

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Бурятский государственный университет

На правах рукописи

БАТЧУЛУУН БУЯНЖАРГАЛ

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ
СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС (HYMENOPTERA, VESPIDAE)
ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ МОНГОЛИИ**

03.02.08 — экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Ц. З. Доржиев

Иркутск — 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1. СКЛАДЧАТОКРЫЛЫЕ ОСЫ СЕМЕЙСТВА VESPIDAE (HYMENOPTERA) И ИСТОРИЯ ИХ ИЗУЧЕНИЯ	
1.1. Краткая характеристика складчатокрылых ос.....	9
1.1.1. Общие сведения о складчатокрылых осах (Vespidae)...	9
1.1.2. Одиночные складчатокрылые осы подсемейств Masarinae и Eumeninae.....	11
1.1.3. Общественные складчатокрылые осы подсемейств Polistinae и Vespinae.....	14
1.2. История изучения складчатокрылых ос в Монголии.....	17
Глава 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	
2.1. Особенности природных условий района исследований.....	21
2.2. Материал и методы.....	28
Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ	
3.1 Краткий анализ таксономического состава складчатокрылых ос Vespidae Монголии.....	36
3.2 Таксономический состав и распространение складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины (аннотированный список).....	37
3.3 Внутрипопуляционные социальные группы и их соотношение в фауне веспид	72
3.4 Ареалогический анализ	72
3.4.1. Долготные группы ареалов.....	74
3.4.2. Широтные группы ареалов.....	76
3.4.3. Комбинаторика широтной и долготной составляющих ареала.....	79
3.5. Зонально-поясное распределение складчатокрылых ос.....	90
Глава 4. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ	
4.1. Видовой состав сообществ складчатокрылых ос основных биотопов.....	96
4.1.1 Лесные биотопы.....	97
4.1.2. Степные биотопы.....	100
4.1.3. Интразональные биотопы.....	103

4.2. Структура сообществ складчатокрылых ос модельного участка (национальный парк «Хугну-Тарна»).....	107
4.2.1. Сообщество ос осоково-кустарниково-ильмового пойменного леса.....	108
4.2.2. Сообщество ос ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи.....	110
4.2.3. Сообщество ос полынно-кустарниковой петрофитной степи.....	111
4.2.4. Сообщество ос закускаренного луга.....	113
4.3. Особенности структуры сообществ складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины.....	114
4.4. Влияние жизненного цикла доминантов на сезонную структуру населения складчатокрылых ос.....	119
Глава 5. ЭКОЛОГИЯ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС В УСЛОВИЯХ ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ	
5.1. Экологическая пластичность складчатокрылых ос в выборе местообитаний.....	126
5.2. Фенология сезонной активности.....	130
5.3. Экология транспалеарктического вида <i>Euodynerus dantici</i> (Rossi, 1790) в условиях Монголии.....	139
5.3.1. Краткие сведения о <i>Euodynerus dantici</i>	139
5.3.2. Общая характеристика жизненного цикла <i>Euodynerus dantici brachytomus</i>	140
5.3.3. Биология размножения и развития <i>Euodynerus dantici brachytomus</i>	142
5.3.4. Поведение в период размножения.....	155
5.3.5. Двигательная и суточная активность самки во время размножения.....	158
5.3.6. Гнездовые паразитоиды <i>Euodynerus dantici</i>	160
ВЫВОДЫ	164
ЛИТЕРАТУРА	166
ПРИЛОЖЕНИЯ	
<i>Приложение 1.</i> Таксономический список складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) Монголии.....	192
<i>Приложение 2.</i> Разнообразие строения гнезд одиночных складчатокрылых ос	196

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Складчатокрылые осы (Vespidae) являются одним из богатых в видовом и разнообразных в экологическом плане семейств отряда перепончатокрылых насекомых. По образу жизни состав семейства неоднороден. В нем представлены настоящие эусоциальные (Vespinae, Polistinae), одиночные (Eumeninae, Masarinae) и эусоциально-одиночные группы (Stenogastrinae), наряду с ними имеется достаточно примитивное древнее подсемейство Euparagiinae. В основном складчатокрылые осы являются активными хищниками, использующими в качестве жертв большой перечень насекомых из разных отрядов для выкармливания потомства. Тем самым они вносят определенный вклад в регуляцию численности некоторых видов насекомых [Spradbery, 1973; Yamane, 1990; Gould & Jeanne, 1984; Lee, 1984; Matsuura & Yamane, 1990]. Частично принимают участие в опылении растений [Hunt *et al.*, 1991; Sühs *et al.*, 2009; Fateryga, 2010; Фатерыга, 2012б; O'Neill, 2001]. В отдельных регионах планеты некоторые представители семейства рассматриваются как вредители садовых культур, а также являются потенциально опасными насекомыми, входят в перечень медицинской дезинсекции [Антропов, Хрусталева, 2002; Spradbery, 1973; Akre, Davis, 1978; Yanagawa *et al.*, 2007; Matsuura & Yamane, 1990; Mortari *et al.*, 2005].

Складчатокрылые осы, несмотря на большое систематическое и экологическое разнообразие, относительно широкое распространение, оказались слабоизученной группой насекомых [Carpenter & Cumming, 1985]. Большинство исследований носит фрагментарный характер. В азиатской части Палеарктики специальных работ, посвященных им, немного [Kostylev, 1940a, b; Костылев, 1935а,б и др., Курзенко, 1974, 1976, 1977а,б,в, 1978, 2004 и др.; Gusenleitner, 1986, 1991, 1997, 1999а, 2006 и др.; Dubatolov, 1998; Dubatolov *et al.*, 2002, Dvorak & Castro, 2007; Castro & Dvorak, 2009, 2010; Yamane, 1990; Archer, 1987 и др.; Kim & Yamane, 2001 и др.; Eck, 1984 и др.; Абашеев, 2007, 2010, 2012, 2013; Абашеев, Буянжаргал, 2013а,б; и др.]. По многим регионам, в

том числе Центральной Азии, имеются скудные сведения. Территория Монголии не является исключением.

