиантирования гнезда на прогрессивный.

Vembicinae – второе по числу видов (после Crabroninae) подсемейство роющих ос, насчитывающее 1710 видов из 82 родов (Pulawski, 2012). Кроме того, к этому подсемейству относятся один ископаемый род *Biamogorytes* Nemkov, 1990 (верхний олигоцен) и три ископаемых вида: *Biamogorytes handlirschi* Nemkov, 1990 (верхний олигоцен), *Gorytes archoryctes* (Cockerell, 1922) (эоцен) и *Psammaecius sepultus* (Cockerell, 1906) (нижний олигоцен).

Осы подсемейства Vembicinae встречаются на всех континентах, но их наибольшее таксономическое разнообразие отмечено в Палеарктической, Неарктической и Неотропической областях (Bohart, Menke, 1976).

Биология Vembicinae изучена довольно слабо, сведения о тех или иных аспектах жизнедеятельности имеются только для некоторых представителей 45 родов этих ос из 82 известных, и лишь для примерно для 10 % видов собрана достаточно полная информация об их образе жизни (Evans, O'Neill, 2007). Отрывочные сведения о биологии отдельных видов и родов бембицин, содержащиеся во множестве статей различных авторов, были обобщены и проанализированы в работах Эванса, Иваты и О'Нейла (Evans, 1966; Iwata, 1976; Evans, O'Neill, 2007).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ
Подсемейство Bembicinae Latreille, 1802

Насчитывает 1713 видов, включая три ископаемых, из 83 родов, один из которых ископаемый. Включает трибы Alyssontini, Nyssonini и Bembicini, последняя состоит из восьми подтриб (Nemkov, Ohl, 2011).

Триба Alyssontini Dalla Torre, 1897

Состав: *Alysson* Panzer, 1806, *Analysson* Krombein, 1985, *Didineis* Wesmael, 1852.

Триба Nyssonini Latreille, 1804

Состав: *Acanthostethus* Smith, 1869, *Antomartinezius* Fritz, 1955, *Brachystegus* A. Costa, 1859, *Cresson* Pate, 1938, *Epinysson* Pate, 1935, *Foxia* Ashmead, 1898, *Hovanysson* Arnold, 1945, *Hyponysson* Cresson, 1882, *Idionysson* Pate, 1940, *Losada* Pate, 1940, *Metanysson* Ashmead, 1899, *Neonysson* Bohart, 1968, *Nipponysson* Yasumatsu et Maidl, 1936, *Nursea* Cameron, 1902, *Nysson* Latreille, 1802, *Perisson* Pate, 1938, *Zanysson* Rohwer, 1921.

Триба Bembicini Latreille, 1802

Подтриба Heliocausina Handlirsch, 1925

Состав: *Acanthocausus* Fritz et Toro, 1977, *Heliocausus* Kohl, 1892, *Tiguipa* Fritz et Toro, 1976.

Подтриба Exeirina Dalla Torre, 1897

Состав: *Argogorytes* Ashmead, 1899, *Clitemnestra* Spinola, 1851, *Exeirus* Shuckard, 1838, *Neogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976, *Olgia* Radoszkowski, 1877, *Paraphilanthus* Vardy, 1995.

Подтриба Gorytina Lepeletier de Saint Fargeau, 1845

Состав: *Afrogorytes* Menke, 1967, *Allogorytes* Bohart, 2000, *Arigorytes* Rohwer, 1912, *Aroliagorytes* Bohart, 2000, *Austrogorytes* Bohart, 1967, †*Biamogorytes* Nemkov, 1990, *Eogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976, *Epigorytes* Bohart, 2000, *Gorytes* Latreille, 1805, *Hapalomellinus* Ashmead, 1899, *Harpactostigma* Ashmead, 1899, *Harpactus* Shuckard, 1837, *Hoplisoides* Gribodo, 1884, *Lestiphorus* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832, *Leurogorytes* Bohart, 2000, *Liogorytes* Bohart, 1967, *Megistommum* W. Schulz, 1906, *Oryttus* Spinola, 1836, *Psammaecius* Lepeletier de Saint Fargeau, 1832, *Psammaletes* Pate, 1936, *Sagenista* Bohart, 1967, *Saygorytes* Nemkov, 2007, *Stenogorytes* Schrottky, 1911, *Stethogorytes* Bohart, 2000, *Trachogorytes* Bohart, 2000, *Tretogorytes* Bohart, 2000, *Trichogorytes* Rohwer, 1912, *Xerogorytes* Bohart in Bohart, Menke, 1976.

Подтриба Spheciina Nemkov et Ohl, 2011

Состав: *Ammatomus* A. Costa, 1859, *Kohlia* Handlirsch, 1895, *Sphecius* Dahlbom, 1843, *Tanyoprymnus* Cameron, 1905.

Подтриба Handlirschiina Nemkov et Lelej, 1996

Состав: *Handlirschia* Kohl, 1897, *Pterygorytes* Bohart, 1967.

Подтриба Stizina A. Costa, 1859

Состав: *Bembecinus* A. Costa, 1859, *Stizoides* Guérin-Méneville, 1844, *Stizus* Latreille, 1802.

Подтриба Stictiellina Bohart et Horning, 1971

Состав: *Chilostictia* Gillaspay, 1983, *Glenostictia* Gillaspay in Gillaspay, Evans, Lin, 1962, *Microstictia* Gillaspay, 1963, *Steniolia* Say, 1837, *Stictiella* J. Parker, 1917, *Xerostictia* Gillaspay, 1963.

Подтриба Bembicina Latreille, 1802

Состав: *Bembix* Fabricius, 1775, *Bicyrtes* Lepeletier de Saint Fargeau, 1845, *Carlobembix* Willink, 1958, *Editha* J. Parker, 1929, *Hemidula* Burmeister, 1874, *Microbembex* Patton, 1979, *Rubrica* J. Parker, 1929, *Selman* J. Parker, 1929, *Stictia* Illiger, 1807, *Trichostictia* J. Parker, 1929, *Zyzyx* Pate, 1837.

Принято считать (Bohart, Menke, 1976 и др.), что представители подтриб Stictiellina и Bembicina являются наиболее продвинутыми среди Bembicinae, а Spheciina, Handlirschiina и Stizina – это переходные группы между генерализованными и продвинутыми таксонами подсемейства. Предполагаемые филогенетические отношения между трибами и подтрибами (Nemkov, Ohl, 2011) представлены на рис. 1.

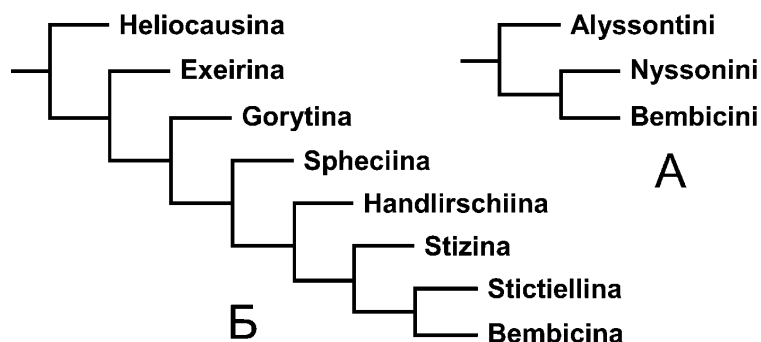


Рис. 1. Филогенетические отношения триб подсемейства Bembicinae (A) и подтрибы Bembicini (Б).