Основные исследования насекомых Монголии были начаты в период совместных советско-монгольских экспедиций, которые послужили основной базой в познании веспидофауны. Специальных исследований по этой группе насекомых немного, и они носят фаунистический характер [Giordani Soika, 1970, 1976; Курзенко, 1977б; Gusenleitner, 1991; Eck, 1984; Morawitz, 1889; Костылев, 1935а,б, 1937; Kostylev, 1940а,б]. Эколого-географические исследования складчатокрылых ос на территории Монголии практически не проводились. Данное обстоятельство определило направление настоящей работы.

Целью работы является анализ структуры фауны и сообществ складчатокрылых ос (*Vespidae*), а также выявление особенностей их экологии в Северной Монголии в пределах Орхон-Селенгинской впадины.

Для достижения данной цели были поставлены следующие **задачи**:

- определить таксономический состав складчатокрылых ос Монголии по состоянию изученности на 2015 г.;
- провести систематический и эколого-географический анализ структуры фауны складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины;
- выявить особенности структуры и динамики сообществ веспид в различных условиях обитания;
- определить специфику экологии складчатокрылых ос;
- выявить эколого-биологические особенности палеарктического вида *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) в условиях Монголии.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование систематических, эколого-географических особенностей складчатокрылых ос в одной из крупных и слабоизученных регионов Центральной Азии — Монголии. Обобщены все имеющиеся материалы о веспидах страны, выявлено 100 видов, из них для Монголии автором описано 9 новых видов. Дополнены и расширены

сведения о распространении 40 видов. Разработаны подробные карты распространения складчатокрылых ос в Монголии.

Проведен детальный анализ структуры фауны и сообществ Орхон-Селенгинской впадины. Установлено, что веспидофауна района гетерогенна, сформирована в основном из палеарктических видов, имеющих разные центры и условия развития, при этом доля субэндемиков и эндемиков в ней небольшая. Показано, что специфичность структуры фауны по ландшафтно-экологическим комплексам определяется экотонным характером формирования. Ядро структуры сообществ складчатокрылых ос во многих биотопах составляют одни и те же экологически пластичные виды, из них только два вида выступают в роли доминантов.

Впервые осуществлен ареалогический анализ фауны складчатокрылых ос района, разработаны новые типы ареалов, выявлено 4 субэндемичных для Монголии вида. Обосновано выделение байкальско-монгольского фаунистического рубежа.

Доказано, что подавляющее большинство складчатокрылых ос Северной Монголии отличаются высокой экологической пластичностью в выборе местообитаний, благодаря чему они сумели приспособиться к специфическим условиям региона. Выявлены видовые различия в сезонной активности ос, что способствует разным видам в зависимости от их биологических особенностей лучше приспособиться к условиям среды.

Впервые детально изучены экология и биология развития широко распространенного палеарктического вида *Euodynerus dantici* в центральной части его ареала. Показано, что благодаря высокой экологической пластичности он сумел освоить различные по экологическим условиям географические районы. Высказано предположение, что у широко распространенных одиночных ос исторической родиной, возможно, были районы с неоднородными и неустойчивыми экологическими условиями.

Практическая значимость. Результаты исследования могут быть учтены при составлении кадастра животного мира Монголии, схем фаунистического

и зоогеографического районирования страны. Собранные материалы дополнили зоологический фонд Института общей и экспериментальной биологии АН Монголии.

Материалы диссертации будут востребованы и уже используются при изучении курсов зоологии беспозвоночных, зоогеографии, экологии животных студентами-биологами Бурятского государственного университета, будут внедрены в программу биологических специальностей Монгольского государственного университета и Монгольского государственного университета образования.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Гетерогенность и экотонный характер структуры фауны и сообществ, неравномерное распространение складчатокрылых ос Монголии обусловлены спецификой географического положения, зонально-ландшафтных и экологических условий страны.

2. Большинство видов складчатокрылых ос Монголии обладает высокой экологической пластичностью, свидетельствующей об их адаптации к специфическим и нестабильным условиям среды.

3. Особенности жизненного цикла складчатокрылых ос Монголии определяются относительно сжатыми сроками сезонной активности и весьма изменчивыми условиями обитания.

Апробация работы. Результаты исследования были отражены на VI Международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция», посвященной 150-летию со дня рождения известного ботаника В. И. Липского (Одесса, 2013); II Межвузовской научно-практической конференции студентов и аспирантов «Социально-экологические проблемы Байкальского региона» (Улан-Удэ, 2013); III Всероссийской конференции молодых ученых «Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы» (Улан-Удэ, 2013); международной научно-практической конференции «Монголоведение и глобализация в современном мире: Улымжиевские чтения-VIII» (Улан-Батор, 2014); ежегодных научно-

практических конференциях преподавателей и аспирантов Бурятского государственного университета (Улан-Удэ, 2014, 2015, 2016).

Публикации. По теме исследования опубликовано 9 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК России, 1 статья в журналах из базы Web of Sciences.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы (234 наименования на русском и других языках) и приложений. Общий объем рукописи составляет 199 страницы, содержит 27 таблиц, 56 рисунков.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность научному руководителю д-ру биол. наук, профессору Ц. З. Доржиеву за постоянную поддержку, ценные советы и консультации, канд. биол. наук, доценту Р. Ю. Абашееву за неоценимую помощь в освоении методов исследования, в сборе и камеральной обработке материала, определении ос и за полезные советы и консультации, канд. биол. наук Н. В. Курзенко, д-ру биол. наук, профессору А. С. Лелею (лаборатория энтомологии БПИ ДВО РАН, г. Владивосток); д-ру биол. наук, профессору А. С. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург); канд. биол. наук А. В. Антропову (Зоологический музей МГУ, г. Москва); профессору Сейки Ямане (Seiki Yamane) (Университет Кагошима, Япония) за возможность ознакомления с коллекционными материалами, консультации и предоставленную научную литературу.

Особую благодарность выражаю канд. биол. наук А. Хауланбеку (Центр исследований опустынивания ИГ МАН) за помощь в работе и Д. Батаа за составление карт.

Искренне признательна сотрудникам кафедры зоологии и экологии Бурятского государственного университета, всем коллегам Института общей и экспериментальной биологии Академии наук Монголии.

Г л а в а 1

СКЛАДЧАТОКРЫЛЫЕ ОСЫ СЕМЕЙСТВА *VESPIDAE* (HYMENOPTERA) И ИСТОРИЯ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

1.1. Краткая характеристика складчатокрылых ос

1.1.1. Общие сведения о складчатокрылых осах (*Vespidae*)

Складчатокрылые осы (*Vespidae*) — одно из самых таксономически разнообразных семейств надсемейства *Vespoidea* инфраотряда *Vespomorpha* подотряда *Apoicrita* отряда *Hymenoptera*. В семейство включают шесть подсемейств: *Euparagiinae*, *Masarinae*, *Eumeninae*, *Stenogastrinae*, *Polistinae* и *Vespiinae* [Carpenter, 1981]. Первые два условно объединяются под названием «бумажные осы», *Masarinae* — «цветочные осы», *Eumeninae* — одиночные складчатокрылые осы, *Stenogastrinae* и *Euparagiinae* общепринятых названий не имеют.

Эти насекомые преимущественно средних размеров, реже встречаются сравнительно мелкие (от 2,5 мм) или достаточно крупные (до 45 мм) осы. Глаза почковидные, пронотум сзади глубоко вырезанный, крылья в покое складываются вдоль тела параллельно одно другому (кроме *Stenogastrinae* и *Masarinae*), отсюда и название — складчатокрылые осы [Курзенко, 2012].

Для складчатокрылых ос характерно откладывание яиц в пустую, не заполненную провизией ячейку. Эта биологическая особенность отличает их от прочих своеобразных, у которых провиантирование предшествует яйцекладке.

Подсемейство *Euparagiinae* (9 видов) распространено в юго-западной частиNearктики, подсемейство *Stenogastrinae* (примерно 50 видов) — в Ориентальной и Австралийской (остров Новая Гвинея) областях [Carpenter, 1991; Курзенко, 2012]. Остальные подсемейства распространены повсеместно, в том числе и Монголии. В мировой фауне известно не менее 4 800 видов, 262 рода и 6 подсемейств [Курзенко, 2012]. Подсемейство *Masarinae* (в мире

297 видов, из 14 родов, в Палеарктике — 104 вида, 5 родов) представлено в Монголии 2 видами — *Celonites kozlovi* Kostylev, 1935 и *Quartinia mongolica* (Morawitz, 1889) [Костылев, 1935б; Morawitz, 1889; Carpenter, 2001]. Подсемейство Vespinae зарегистрировано в Палеарктике: 30 видов, 3 рода; в Монголии — 11 видов, 3 рода [Giordani Soika, 1970, 1976; Eck, 1984; Gusenleitner, 1991; Buyanjargal *et al.*, 2013a], а Polistinae — в Палеарктике: 25 видов, 2 рода [Pickett *et al.*, 2006], в Монголии — 8 видов, род *Polistes* [Giordani Soika, 1970, 1976; Gusenleitner, 1991; Buyanjargal *et al.*, 2013a; Neumeyer *et al.*, 2015]; Eumeninae — в Палеарктике: 887 видов, 71 род, в Монголии — 79 видов, 20 родов [Костылев, 1937; Kostylev, 1940a,b; Giordani Soika, 1970, 1976; Курзенко, 1977б; Gusenleitner, 1991; Castro & Dvorak, 2009; Buyanjargal *et al.*, 2013a; Абашеев, Буянжаргал, 2015б].

По образу жизни в семействе представлены разные группы. Наряду с настоящими эусоциальными (Vespinae, Polistinae), одиночными (Eumeninae, Masarinae) и эусоциально-одиночными (Stenogastrinae) группами имеется достаточно примитивное древнее подсемейство Euparagiinae.

Складчатокрылые осы, кроме того, являются замечательными объектами изучения поведения животных. У одиночных ос наблюдаются сложные, но относительно стереотипные модели поведения, которые легко поддаются описанию и анализу, у общественных ос четко прослеживаются различные этапы эволюции социальности, чем в любой другой группе организмов [Evans & West-Eberhard, 1970].

Это семейство служит прекрасной моделью изучения процесса возникновения эусоциальности общественных насекомых путем сравнительного анализа морфологических, поведенческих и молекулярных данных каждого подсемейства, установления филогенетических связей между ними. Такие филогенетические исследования складчатокрылых ос интенсивно проводились в последние 30 лет [Carpenter, 1981, 1991, 2003; Schmitz & Moritz, 1998; Hines *et al.*, 2007; Pickett & Carpenter, 2010; и др.]. Результаты этих исследований показывают, что вопрос возникновения эусоциальности еще до

конца не изучен, некоторые авторы утверждают происхождение от двух разных предков в семействе [Schmitz & Moritz, 1998; Hines *et al.*, 2007], а другие — от общих предков [Carpenter, 1991, 2003; Pickett & Carpenter, 2010].