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Гнездятся в земле, роют неглубокие норки с одной или несколькими ячейками в конце главного хода. Охотятся на различных насекомых, главным образом на равнокрылых и двукрылых. Добыча парализуется уколами жала в нервные узлы и помещается в гнездо в качестве корма для личинок. Отдельные роды являются первичными клептопаразитами в гнездах других роющих ос.

Преимагинальное развитие

Яйцо 1-3 мм, беловатое или желтоватое, слабо изогнутой, продолговатой формы, заметно утолщающееся к заднему концу, имеет плотный хорион. Инкубационный период 1-4 дня. Личинка гименоптероидного типа: веретеновидной формы, голая, безногая, с мягкими непигментированными покровами (Evans, 1959). Ее тело состоит из головной капсулы и 13 сегментов. Вылупившаяся из яйца личинка 1-го возраста прогрызает покровы хозяина (обычно, мягкую соединительную мембрану между склеритами) и начинает поедать его внутренние ткани и гемолимфу. Личинка питается 1-2 недели, 4-5 раз линяя за это время (Фабр, 1914; Olberg, 1959). Уничтожив запас провизии, личинка плетет кокон и проводит в нем в состоянии покоя (предкуколки) некоторое время – от 1-4 недель у первых генераций поливольтинных видов, до 10-11 месяцев у моновольтинных и последней генерации поливольтинных видов, которые в этом состоянии зимуют, превращаясь в куколку лишь весной следующего года. Кокон крепкий, инкрустированный песчинками, овально-сферической формы. Продолжительность стадии куколки от 1 недели до 2 месяцев. Взрослая оса, вышедшая из куколки, остается в коконе некоторое время до затвердевания покровов, после чего прогрызает его стенку и вылезает наружу. Самцы обычно появляются на 3-7 дней раньше самок.

Питание имаго

Продолжительность жизни имаго составляет 1-2 месяца. Резервных запасов тела хватает лишь на 1-2 недели. Поэтому для поддержания своей жизнедеятельности роющие осы вынуждены изыскивать источники дополнительного питания, самым доступным из которых является цветочный нектар. Палеарктические виды посещают цветковые растения из более чем 30 семейств (Olberg, 1959 и др.).

Среди бембицин очевидно нет монофагов или узких олигофагов, так как они посещают практически все цветущие растения, нектарники которых им доступны. Представители продвинутых родов *Vembicinae* имеют удлиненные ротовые органы, что позволяет им расширить спектр кормовых растений за счет использования цветков с глубоким венчиком, нектарники которых недоступны для короткоязычковых ос из генерализованных родов (Немков, 2011). Бембицины имеют важное практическое значение как опылители цветковых растений; например, некоторые виды орхидных опыляются исключительно самцами *Argogorytes*, которые принимают цветки этих растений за самок своего вида и пытаются с ними спариться (Bradbury, Creswell, 1970).

Бембицины охотно питаются падью, выделяемой равнокрылыми. Отмечен даже случай, когда осы *Gorytes fallax* Handlirsch активно отгоняли от питающихся на растениях тлей их покровителей – муравьев-пастухов (Немков, 2000). Пьют бембицины и сладкий сок растений, например, особи *Exeirius lateritius* Shuckard питаются древесным соком, вытекающим из проколов в коре, сделанных цикадами, на которых охотятся эти осы (Evans, 1966).

Приготовление гнезда

Все бембицины, за исключением клептопаразитических родов, гнездятся в земле и устраивают гнезда до начала поиска добычи. Гнезда одноячейковые или многоячейковые ветвистые (по: Малышев, 1931); число ячеек варьирует от 2-5 до 15-17 у различных видов (Iwata, 1976).

Постройке гнезда предшествует выбор осой для него места, которое должно отвечать ряду требований: обеспечивать оптимальные для развития личинок условия температуры и влажности, иметь субстрат с подходящими физико-механическими свойствами, быть защищенным от разрушительного воздействия дождя и ветра, что особенно важно для неглубоких гнезд, устраиваемых в легком грунте, и т.д. Следствием столь высоких требований является высокая мозаичность расселения многих видов бембицин, чьи компактные гнездовые колонии, иногда доходящие до нескольких сотен одновременно гнездящихся особей, разделены большими промежутками, где эти осы вообще не встречаются.

Гнездо состоит из более или менее наклонного тоннеля, длина которого обычно составляет 5-25 см, но у отдельных видов может достигать полуметра и более (Krombein, 1985), и одной или нескольких ячеек – слегка расширенных по сравнению с тоннелем камер, соединенных с ним коротким отнорком. При рытье такого гнезда самки бембицин обычно пользуются мандибулами для рыхления грунта и передними ногами, снабженными тарзальным гребнем из жестких щетинок, для удаления из гнезда разрыхленной земли. Если гнездо строится в легком грунте, то мандибулы могут вообще не использоваться. Самки многих родов имеют широкое пигидиальное поле, которым они выталкивают частицы субстрата из норки.

После того, как гнездо приготовлена, самка улетает на охоту. Многие виды на время своего отсутствия засыпают вход в гнездо песком или мелкими камешками, причем эта черта поведения является лишь видоспецифичной, а в пределах рода, например *Bembix*, могут встречаться как виды закрывающие вход на время своего отсутствия, так и оставляющие его открытым (Iwata, 1976).

Провиантирование гнезда и откладка яйца

Добычей бембицин являются различные насекомые, главным образом из отрядов Hymenoptera, Diptera и Lepidoptera (табл. 1), причем генерализованные роды охотятся на довольно малоподвижных цикадок, в то время как продвинутые – на более активную добычу, такую как мухи и мелкие бабочки. Отдельные роды бембицин ловят прямокрылых и богомолы (*Stizus*), клопов (*Stictiella*), сетчатокрылых (*Xerostictia*), стрекоз и пчел (некоторые виды *Bembix*), а самки *Microbembex* для провиантирования гнезда собирают любых мертвых насекомых и пауков, которых им удастся найти.

Самки ловят добычу на листьях и других вегетативных частях растений, на поверхности земли, иногда в полете. Пойманную добычу осы обычно парализуют одним или несколькими уколами жала в определенные точки тела, как правило, вблизи основных нервных узлов жертвы. Обработанные таким образом членистоногие теряют способность двигаться, но остаются живыми, и поэтому, с одной стороны, не могут сбросить или каким-то образом повредить нежную и слабую личинку осы, а с другой, остаются свежими до завершения ее питания.

Таблица 1

Добыча хищных видов роющих ос подсемейства Vembicinae

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
Триба Alyssontini			
<i>Alysson cameroni</i> Yasumatsu et Masuda	<i>Cicadella viridis</i> (Linnaeus)	Cicadellidae	Tsuneki, 1969
<i>A. melleus</i> Say	<i>Agallia constricta</i> Van Duzee	Cicadellidae	Evans, 1968
	<i>Delphacodes basivitta</i> (Van Duzee)	Delphacidae	тот же
	<i>Graminella nigrifrons</i> (Forbes)	Cicadellidae	тот же
	<i>Macrosteles fascifrons</i> Stål	Cicadellidae	тот же
	<i>Neocolla hieroglyphica</i> (Say)	Cicadellidae	тот же
	<i>Scaphytorius</i> sp.	Cicadellidae	тот же
	<i>Keonolla dolobrata</i> (Ball)	Cicadellidae	Kurczewski, Kurczewski, 1971
<i>A. spinosus</i> (Panzer)	<i>Cicadella viridis</i> (Linnaeus)	Cicadellidae	Pagliano, Alma, 1997
<i>A. triangularis</i> Krombein	<i>Idioscopus clypealis</i> (Lethierry)	Cicadellidae	Krombein, 1985
<i>Didineis lunicornis</i> (Cresson)	<i>Aphrodes</i> sp.	Cicadellidae	Packer, 1987
<i>D. texana</i> (Cresson)	<i>Cixius stigmatus</i> Say	Fulgoridae	Strandtmann, 1945
Триба Vembicini			
Подтриба Heliocausina			
<i>Heliocausus larroides</i> (Spinola)	не определен	Cicadellidae	Evans, 1972
Подтриба Exeirina			
<i>Argogorytes carbonarius</i> (F. Smith)	<i>Carystosterpa fingens</i> (Walker)	Cercopidae	Gourlay, 1964
	<i>C. vagans</i> Hamilton et Morales	Cercopidae	Harris, 1994
	<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus)	Aphrophoridae	тот же
<i>A. fargeii</i> (Shuckard)	<i>P. spumarius</i> (Linnaeus)	Aphrophoridae	Ferton, 1901
<i>A. hispanicus</i> (Mercet)	<i>Hysteropterum</i> sp.	Issidae	Janvier, 1974
<i>A. mystaceus</i> (Linnaeus)	<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus)	Aphrophoridae	Friese, 1926
<i>Clitemnestra chilensis</i> (de Saussure)	<i>Dictyophora</i> sp.	Fulgoridae	Janvier, 1928
<i>Exeirus lateritius</i> Shuckard	не определен	Cicadidae	Evans, 1966
<i>Olgia helena</i> de Beaumont	<i>Hysteropterum</i> sp.	Issidae	Blösch, 2002
Подтриба Gorytina			
<i>Austrogorytes bellicosus</i> (F. Smith)	<i>Eurymelella tonnoiri</i> Evans	Cicadellidae	Evans, Matthews, 1971
	<i>Eurymelessa moruana</i> (Distant)	Cicadellidae	тот же
	<i>Eurymeloides bicincta</i> (Erichson)	Cicadellidae	тот же
	<i>E. marmorata</i> (Burm.)	Cicadellidae	тот же

Продолжение таблицы 1

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
<i>Austrogorytes bellicosus</i> (F. Smith)	<i>E. pulcha</i> (Signoret)	Cicadellidae	Evans, Matthews, 1971
	<i>Pauroeurymela amplicincta</i> (Burmeister)	Cicadellidae	тот же
	<i>Platyeurymela semifasciata</i> (Walker)	Cicadellidae	тот же
<i>Gorytes atricornis</i> (Packard)	<i>Aphrophora parallela</i> (Say)	Aphrophoridae	Evans, 1966
	<i>Cyrtolobus tuberosus</i> (Fairmaire)	Membracidae	тот же
<i>G. laticinctus</i> (Lepeletier de Saint Fargeau)	<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus)	Aphrophoridae	тот же
<i>G. planifrons</i> (Wesmael)	<i>Issus coleopratus</i> (Fabricius)	Issidae	тот же
<i>G. quadrifasciatus</i> (Fabricius)	<i>Philaenus</i> sp.	Cercopidae	Lomholdt, 1975-1976
<i>G. similimus</i> F. Smith	<i>Gyponana flavolineata</i> (Fitch)	Cicadellidae	Evans, 1966
	<i>G. octolineata</i> (Say)	Cicadellidae	тот же
	<i>Scaphoideus productus</i> Osborne	Cicadellidae	тот же
<i>G. sulcifrons</i> (A. Costa)	<i>P. spumarius</i> (Linnaeus)	Cercopidae	Ferton, 1905
<i>Harpactus affinis</i> (Spinola)	<i>Graphocraerus ventralis</i> (Fallén)	Cicadellidae	Казенас, 2001
	<i>Prairiana cinerea</i> (Uhler)	Cicadellidae	Williams, 1914
<i>H. gyponae</i> Williams	<i>Aphrodes</i> sp.	Cicadellidae	Iwata, 1976
<i>H. lunatus</i> (Dahlbom)	<i>Eremophlepsius sexnotatus</i> Kusnezov	Cicadellidae	Казенас, 2001
<i>Hapalomellinus albitomentosus</i> (Bradley)	<i>Stragania robusta</i> (Uhler)	Cicadellidae	Cazier, Mortenson, 1965
	<i>Cerasa</i> sp.	Membracidae	Bohart, Menke, 1976
	<i>Entylia concisa</i> Walker	Membracidae	тот же
<i>H. punctuosus</i> (Eversmann)	<i>Tylopelta brevis</i> Van Duzee	Membracidae	тот же
	<i>Tettigometra griseola</i> Fieber	Tettigometridae	Ferton, 1901
	<i>T. impressifrons</i> Mulsant et Rey	Tettigometridae	тот же
	<i>T. impressopunctata</i> Dufour	Tettigometridae	тот же
	<i>T. sulphurea</i> Mulsant et Rey	Tettigometridae	тот же
	<i>T. virescens</i> (Panzer)	Tettigometridae	тот же
	<i>Philaenus spumarius</i> (Linnaeus)	Cicadellidae	Bernard, 1934
<i>Lestiphorus bicinctus</i> (Rossi)			
<i>L. cockerelli</i> (Rohwer)	<i>Acanalonia bivittata</i> (Say)	Acanaloniidae	Kurczewski, Miller, 1991