1.1.2. *Одиночные складчатокрылые осы подсемейств Masarinae и Eumeninae*

Осы подсемейства Masarinae, цветочные осы, ранее выделялись в самостоятельное семейство Masaridae [Carpenter, 1981]. Цветочные осы являются единственной группой одиночных ос. Они, как и пчёлы, заготавливают для своих личинок в качестве провизии смесь пыльцы и нектара цветковых растений, остальные Vespidae выкармливают потомство животной пищей (насекомые и, реже, пауки).

Подсемейство подразделяется на 2 трибы: Gayellini, включающая в себя 10 видов, 2 рода, которые обитают в неотропиках; Masarini, состоящая из более чем 200 видов, 16 родов, которые широко распространены в теплых сухих районах Палеарктики, Афротропики, Неарктики и Неотропики [Carpenter, 2001]. В России цветочные осы встречаются на юге европейской части, в Закавказье и Средней Азии.

Биология и гнездование, поведение цветочных ос изучены О. В. Ричардом [Richards, 1962], С. К. Гессом [Gess, 1996] и другими [Mauss *et al.*, 2006; Garcete-Barrett & Klassen-Duck, 2010] в Африке и Америке. Самки строят одиночные гнезда (с одной, иногда несколькими изолированными ячейками) на земле [Mauss *et al.*, 2006; Garcete-Barrett & Klassen-Duck, 2010] или на ветвях, обычно из цементированных выделений слюнных желез, из глины или смеси глины с песком [West-Eberhard *et al.*, 1995; O'Neill, 2001]. В ячейку гнезда самка откладывает яйцо, заполняет ее смесью пыльцы и нектара и запечатывает [West-Eberhard *et al.*, 1995; Gess, 1996; Gess & Gess, 2010; и др.].

Цветочные осы садятся на различные цветковые растения [O'Neill, 2001]. Взрослые насекомые питаются нектаром многих видов цветов, но они более избирательны, когда дело касается кормления личинок [Gess, 1996].

Личинка цветочной осы развивается в течение нескольких месяцев, затем плетет внутри ячейки плотный кокон (окукливается). Жизненный цикл длится до 2 лет [Gess, 1996].

Осы подсемейства Eumeninae ведут одиночный образ жизни, но зачатки общественного поведения проявляются у некоторых представителей, личинки которых выкармливаются животной пищей постепенно, по мере развития [Yamane, 1990].

Забота о потомстве у подавляющего числа видов (включая все палеарктические формы) сводится лишь к построению самкой гнезда (состоящего из одной или, чаще, нескольких ячеек), откладке яйца и заполнению ячейки провизией для будущей личинки. Питание личинки, окрыление и рождение молодой осы происходит без какого-либо участия родителей.

В качестве провизии виды *Eumeninae* заготавливают преимущественно гусениц чешуекрылых (*Lepidoptera*). Однако некоторые представители родов (*Symmorphus*, *Ancistrocerus*, *Odynerus*, *Gymnomerus* и др.) собирают личинки жуков (сем. *Chrysomelidae*, *Curculionidae*) и ложногусениц пилильщиков (*Pamphiliidae*) [Budreine, 2003; Iwata, 1976; Фатерыга, 2011; Курзенко, 2012].

Количество запасаемой провизии различно у разных видов и зависит от размеров жертвы и пола отложенного яйца [O'Neill, 2001].

По особенностям гнездования всех ос можно разделить на три группы [Iwata, 1976]: роющих норки в почве; занимающих готовые полости; строящих свободные гнезда на поверхности субстрат. К первой группе относятся сравнительно небольшое число видов *Eumeninae* родов *Pterocheilus*, *Pseudepipona*, *Gymnomerus*, *Jucancistrocerus* и *Odynerus* [Spradbery, 1973; Iwata, 1976; Fateryga & Amolin, 2013; Фатерыга, 2012а; Fateryga, 2013]. Норки роются либо на ровных площадках, либо на глиняных или лесовых откосах, в глинобитных стенах и т. п. Этот тип гнездования, по-видимому, следует считать исходным [Курзенко, 1978].

На следующем этапе строительной деятельности происходит переход к гнездованию в готовых полостях [Iwata, 1976]. Так гнездятся многие виды Eumeninae родов *Euodynerus*, *Stenodynerus*, *Symmorphus*, *Ancistrocerus* и т. п. [Iwata, 1976; Buyanjargal, 2013c].

Гнезда устраиваются в половых стеблях растений, трухлявой древесине и ходах насекомых-ксилофагов [Iwata, 1938a,b; Иванов, Фатерыга, 2004; Фатерыга, 2012a; и др.], реже используются старые норки других перепончатокрылых [Spradbery, 1973; Iwata, 1976; Evans & West-Eberhard, 1970; Фатерыга, 2012a; Амолин, 2009; и др.], иногда осваиваются пустые раковины брюхоногих моллюсков [Blüthgen, 1961; Evans & West-Eberhard, 1970]. Нами в Орхон-Селенгинской впадине найдены гнезда *Euodynerus dantici* в полостях глинобитных стен (рис. 1).



Рисунок 1. Гнездо *Euodynerus dantici* в глинобитной стене в условиях Орхон-Селенгинской впадины, 2013 г.

Постройки свободного типа характерны для некоторых видов Eumeninae родов *Synagris*, *Katamenes* и *Eumenes* [Evans & West-Eberhard, 1970; Iwata, 1976; Фатерыга, Иванов, 2009]. Гнезда большинства Eumeninae состоят из более чем

одной ячейки. Вид *Eumenes* строит ячейки из грязи, часто с примесью довольно крупных камешков или раковин мелких улиток. Что касается свободных построек, то, возможно, этот тип гнездовой деятельности возник у более молодых Eumeninae на более позднем этапе эволюции семейства [Курзенко, 1980].