Продолжение таблицы 1

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
<i>Oryttus concinnus</i> (Rossi)	<i>Hysteropterum grylloides</i> (Fabricius)	Issidae	Ferton, 1910
	<i>Issus coleoptratus</i> (Fabricius)	Issidae	Deleurance, 1945
	<i>Solenocephalus obsoletus</i> Germar	Cicadellidae	Ferton, 1901
<i>O. laminiferus</i> (W. Fox)	<i>Scolops hesperius</i> Uhler	Fulgoridae	Gittins, 1958
<i>Psammaecius punctulatus</i> (Vander Linden)	<i>Solenocephalus obsoletus</i> Germar	Cicadellidae	Ferton, 1901
<i>Psammaletes mexicanus</i> (Cameron)	<i>Ormenoidea venusta</i> (Melichar)	Flatidae	Pate, 1946
<i>Sagenista brasiliensis</i> (Shuckard)	<i>Dictyophora</i> sp.	Fulgoridae	Williams, 1928
Подтриба Spheciina			
<i>Ammatomus coarctatus</i> (Spinola)	<i>Hysteropterum asiaticum</i> Lethierry	Issidae	Казенас, 2001
<i>A. icarioides</i> (Turner)	<i>Colgar rufostigmatus</i> Distant	Flatidae	Hook, 1981
	<i>Dardus abbreviatus</i> Guérin-Mennevil	Eurybrachidae	тот же
	<i>Euphanta</i> sp.	Flatidae	тот же
	<i>Massila sicca</i> Walker	Flatidae	тот же
	<i>Parasalurnis roseicincta</i> (Walker)	Flatidae	тот же
	<i>Sephenia</i> sp.	Flatidae	тот же
<i>Sphecius antennatus</i> (Klug)	<i>Cicadatra querula</i> (Pallas)	Cicadidae	Казенас, 2001
<i>S. speciosus</i> (Drury)	<i>Tibicen</i> sp.	Cicadidae	Evans, 1966
<i>Tanyoprymnus moneduloides</i> (Packard)	<i>Cyrpopus vanduzeei</i> Ball	Fulgoridae	Hook, 1981
	<i>Rhynchomitra microrhina</i> (Walker)	Fulgoridae	Krombein, 1959
	<i>Thionia simplex</i> (Germar)	Issidae	Hook, 1981
Подтриба Handlirschiina (биология не изучена)			
Подтриба Stizina			
<i>Bembecinus peregrinus</i> (F. Smith)	<i>Hysteropterum</i> sp.	Issidae	Blösch, 2002
<i>B. tridens</i> Fabricius	<i>Aconura jakovlevi</i> Lethierry	Cicadellidae	Казенас, 2001
	<i>Cicadella viridis</i> Linnaeus	Cicadellidae	тот же
	<i>Doratura homophila</i> (Flor)	Cicadellidae	тот же
	<i>Goniognathus turkestanicus</i> Kusnezov	Cicadellidae	тот же
	<i>Mocuellus collinus</i> (Boheman)	Cicadellidae	тот же
	<i>Muirodelphax altaicus</i> (Vilbaste)	Delphacidae	тот же
	<i>Platymetopius albus</i> Lindberg	Cicadellidae	тот же

Продолжение таблицы 1

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
<i>B. tridens</i> Fabricius	<i>Platyproctus flaveolus</i> Lindberg	Cicadellidae	Казенас, 2001
	<i>Psammotettix striatus</i> (Linnaeus)	Cicadellidae	тот же
	<i>Pseudophlepsius binotatus</i> (Signoret)	Cicadellidae	тот же
<i>Stizus fasciatus</i> (Fabricius)	<i>Amphitornus coloradus</i> (Thomas)	Acrididae	Ferton, 1923
	<i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus)	Acrididae	тот же
	<i>Pezotettix giornae</i> (Rossi)	Acrididae	тот же
	<i>Stauroderus vagans</i> (Eversmann)	Acrididae	Bernard, 1934
<i>S. handlirschi</i> Radoszkowski	<i>Bolivaria</i> sp.	Mantidae	Мянцева, 1965
	<i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus)	Acrididae	тот же
<i>S. histrio</i> F. Morawitz	<i>C. barbarus</i> (Costa)	Acrididae	Казенас, 2001
<i>S. ruficornis</i> (J. Forster)	<i>C. turanicus</i> Tarbinski	Acrididae	тот же
	<i>Bolivaria</i> sp.	Mantidae	Deleurance, 1941
<i>S. rufiventris</i> Radoszkowski	<i>Mantis religiosa</i> (Linnaeus)	Mantidae	тот же
	<i>Calliptamus italicus</i> (Linnaeus)	Acrididae	Гуссаковский, 1952
Подтриба Stictiellina			
<i>Glenostictia clypeata</i> (Gillaspay)	<i>Apiocera augur</i> Osten Sacken	Apioceridae	Gillaspay et al., 1962
	<i>Helophilus latifrons</i> (Loew)	Syrphidae	тот же
<i>G. gilva</i> Gillaspay	<i>Aphoebantus interruptus</i> Cog.	Bombyliidae	Evans, 1966
<i>Steniolia elegans</i> J. Parker	<i>A. sp.</i>	Bombyliidae	тот же
	<i>Anthrax irroratus</i> Say	Bombyliidae	Evans, 1973
	<i>Eupedes volucris</i> Osten Sacken	Syrphidae	тот же
	<i>Holopogon atripennis</i> Back	Asilidae	тот же
	<i>Microdon coarctatus</i> Loew	Syrphidae	тот же
	<i>Poecilanthrax signatipennis</i> (Cole)	Bombyliidae	тот же
	<i>Systoechus vulgaris</i> Loew	Bombyliidae	тот же
<i>S. tibialis</i> Handlirsch	<i>Villa sinuosa</i> (Wiedemann)	Bombyliidae	тот же
	<i>V. sp.</i>	Bombyliidae	тот же
	<i>Volucella</i> sp.	Syrphidae	тот же
	<i>Conophorus nigripennis</i> (Loew)	Bombyliidae	Evans, Gillaspay, 1964
	<i>Syrphus</i> sp.	Syrphidae	тот же
<i>Stictiella formosa</i> (Cresson)	<i>Atalopedes campestris</i> (Boisduval)	Hesperiidae	Gillaspay et al., 1962
	<i>Hylephila phyleus</i> (Drury)	Hesperiidae	тот же
	<i>Libythea larvata</i> (Strecker)	Nymphalidae	тот же

Продолжение таблицы 1

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
<i>Stictiella formosa</i> (Cresson)	<i>Libythea</i> sp.	Nymphalidae	Gillaspy et al., 1962
	<i>Phyciodes phaon</i> (Edwards)	Nymphalidae	тот же
	<i>Polites</i> sp.	Hesperiidae	тот же
	<i>Pyrgus communis</i> (Grote)	Hesperiidae	тот же
	<i>Thanaos zarucco</i> (Lucas)	Hesperiidae	тот же
	<i>Strymon melinus</i> (Hübner)	Lycanidae	тот же
<i>S. pulchella</i> (Cresson)	<i>Characoma nilotica</i> (Rogenhofer)	Nolidae	тот же
	<i>Leptotes marina</i> (Reakirt)	Lycanidae	тот же
	<i>Achyra similalis</i> (Guenée)	Pyralidae	тот же
<i>Xerostictia longilabris</i> Gillaspy	<i>Brachynemurus longipalpis</i> Hagen	Myrmeleontidae	Alcock, 1975
	<i>Ormenis saucia</i> Van Duzee	Flatidae	
	Подтриба <i>Bembicina</i>		
<i>Bembix megerlei</i> Dahlbom	<i>Estheria picta</i> (Meigen)	Tachinidae	Мальшев, 1959
<i>Bembix orientalis</i> Handlirsch	<i>Chrysosomya megacephala</i> (Fabricius)	Calliphoridae	Krombein, van der Vecht, 1987
	<i>Plagiostenoptera</i> sp.	Platystomatidae	тот же
	<i>Stomoxys calcitrans</i> (Linnaeus)	Muscidae	тот же
	<i>Bembix rostrata</i> (Linnaeus)		
	<i>Eristalis tenax</i> Meigen	Syrphidae	Müller, 1941
	<i>Haematobosca stimulans</i> (Meigen)	Muscidae	тот же
	<i>Mesembrina meridiana</i> (Linnaeus)	Muscidae	тот же
	<i>Musca autumnalis</i> De Geer	Muscidae	тот же
	<i>Volucella bombylans</i> (Linnaeus)	Syrphidae	тот же
	<i>Tabanus</i> sp.	Tabanidae	тот же
	<i>Homaemus aeneifrons</i> Say	Scutellaridae	Evans, 1966
<i>Bicyrtes fodiens</i> (Handlirsch)	<i>Mormidea lugens</i> (Fabricius)	Pentatomidae	тот же
	<i>Solubea pugnax</i> Fabricius	Pentatomidae	тот же
<i>B. quadrifasciatus</i> (Say)	<i>Archimerus alternatus</i> (Say)	Coreidae	Krombein, 1958
	<i>Brochymena carolinensis</i> (Westwood)	Pentatomidae	тот же
	<i>Leptoglossus</i> sp.	Coreidae	тот же
	<i>Stethaulax marmoratus</i> (Say)	Pentatomidae	тот же
	<i>Thyanta custator</i> (Fabricius)	Pentatomidae	тот же
	<i>Microbembex ciliata</i> (Fabricius)	не определен	пауки
(использует мертвых насекомых)	не определен	стрекозы	тот же
	не определен	клопы	тот же
	не определен	жуки	тот же

Окончание таблицы 1

Оса	Добыча		Источник
	Вид	Семейство	
<i>Microbembex ciliata</i> (Fabricius)	не определен	муравьи	Janvier, 1928
<i>M. monodonta</i> (Say) (использует мертвых насекомых)	не определен	осы	тот же
	не определен	мухи	тот же
	не определен	поденки	Parker, 1917
	не определен	комары	тот же
<i>Stictia carolina</i> (Fabricius)	не определен	мухи	тот же
	<i>Amobia erythrura</i> (Wulp)	Sarcophagidae	Krombein, 1958
	<i>Callitroga macellaria</i> (Fabricius)	Calliphoridae	тот же
	<i>Sarcophaga ochracea</i> Aldrich	Sarcophagidae	тот же
	<i>S. sarracenioides</i> Aldrich	Sarcophagidae	тот же
<i>S. vivida</i> (Handlirsch)	<i>S. bullata</i> Parker	Sarcophagidae	тот же
	<i>Tabanus</i> sp.	Tabanidae	тот же
	<i>T. lineola</i> Fabricius	Tabanidae	MacCreary, 1940
	<i>T. nigrovittatus</i> Macquart	Tabanidae	тот же
	<i>Cochliomyia macellaria</i> (Fabricius)	Calliphoridae	Evans, 1966
	<i>Leucotabanus itzarum</i> Bequaert	Tabanidae	тот же
	<i>Sarcophaga effrenata</i> Walker	Sarcophagidae	тот же
	<i>Tabanus schwardti</i> Philip	Tabanidae	тот же
<i>T. texanus</i> Hine	Tabanidae	тот же	
<i>T. vittiger</i> Thomson	Tabanidae	тот же	

Своих жертв бембицины переносят по воздуху, удерживая их средними или, если добыча крупная, средними и задними ногами, ориентируя жертву головой вперед и, обычно, брюшной стороной кверху. По возвращении к гнезду самка вносит в него добычу, причем различные виды бембицин делают это различными способами. Представители примитивных родов обычно входят в норку без добычи, там разворачиваются и затаскивают добычу внутрь гнезда, двигаясь брюшком вперед. Остальные бембицины сразу входят в гнездо с добычей, не оставляя ее у входа.

В каждой ячейке оса определенного вида обычно запасает приблизительно одинаковое (но различное у разных видов) количество жертв, которое обратно пропорционально отношению массы жертвы к массе осы. У бембицин число жертв в одной ячейке варьирует от 1 до 60, в зависимости от вида осы и размеров добычи (Iwata, 1976). Для будущих самцов обычно заготавливается несколько меньше пищи, чем для самок. Самка откладывает яйцо, как правило, на последнюю принесенную жертву, то есть в полностью провиантированную ячейку. Такой способ провиантирования называется массовым, и он характерен для всех генерализованных и некоторых продвинутых родов бембицин.

Самки *Bembicinus* и большинства продвинутых родов из подтрибы *Stictiellina* и *Bembicina* провиантируют гнезда так называемым прогрессивным способом: приносят жертв в ячейку постепенно, по мере поедания их личинкой, причем у некоторых видов откладка яйца производится не на добычу, а в еще пустую ячейку до начала ее провиантирования (Фабр, 1914; Iwata, 1976; Evans, O'Neill, 2007).

Полностью провиантированную ячейку с отложенным в нее яйцом самка закрывает, засыпая ведущий к ней отнорок землей, и приступает к приготовлению следующей ячейки. Закончив провиантирование всех ячеек, оса тщательно засыпает вход в гнездо, некоторые виды бембицин при этом маскируют вход различными камешками, веточками, травинками, собранными неподалеку. Весь цикл работ по строительству и провиантированию гнезда занимает у разных видов бембицин от нескольких часов до нескольких суток.

Клептопаразитические бембицины

Бембицины из трибы *Nyssonini* (все роды, биология которых изучена) и рода *Stizoides* из подтрибы *Stizina* трибы *Bembicini* являются первичными клептопаразитами (по: Gauld, Bolton, 1988), то есть самки этих видов не строят и не провиантируют своих гнезд, а откладывают яйца в гнезда других роющих ос (табл. 2). Происходит это следующим образом. Оса-клептопаразит отыскивает гнездо, которое провиантируется осой-хозяином, и во время ее отсутствия откладывает свое яйцо на один из экземпляров добычи, запасенной в ячейке. Если вход в гнездо засыпан (некоторые виды роющих ос временно закрывают его на время охоты), то клептопаразит раскапывает его. У осы-клептопаразита инкубационный период короче, чем у осы-хозяина. Поэтому личинка клептопаразита отрождается раньше и сразу устремляется на поиски яйца осы-хозяина. Найденное яйцо она съедает и лишь после этого начинает питаться запасенной в ячейке пищей (Bohart, Menke, 1976; Iwata, 1976).

Паразиты и хищники

Помимо указанных выше клептопаразитических *Nyssonini* и *Stizina*, гнездовыми паразитами бембицин являются перепончатокрылые сем. *Chrysididae*, *Mutillidae*, *Ichneumonidae*, *Eulophidae*, *Pteromalidae*, *Torymidae*, а также двукрылые сем. *Sarcophagidae*, *Bombyliidae* и *Anthomyidae*. На имаго паразитируют веерокрылые сем. *Stylopidae*. Специализированных хищников бембицин нет, но на них могут охотиться различные хищные насекомые (ктыри, жуужелицы, муравьи и другие), пауки, птицы, ящерицы и т.п. (Bohart, Menke, 1976; Evans, O'Neill, 2007).

Поведение самцов

Самцы многих видов бембицин, образующих гнездовые скопления, практически постоянно присутствуют в местах гнездования. В пределах гнездовой колонии они обычно занимают определенную территорию, которую охраняют от вторжения других самцов своего вида и иных насекомых, сходных с ними по размеру. Обычно самцы перелетают с места на место в поисках самки. Встретив самку, самец, как правило, делает попытку спариться с ней.