Подробные данные о гнездовании 111 видов Eumeninae приводятся в работе Иваты [Iwata, 1976].

Взрослые осы питаются нектаром и, возможно, сахаристыми выделениями тлей, цикад и других сосущих насекомых [Richter, 2000]. Палеарктические виды Eumeninae наблюдаются на цветковых растениях 31 семейства, но более часто на зонтичных (Apiaceae), сложноцветных (Asteraceae), норичниковых (Scrophulariaceae), бобовых (Fabaceae), розоцветных (Rosaceae) [Курзенко, 1978].

1.1.3. Общественные складчатокрылые осы подсемейств Polistinae и Vespinae

Подсемейства Vespinae и Polistinae — эусоциальные насекомые с четким разделением на касты, живут семьями, состоящими из самки («основательницы») и многочисленных «работниц» (неплодовитых самок). Работницы видов Vespinae значительно мельче основательниц, тогда как у Polistinae отсутствует полиморфизм рабочих, а степень морфологической дифференциации каст слабо коррелирована с размерами семьи [West-Eberhard, 1969; Jeanne, 2003; Русина, 2014].

Но некоторые виды, в составе одного и того же рода (*Vespula*, *Dolichovespula*, *Polistes*), не имеют рабочей касты и, являясь своеобразными гнездовыми паразитами, живут в гнездах близкородственных видов [Cervo, 2006]. В Монголии обитает 2 вида подсемейства Vespinae: *Vespula austriaca* и *Dolichovespula adulterina*. Вид *V. austriaca* известен как гнездовой паразит *V. rufa*, а *D. adulterina* — *D. saxonica* и *D. norwegica* [Тобиас, 1981; Edwards, 1980; Matsuura & Yamane, 1990; Archer, 2006, 2007; Dvorak & Castro, 2007].

Приведем общие черты жизненного цикла общественных видов умеренных широт. Перезимовавшие осемененные самки весной строят гнездо и выращивают первое поколение рабочих особей, которые появляются в начале лета. Превратившись в имаго, они участвуют в дальнейшем строительстве гнезда и выкармливании новых личинок. Развиваясь, семья переходит от выращивания рабочих к воспроизводству половых особей (самцов и будущих основательниц). Самцы появляются в конце лета — начале осени. Распад семьи и спаривание репродуктивных особей происходят в конце лета и осенью. Зимуют только будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают [Edwards, 1980; Evans & West– Eberhard, 1970; Spradbery, 1973; Matsuura & Yamane, 1990; Кипятков, 1991; Русина, 2014; и др.]. Личинки выкармливаются животной пищей (пережеванными частями различных насекомых, как имаго, так и личинок главным образом гусениц чешуекрылых) [Matsuura, 1991; Harris & Oliver, 1993; Richter, 2000; Clapperton, 1999]. Гнезда строят из бумаги, полученной из пережеванной древесины.

При классификации типов гнезд учитываются два критерия: а) наличие защитной оболочки сота; б) способ прикрепления сотов к субстрату. По наличию защитной оболочки гнезда Polistinae состоят из одного (*Polistes*) или нескольких многоячеековых сотов (*Vespinae*), расположенных друг над другом. У рода *Polistes* открытые соты, а у *Vespinae* закрытые или заключены в многослойную бумажную обертку (рис. 2).

По способу прикрепления сотов выделяют гнезда стелоцитарные, фрагмоцитарные и астелоцитарные. Стелоцитарные гнезда характерны главным образом для эусоциальных Polistinae и Vespinae. Первый сот соединен с субстратом, а остальные скреплены между собой стебельками. Могут иметь оболочку [Русина, 2014].

Осы *Vespinae* строят свои гнезда чаще всего в дуплах, а обитающие южнее лесной зоны обычно поселяются в земле [Кипятков, 1991]. Среди тропических веспин распространено открытое гнездование на ветвях деревьев или кустарников, например в Приморском крае. Некоторые виды рода *Vespula* —



Рисунок 2. Открытые (Polistinae) и закрытые соты (Vespinae) гнезд Vespidae в условиях Орхон-Селенгинской впадины, 2013 г. (слева гнездо *Polistes riparius* и *Dolichovespula saxonica*)

лесная, средняя, норвежская осы — тоже устраивают свои гнезда открыто, но все-таки чаще наблюдается подземное гнездование в норах грызунов и иных полостях, а также поселение в дуплах, скворечниках, на чердаках и в стенах домов [Matsuura & Yamane, 1990; West-Eberhard, 1995; Archer, 2008a,b; Антропов, Хрусталева, 2009б]. При строительстве гнезд под землей осы умеют расширять узкие полости, выкапывают и выносят наружу комочки почвы [Кипятков, 1991]. Осы рода *Polistes* строят гнезда на ветвях деревьев, стеблях кустарников и травянистых растений или горизонтальных и вертикальных поверхностях, чаще всего на навесах крыш, чердаков и теплиц [Абашеев, 2012; Антропов, Хрусталева, 2009а; Yamane, 1969; Cervo & Turillazzi, 1985]. В Забайкалье в естественных условиях виды рода *Polistes* строят гнезда преимущественно в открытых ксерофитных местах и зарослях кустарников, расположенных на опушках с наветренной стороны леса или на юго-восточных остепненных склонах и в защищенных от ветра ложбинах, редко — под пологом леса [Абашеев, 2012]. Подобным образом они ведут себя и в Северной Монголии.

Полистины являются прекрасными модельными объектами для изучения становления основных механизмов социальной организации у общественных

насекомых. Нередко полистов называют «ключевым родом» для понимания эволюции эусоциальности. Многие фундаментальные открытия в социобиологии были сделаны на этих осах [Reeve, 1991; Pickett & Wenzel, 2004; Кипятков, 1991; Evens & West-Eberhard, 1970; Evans, 1958].