Таблица 2

Хозяева клептопаразитических видов роющих ос подсемейства Vembicinae

Оса	Хозяин		Источник
	Вид	Семейство	
Триба Nyssonini			
<i>Acanthostethus hentyi</i> (Rayment)	<i>Sericophorus chalybeus</i> F. Smith	Crabronidae	Rayment, 1953
<i>A. portlandensis</i> (Rayment)	<i>S. chalybeus</i> F. Smith <i>S. viridis</i> (de Saussure)	Crabronidae Crabronidae	тот же Matthews, Evans, 1971
<i>Brachystegus scalaris</i> (Illiger)	<i>Tachytes panzeri</i> (Dufour)	Crabronidae	Deleurance, 1945
<i>Epinysson bellus</i> (Cresson)	<i>Hoplisus tricolor</i> (Cresson)	Crabronidae	Evans et al., 1954
<i>E. tramosericus</i> (Viereck)	<i>H. nebulosus</i> (Packard)	Crabronidae	Evans, 1966
<i>E. tuberculatus</i> (Handlirsch)	<i>H. costalis</i> (Cresson)	Crabronidae	Reinhard, 1925
<i>Metanysson arivaipa</i> Pate	<i>Cerceris intricata</i> F. Smith	Crabronidae	Evans, 1966
<i>M. coahuila</i> Pate	<i>C. conifrons</i> Mickel	Crabronidae	тот же
<i>Nysson daeckeri</i> Viereck	<i>Gorytes caniculatus</i> Packard <i>Hoplisoides nebulosus</i> (Packard)	Crabronidae Crabronidae	тот же тот же
<i>N. dimidiatus</i> Jurine	<i>Harpactus elegans</i> (Lepeletier de Saint Fargeau) <i>H. tumidus</i> (Panzer)	Crabronidae Crabronidae	тот же тот же
	<i>Hoplisoides latifrons</i> (Spinola)	Crabronidae	тот же
<i>N. fidelis</i> Cresson	<i>Gorytes caniculatus</i> Packard	Crabronidae	тот же
<i>N. interruptus</i> F.	<i>Argogorytes fargeii</i> (Shuckard)	Crabronidae	тот же
	<i>Gorytes quadrifasciatus</i> (Fabricius)	Crabronidae	Hamm, Richards, 1930
<i>N. lateralis</i> Packard	<i>G. caniculatus</i> Packard	Crabronidae	Evans, 1966
<i>N. maculosus</i> (Gmelin)	<i>Harpactus laevis</i> (Latreille) <i>H. tumidus</i> (Panzer)	Crabronidae Crabronidae	тот же тот же
	<i>Gorytes laticinctus</i> (Lepeletier de Saint Fargeau)	Crabronidae	тот же
	<i>Lestiphorus bicinctus</i> (Rossi)	Crabronidae	тот же
	<i>Oryttus concinnus</i> (Rossi)	Crabronidae	тот же
<i>N. spinosus</i> (J. Forster)	<i>Argogorytes fargeii</i> (Shuckard)	Crabronidae	тот же
	<i>A. mystaceus</i> (Linnaeus)	Crabronidae	Evans, 1966
	<i>Gorytes quadrifasciatus</i> (Fabricius)	Crabronidae	тот же
<i>N. tridens</i> Gerstaecker	<i>Harpactus laevis</i> (Latreille)	Crabronidae	Oehlke, 1970
	<i>H. lunatus</i> (Dahlbom)	Crabronidae	тот же
<i>N. trimaculatus</i> (Rossi)	<i>Gorytes quadrifasciatus</i> (Fabricius)	Crabronidae	Hamm, Richards, 1930
<i>N. trimaculatus</i> (Rossi)	<i>Oryttus concinnus</i> (Rossi)	Crabronidae	Deleurance, 1946
<i>Zanysson plesius</i> (Rohwer)	<i>Tachytes distinctus</i> F. Smith	Crabronidae	Evans, 1966
<i>Z. texanus</i> (Cresson)	<i>T. exornatus</i> W. Fox	Crabronidae	Cockerell, 1903
Триба Vembicini			

Окончание таблицы 2

Оса	Хозяин		Источник
	Вид	Семейство	
Подтриба Stizina			
<i>Stizoides assimilis</i> (Fabricius)	<i>Stizus bizonatus</i> Spinola	Crabronidae	Мянцева, 1976
<i>S. crassicornis</i> (Fabricius)	<i>Prionyx crudelis</i> (F. Smith)	Sphecidae	тот же
	<i>Stizus bizonatus</i> Spinola	Crabronidae	тот же
<i>S. cyanipennis</i> (de Saussure)	<i>S. bizonatus</i> Spinola	Crabronidae	тот же
<i>S. renicinctus</i> Say	<i>Palmodes laeiventris</i> (Cresson)	Sphecidae	La Rivers, 1945
	<i>Prionyx atratus</i> (Lepelletier de Saint Fargeau)	Sphecidae	Williams, 1914
	<i>P. thomae</i> (Fabricius)	Sphecidae	Rau, Rau, 1918
<i>S. tridentatus</i> (Fabricius)	<i>Sphex flavipennis</i> Fabricius	Sphecidae	Аренс, Аренс, 1953

Поскольку самцы обычно атакуют всех сходных с ними по размеру насекомых, а многие гнездовые паразиты сфецид имеют именно такие размеры, то при наличии охраняющих гнездовые колонии самцов доля зараженных ячеек значительно снижается (Peckham, 1977). Охрана гнезд самцами, очевидно, эволюционировала как стратегия спаривания и лишь вторично приобрела защитную функцию (Brockmann, Grafen, 1989).

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

Если проследить изменения особенностей биологии бембицин от генерализованных к продвинутым родам, можно обнаружить несколько отчетливых эволюционных тенденций.

Во-первых, расширение спектра кормовых растений за счет использования цветков с глубоким венчиком.

Во-вторых, переход от ловли малоподвижной добычи, такой как цикадки, к охоте на быстро летающих насекомых, таких как мухи и бабочки.

В-третьих, смена массового способа провиантирования гнезда, когда яйцо откладывается в полностью провиантированную ячейку, на прогрессивный, когда добыча приносится в ячейку приносятся постепенно, по мере поедания ее личинкой.

Благодарности

Автор искренне признателен А.С. Лелею (БПИ ДВО РАН) за ценные замечания. Работа выполнена при поддержке грантов Президиума ДВО РАН № 12-I-ПЗ0-03, 12-I-ОБН-02 и 12-III-A-06-074.

ЛИТЕРАТУРА

- Аренс Л.Е., Аренс Е.Л. Поведение осы *Stizoides tridentatus* F. (Hymenoptera, Sphecidae) // Энтомологическое обозрение. 1953. Т. 33, вып. 1. С. 190–193.
- Гуссаковский В.В. Новые и малоизвестные виды Psammocharidae и Sphecidae (Hymenoptera) Западного Таджикистана // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Т. 10. С. 199–288.
- Казенас В.Л. Фауна и биология роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Казахстана и Средней Азии. Алматы: КазгосИНТИ, 2001. 334 с.
- Мальшев С.И. Наставление к изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 81 с.
- Мальшев С.И. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Советская наука, 1959. 297 с.
- Мянцева С.Н. Роющие осы (Hymenoptera, Sphecidae) низовой Мургаба // Г.С. Медведев (ред.): Насекомые низовой Мургаба (восточная Туркмения). Фауна, экология, хозяйственное значение. Ашхабад: Илым, 1965. С. 74–99.
- Мянцева С.Н. Заметки по биологии малоизвестных сфецид Туркмении (Hymenoptera, Sphecidae) // А. О. Ташлиев (ред.): Экология и хозяйственное значение насекомых Туркмении. Ашхабад: Илым, 1976. С. 72–82.
- Немков П. Г. Особенности биологии роющих ос (Hymenoptera, Sphecidae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. VIII. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 49–64.
- Немков П. Г. Особенности морфологии роющих ос подсемейства Bembicinae (Hymenoptera, Crabronidae) // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. XXII. Владивосток: Дальнаука, 2011. С. 190–198.
- Фабр Ж.-А. Инстинкт и нравы насекомых. СПб: Маркс, 1914. 590 с.
- Alcock J. The behavior of some bembecine wasps of southern Arizona (Hymenoptera: Sphecidae, *Microbembex*, *Glenostictia*, *Xerostictia*) // The Southwestern Naturalist. 1975. Vol. 20. P. 337–341.
- Bernard F. Observations sur les proies de quelques Hyménoptères // Bulletin de la Société Entomologique de France. 1934. Vol. 39. P. 247–250.
- Blösch M. Beitrag zur Biologie von *Bembecinus peregrinus* Smith, 1856, und *Olgia helena* Beaumont, 1953, zwei wenig bekannte Grabwespen des östlichen Mittelmeerraumes // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. 2002. Bd 51. S. 81–83.
- Bohart R.M. A review of Gorytini in the Neotropical Region (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicinae) // Contributions on Entomology, International. 2000. Vol. 4. P. 111–259.
- Bohart R.M., Menke A.S. Sphecid Wasps of the World. A generic revision. Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press, 1976. ix + 695 p.
- Bradbury K., Creswell W. Observations of pseudocopulation between *Argogorytes mystaceus* (L.) (Hym., Sphecidae) and *Ophrys insectifera* (L.) (Orchidaceae) in Derbyshire // The Entomologist's Monthly Magazine. 1979. Vol. 114. P. 127–129.
- Brockmann H.J., Grafen A. Mate conflict and male behaviour in a solitary wasp, *Trypoxylon (Trypargilum) politum* (Hymenoptera, Sphecidae) // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. P. 232–235.
- Cazier M.A., Mortenson M.A. Studies on the bionomics of Sphecoid Wasps. III. *Hapalomellinus albitomentosus* (Bradley) // The Wasmann Journal of Biology. 1965. Vol. 22. P. 261–276.

- Cockerell T.D.A.* The habits of *Tachytes* and *Paranysson* // *The Entomologist*. 1903. Vol. 36. P. 100.
- Deleurance E.Ph.* Contributions à l'étude biologique de la Camargue (I). Observations entomologiques // *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille*. 1941. Vol. 1. P. 275–289.
- Deleurance E.Ph.* Sur l'éthologie d'un *Tachytes* chasseur de Mantès *Tachysphex costai* Dest. (Hym. Sphegidae) // *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille*. 1945. Vol. 5. P. 25–29.
- Deleurance E.Ph.* Note biologique sur le *Gorytes (Harpactus) concinnus* Rossi et sur son parasite le *Nysson trimaculatus* Rossi (Hym. Sphegidae) // *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 1946. Vol. 50. P. 122–126.
- Evans H.E.* Studies on the larvae of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae). Part V: Conclusion // *Transactions of the American Entomological Society*. 1959. Vol. 85. P. 137–191, pl. 18–24.
- Evans H.E.* The evolution of prey-carrying mechanisms in wasps // *Evolution*. 1962. Vol. 16. P. 468–483.
- Evans H.E.* The comparative ethology and evolution of the sand wasps. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1966. xvi + 526 p.
- Evans H.E.* Notes on some digger wasps that prey upon leafhoppers // *Annals of the Entomological Society of America*. 1968. Vol. 61. P. 1343–1344.
- Evans H.E.* The larva of *Heliocausus larroides* (Hymenoptera, Sphecidae) // *Psyche*. 1972. Vol. 78. P. 166–168.
- Evans H.E.* Notes on the nesting behavior of *Steniolia elegans* (Hymenoptera: Sphecidae) // *The Great Basin Naturalist*. 1973. Vol. 33. P. 29–30.
- Evans, H.E., Gillaspay J.* Observations on the ethology of digger wasps of the Genus *Steniolia* (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicini) // *The American Midland Naturalist*. 1964. Vol. 72. P. 257–280.
- Evans H.E., Lin C.S., Yoshimoto C.M.* Biological notes on *Psammaecius tricolor* (Cresson) (Hymenoptera: Sphecidae: Gorytini) // *Entomological News*. 1954. Vol. 65. P. 6–11.
- Evans H.E., Matthews R.T.* Nesting behaviour and larval stages of some Australian Nyssoninae sand wasps (Hymenoptera: Sphecidae) // *Australian Journal of Zoology*. 1971. Vol. 19. P. 293–310.
- Evans H.E., O'Neill K.M.* The sand wasps. Natural history and behavior. Cambridge, Massachusetts, London, England: Harvard University Press, 2007. ix + 340 p.
- Ferton Ch.* Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces // *Annales de la Société Entomologique de France*. 1901. Vol. 70. P. 83–148, pl. I-III.
- Ferton Ch.* Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (3e Série) avec la description de quelques espèces // *Annales de la Société Entomologique de France*. 1905. Vol. 74. P. 56–104, pl. III-IV.
- Ferton Ch.* Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (6e Série) // *Annales de la Société Entomologique de France*. 1910. Vol. 79. P. 145–178.
- Ferton Ch.* La Vie des Abeilles et des Guêpes. Oeuvres choisies, groupées et annotées par Etienne Ribaud et François Picard. Paris: Étienne Chiron, 1923. XV + 376 p.
- Friese H.* Die Insekten Mitteleuropas insbesondere Deutschlands. Herausgegeben von Prof. Dr. Christoph Schröder, Berlin. Band I. Hymenopteren. Erster Teil. Die Bienen, Wespen, Grabund Goldwespen. Stuttgart, 1926. VI + 192 p.
- Gauld I., Bolton B.* (eds). The Hymenoptera. London, Oxford: British Museum (Natural History), Oxford University Press, 1988. ix + 332 p.