1.2. История изучения складчатокрылых ос в Монголии

История изучения складчатокрылых ос семейства Vespidae тесно связана с историей изучения фауны насекомых Монголии. В статье «К истории изучения энтомофауны Монгольской Народной Республики» И. М. Кержнер выделил четыре основных периода [Кержнер, 1972]. Первый период (1830–1870 гг.) — это время появления отрывочных сведений о составе и характере фауны. Второй период (1870–1917 гг.) совпадает со временем широких комплексных исследований природы Монголии, в организации которых особую роль сыграло Русское географическое общество. Именно в этот период были получены первые данные о фауне складчатокрылых ос Монголии, проводили свои исследования выдающиеся ученые-первопроходцы, изучающие природу Центральной Азии, — Н. М. Пржевальский (1870–1885 гг.), Г. Н. Потанин (1877–1899 гг.), М. В. Певцов, В. И. Роборовский и П. К. Козлов (1899, 1905, 1909 гг.). На основе собранных ими материалов были описаны многие новые виды насекомых, в том числе и складчатокрылые осы: *Pterocheilus eckloni* (*Onychopterocheilus eckloni*) [Morawitz, 1885].

Следующий период (1917–1958 гг.) — время интенсивных и разносторонних исследований природы Монголии, проводимых советскими энтомологами. Самые значительные материалы собраны экспедицией П. К. Козлова (1924–1926 гг.). В свою очередь, на основе этих материалов, конкретно по сборам П. К. Козлова, в своих работах Ю. А. Костылев описал 6 новых видов и одного нового подвида складчатокрылых ос в Монголии — *Celonites kozlovi*, *Pterocheilus heptneri*, *Pt. sibiricus*, *Pt. kiritshenkoi* (*Onychopterocheilus kiritshenkoi*), *Pt. turovi* (*Onychopterocheilus turovi*), *Odynerus*

mongolicus (*Ancistrocerus mongolicus*), *Parodontodynerus ephippium laudatus* (*Parodontodynerus laudatus*) [Костылев, 1935а, 1937; Kostylev, 1940а,б]. По этой теме также опубликованы А. Бирулем разрозненные данные о *Vespinae* исследователей-энтомологов [Birula, 1924, 1930].

Таким образом, исследования первых трех периодов имели предварительный, рекогносцировочный характер. Как указывает И. М. Кержнер, данный материал является недостаточным для анализа фауны Монголии [Кержнер, 1972].

Ситуация изученности энтомофауны Монголии сильно изменилась в последний период (приблизительно с 1959 г. до настоящего времени). За это время энтомологи Венгрии, ГДР, Польши, России и Чехословакии совместно с монгольскими специалистами осуществили более 20 экспедиций и индивидуальных поездок по Монголии. Венгерский энтомолог З. Касаб в ходе 6 экспедиций (1963–1968 гг.) исследовал все основные природные районы страны и собрал огромный и интересный материал. По сборам З. Касаба, посвященным веспидофауне Монголии, были опубликованы А. Джиордани Сойкой [Giordani– Soika, 1970, 1976] специальные, наиболее полные работы, посвященные изучению складчатокрылых ос, где приведено 43 вида: *Polistes insepultus* (= *P. chinensis antennalis* Perez), *P. nimpha*, *P. biglumis bimaculatus*, *P. gallicus gallicus* (*P. dominulus* (Christ)), *P. omissus kaszabi* (= *P. gallicus* (Linnaeus)), *P. foederatus albellus* (= *P. albellus* Giordani Soika, 1976), *Vespula vulgaris*, *V. rufa intermedia* (= *V. rufa*), *Dolichovespula media media*, *Dolichovespula silvestris silvestris*, *D. saxonica*, *D. n. norwegica*, *Vespula austriaca*, *Pterocheilus sibiricus*, *Pt. phaleratus kaszabi*, *Pt. mandibularis*, *Pt. Uralensis* (*Onychopterocheilus uralensis*), *Stenodynerus punctifrons*, *St. kaszabi* n. sp., *Pseudepipona herrichi mongolica*, *Ps. przewalskyi*, *Ps. kozlovi*, *Ps. kozhevnikovi*, *Euodynerus caspicus*, *Eu. rufinus*, *Eu. notatus pubescens*, *Eu. dantici brachytomus*, *Ancistrocerus tennelus*, *A. scoticus*, *A. raddei*, *A. ichneumonideus kaszabi* spp.n., *A. trifasciatus orientalis*, *A. antilope*, *A. oviventris hibernicus*, *Eustenancistrocerus atrofasciatus* (= *Jucanancistrocerus atrofasciatus* (Morawitz, 1885)),

Stenancistrocerus transcaspicus, *Discoelius dufouri atripes*, *Eumenes mongolicus*, *E. tripunctatus*, *E. septentrionalis*, *E. glacialis* (= *E. septentrionalis* G.S., 1940), *K. sesquicinctus* (= *Katamenes t. tauricus* (de Saussure, 1855)).

Также разрозненные данные о фаунистике отдельных родов *Eumenes* и *Katamenes* приведены в работах Дж. Гузенляйтнера [Gusenleitner, 1972] и А. Джиордани Сойки [Giordani Soika, 1949].