- Gillaspy J.E., Evans H.E., Lin C.S.* Observations on the behavior of digger wasps of the genus *Stictiella* (Hymenoptera: Sphecidae) with a partition of the genus // *Annals of the Entomological Society of America*. 1962. Vol. 55. P. 559–566.
- Gittins A.R.* Nesting habits and prey record of *Harpactostigma (Arcesilas) laminiferum* (Fox) (Hymenoptera: Sphecidae) // *The Pan-Pacific Entomologist*. 1958. Vol. 34. P. 142.
- Gourlay E.S.* Notes on New Zealand insects and records of introduced species // *The New Zealand Entomologist*. 1964. Vol. 3. P. 45–51.
- Hamm A.H., Richards O.W.* The biology of the British fossorial wasps of the families Mellinidae, Gorytidae, Philanthidae, Oxybelidae, and Trypoxylidae // *The Transactions of the Entomological Society of London*. 1930. Vol. 78. P. 95–131.
- Harris A.C.* Fauna of New Zealand. No. 32. Sphecidae (Insecta: Hymenoptera). Lincoln, Canterbury, New Zealand: Manaki Wenua Press, 1994. 111 p.
- Hook A.* Nesting biology of *Tanyoprymnus moneduloides* and *Ammatomus icarioides* // *Annals of the Entomological Society of America*. 1981. P. 74. P. 409–411.
- Iwata R.* Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. New Delhi: Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., 1976. ix + 539 p.
- Janvier H.* Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili // *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie (Série 10)*. 1928. Vol. 11. P. 67–207.
- Janvier H.* Una colonia de *Argogorytes hispanicus* (Merc. 1906) en Málaga (Hym. Sphecidae) // *Graellsia*. 1974. Vol. 27. P. 67–77.
- Krombein K.V.* Biological notes on some wasps from Kill Devil Hills, North Carolina, and additions to the faunal list (Hymenoptera, Aculeata) // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 1958. Vol. 60. P. 97–110.
- Krombein K.V.* Three new wasps from Florida and taxonomic notes on allied forms (Hymenoptera, Aculeata) // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 1959. Vol. 61. P. 145–153.
- Krombein K.V.* Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XV: a monograph of the Alyssoninae, Nyssoninae, and Gorytinae (Hymenoptera: Sphecoidea: Nyssonidae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. 1985. No 414. P. 1–42.
- Krombein K.V., van der Vecht J.* Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XVII: a revision of Sri Lankan and South Indian *Bembix* Fabricius (Hymenoptera: Sphecoidea: Nyssonidae) // *Smithsonian Contributions to Zoology*. 1987. No 451. P. 1–30.
- Kurczewski F.E., Kurczewski E.J.* Host records for some species of Nyssoninae // *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1971. Vol. 44. P. 334–337.
- Kurczewski F.E., Miller R.C.* Range extensions for species of Sphecidae (Hymenoptera) in the northeastern United States // *The Great Lakes Entomologist*. 1991. Vol. 24. P. 253–254.
- La Rivers I.* The wasp *Chlorion laeviventris* (Cresson) as a natural control of the mormon cricket. // *The American Midland Naturalist*. 1945. Vol. 33. P. 743–763.
- Lomholdt O.* The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomologica Scandinavica*. 1975–1976. Vol. 4. P. 1–452.
- Matthews R.W., Evans H.E.* Biological notes on two species of *Sericophorus* from Australia (Hymenoptera: Sphecidae) // *Psyche*. 1971. Vol. 77. P. 413–429.
- MacCreary D.* Report on the Tabanidae of Delaware // *University of Delaware Agricultural Experimental Station. Bulletin*. 1940. No 225. P. 1–41.
- Müller M.* *Bembix rostrata* und *Parnopes grandior* Pall. (Hym.) // *Mitteilungen der Deutschen Entomologischen Gesellschaft*. 1941. Bd 10. S. 4–7.
- Nemkov P.G., Ohl M.* A cladistic analysis and reclassification of the tribe Bembicini (Hymenoptera: Crabronidae: Bembicinae) // *Zootaxa*. 2011. No 2801. P. 27–47.

- Oehlke J.* Beiträge zur Insekten-Fauna der DDR: Hymenoptera - Sphecidae // Beiträge zur Entomologie. 1970. Bd 20. S. 615–812.
- Olberg G.* Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). Berlin, VEB Deutscher Verlag für Wissenschaften, 1959. xiii + 402 pp.
- Packer L.* The history of *Alysson lunicornis* (Fabricius) (Hym., Sphecidae) in Great Britain // The Entomologist's Monthly Magazine. 1987. Vol. 123. P. 37–40.
- Parker J.B.* A revision of the bembicine wasps of America north of Mexico // Proceedings of the United States National Museum. 1917. Vol. 52. P. 1–155.
- Pagliano G., Alma A.* Ricerche etologiche su Gorytini e Alyssonini (Hymenoptera Sphecidae) parassitoidi di Auchenorrhyncha (Rhynchota Homoptera) // Rivista Piemontese di Storia Naturale. 1997. Vol. 18. P. 173–181.
- Pate V.S.L.* Prey records of gorytine wasps (Hymenoptera: Sphecidae) // Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 1946. Vol. 41. P. 99.
- Peckham D.J.* Reduction of miltogrammine cleptoparasitism by male *Oxybelus subulatus* (Hymenoptera, Sphecidae) // Annals of the Entomological Society of America. 1977. Vol. 70. P. 823–828.
- Pulawski W.J.* Catalog of Sphecidae sensu lato. California Academy of Sciences, Golden Gate Park, San Francisco, California, USA. 2012. Available from: http://research.calacademy.org/ent/catalog_sphecidae/ (accessed 25 February 2012).
- Rayment T.* New bees and wasps - Part XXI. Parasites on sericophorine wasps // The Victorian Naturalist. 1953. Vol. 70. P. 123–127.
- Rau P., Rau N.* Wasps studied afield. Princeton: Princeton University Press, 1918. xv + 372 pp.
- Reinhard E.G.* The wasp *Nysson hoplisivora*, a parasitic relative of *Hoplisis costalis* // Journal of the Washington Academy of Sciences. 1925. Vol. 15. P. 172–176.
- Strandmann R.W.* Observations on the nesting habits of some digger wasps (Sphecidae: Hymenoptera) // Annals of the Entomological Society of America. 1945. Vol. 38. P. 305–313.
- Williams F.X.* Notes on the habits of some solitary wasps that occur in Kansas, with the description of a new species // The Kansas University Science Bulletin. 1914. Vol. 18. P. 223–230, pl. XXXIII.
- Williams F.X.* Studies in tropical wasps - their hosts and associates (with descriptions of new species) // Bulletin of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association. Entomological Series. 1928. Vol. 19. P. 1–179.
- Tsuneki K.* Gleanings on the bionomics of the East-Asiatic non-social wasps (Hymenoptera). IV. Some species of Bembicini, Stizini, Gorytini, Mellinini and Alyssonini // Etizenia. 1969. No 41. P. 1–19.

BIOLOGICAL FEATURES OF THE DIGGER WASPS OF THE
SUBFAMILY BEMBICINAE (HYMENOPTERA, CRABRONIDAE)

P.G. Nemkov

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

The review of biological features of the digger wasps of subfamily Bembicinae based on the study of vast collection materials is given. A comparison of biology of generalized and advanced genera allow to discover the following evolutionary tendencies: firstly, widening of a fodder plants spectrum by using of long-corona flowers, secondly, change from slow-moving to agile prey, and thirdly, switch from mass to progressive nest forage.