Материалы советско-монгольских исследований легли в основу 11-томного научного сборника «Насекомые Монголии» (1972–1990 гг.). В этот фундаментальный научный труд вошла обзорная работа Н. В. Курзенко по фауне Eumenidae Монголии [Курзенко, 1977б]. Им приводится 60 видов 15 родов семейства *Eumenidae* для Монголии, из которых *Pterocheilus napalkovi* и *Ancistrocerus hangaicus* описаны как новые виды для науки. Из них 20 видов и 4 рода впервые указываются для этой территории: *Pterocheilus dementievi* (*Onychopterocheilus dementievi*), *Pterocheilus pallasii* (*Onychopterocheilus pallasii*), *Pt. quaesitus*, *Leptocheilus* sp., *Stenodynerus nudus*, *St. orenburgensis*, *Allodynerus mandshuricus*, *Euodynerus curictensis*, *Eu. dantici dantici*, *Eu. quadrifasciatus*, *Ancistrocerus nigricornis*, *A. parietum*, *Symmorphus crassicornis*, *S. fuscipes*, *Eumenes coelestimontanus* (= *E. affinissimus*), *Eu. mediterraneus*, *Eu. pedunculatus*, *Ichnogasteroides pectiti tenuis*, *Katamenes radoszkovskii*.

В 1962–1964 гг. были проведены монгольско-немецкие биологические экспедиции в центральных и западных районах страны, в результате в фауну Монголии были добавлены такие виды, как *Pterocheilus aurantius*, *Stenodynerus pullus*, *Antepipona varentzowi*, *A. orbitalis ballioni*, *Eumenes papillarius*, *E. jarkandensis* [Gusenleitner, 1991], *Vespula germanica*, *Dolichovespula adulterina*, *D. asiatica* [Еck, 1984].

Таким образом, как показывает анализ литературы, проведена достаточно большая работа по изучению веспидофауны Монголии. Охвачены многие районы, но практически все полевые работы были экспедиционного характера, мало было долгосрочных стационарных работ. Поэтому тщательные исследования во многих районах не проводились. Все это, естественно,

повлияло на полноту выявления видового состава ос. В будущем, несомненно, будут найдены новые виды и пополнится этот список. Конечно, помимо фаунистических исследований складчатокрылых ос необходимо усиление работы по географическим, экологическим и другим направлениям.

В процессе анализа истории исследования складчатокрылых ос выявилась еще одна проблема, которая касается кадрового потенциала. Оказалось, что специалистов, занимающихся изучением ос, в Евразии очень мало.

Г л а в а 2

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Особенности природных условий района исследований

Расположение и рельеф. Монголия расположена в центральной части Азиатского материка, занимает высокое положение над уровнем моря (средняя абсолютная высота — 1 580 м) и изолирована от океанов. По периферии страны располагаются высокие горные системы, которые преграждают путь влажным воздушным течениям. Крупные горные поднятия в сочетании с обширными впадинами определяют в основных чертах современный рельеф и общий характер распределения растительного покрова страны.

Северная часть Монголии занята Хангай-Хэнтэйским горным районом, который представляет собой окраинные поднятия Южной Сибири. Районы, где проводились исследования, относятся к данной территории. Она расположена между Хангаем и Хэнтэем и называется Орхон-Селенгинской впадиной (рис. 3). Она полностью входит в бассейн озера Байкал и находится в пределах бассейна верхнего и среднего течения р. Селенги. Бассейн Селенги, несущий свои воды через Байкал в Северный Ледовитый океан, охватывает 425 246 км², из которых 282 050 км² приходится на территорию Монголии [Мягмаржав, Даваа, 1999].

Орхон-Селенгинская впадина представляет собой средневысотную горную страну. Общий уклон местности направлен на север, туда, где Селенга покидает пределы Монголии и уходит в Забайкалье. Средние горы располагаются на высоте в 1 400–1 800 м над уровнем моря, а в долине — на высоте в 600–1 100 м. Высота гор, где располагались наши стационарные точки, достигали 1 500–2 000 м над уровнем моря. Они имеют мягкие округлые формы рельефа, их отделяют широкие степные долины.

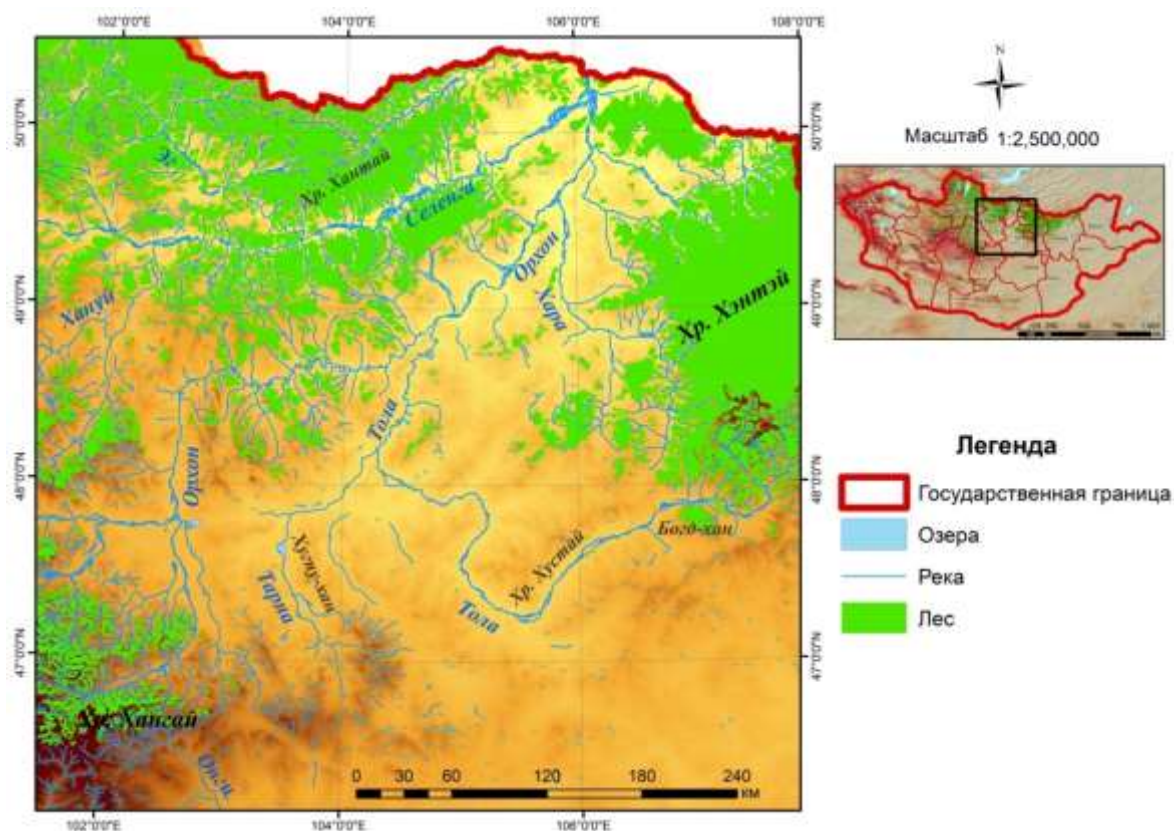


Рисунок 3. Карта Орхон-Селенгинской впадины (Северная Монголия)

Бассейн Селенги в пределах Монголии формируется из двух равнозначных по водосборной площади водных артерий — собственно Селенги и Орхона с их притоками разных порядков [Экосистемы..., 2005]. Река Селенга получает свое название после слияния рек Дэлгэр-Мурэн и Идэр. Долина Селенги в верховьях, от слияния рек Идэр и Дэлгэр-Мурэн до устья ее левого притока реки Эгийн-гол, характеризуется довольно однообразным чередованием суженных до 1 км участков и расширений, шириной до 7-8 км. На отрезке от устья Эгийн-гола до слияния с Орхоном долина Селенги расположена между низкими хребтами и увалами. Крупнейший проток Селенги в пределах Монголии — река Орхон. Она берет начало в Хангае, однако собирает воды не только с Хангая, благодаря своим крупным правым притокам Толе, Хара-гол и Еро-гол охватывает и горную систему Хэнтэя [Мягмаржав, Даваа, 1999; Экосистемы..., 2005].

Ландшафты. Северную Монголию отличает разнообразие ландшафтов. Но многие из них из-за своеобразия рельефа часто смешиваются друг с другом и могут в чистом виде не встречаться.

Лесные ландшафты занимают северные и северо-западные экспозиции горных склонов. Такое расположение лесов связано с направлением влажных ветров, а также, учитывая характер экспозиции, с меньшей степенью испарения здесь влаги.

Горное лесостепье — обычный ландшафт в северной половине Монголии. Зона лесостепья уходит на юг по горам Хангая и Алтая, в Хэнтэе она оканчивается заповедными лесами Уланбаторской Богды-улы. В этой зоне пространственно преобладают все же степи. Они занимают склоны горных хребтов южных, юго-восточных, восточных, часто и юго-западных экспозиций, они характерны для равнин и широких долин [Мурзаев, 1952].

Степи занимают склоны гор и широкие увлажненные долины рек. В некоторых котловинах отмечаются солончаковые степи, в замкнутых понижениях — небольшие участки пустынь. Таким образом, степная зона в Монголии не представляется нечто сплошной.

Пески в пределах Хангайско-Хэнтэйского района занимают ничтожную площадь. Отдельные участки их встречаются во многих широких долинах. Относительно большие массивы песков отмечены по левому берегу Шуругингола, общей площадью 753 км². Ландшафты низких песчаных кос распространены, например, в сомонах Рашант, Гурванбулаг Булганского аймака, в сомоне Бурд Увэр-Хангайского аймака [Баасан, 2003].

Климат. Северная часть Монголии, расположенная между таежными горами Южной Сибири и пустынями Центральной Азии, является их переходной областью. Ее климат в целом характеризуется резкой континентальностью, большими сезонными и суточными колебаниями температур, большим притоком солнечной радиации, связанной с преобладанием ясных дней, сухостью воздуха, малым количеством осадков и резкой сменой сезонов. По классификации Б. П. Алисова [1950], территория

Монголии относится к климатам континентального полярного воздуха, а также муссонного климата умеренных широт. В зимний период регион находится в зоне воздействия сибирского антициклона с самым значительным в мире атмосферным давлением, а в летнее время погода на его территории определяется западным атмосферным переносом, периодически сменяющимися проникающими сюда тихоокеанскими муссонами. Суровая безветренная зима сменяется поздней сухой весной с сильными ветрами и ночными заморозками, удерживающимися до конца первой декады июня. Лето короткое, в первой половине засушливое, во второй — дождливое. Осень прохладная, с резкими колебаниями температуры и ранними заморозками.

Согласно климатическому районированию, Орхон-Селенгинская впадина пересекает зону сухого и прохладного лета, района холодной зимы [Национальный атлас Монголии, 2009]. Среднегодовая температура воздуха, по многолетним данным, составляет от 1,3 до 1,9 °С. Самая холодная пора приходится на январь — 18,9–21,4 °С, а самая теплая пора наблюдается в июле — 19,6–19,9 °С. Среднегодовая температура почвы — 5,2 °С. Абсолютный минимум температуры местности Дашинчилин в январе составляет 45 °С. Годовая сумма осадков составляет 150–350 мм, из которой 89 % приходится на летний период времени. Относительная влажность воздуха в январе — 55–65 %, в июле — 50–60 %, а годовая сумма испарения — 200–250 мм. В Северной Монголии преобладают северо-западные ветры, средняя скорость которых, по многолетним данным, доходит до 2,1 м/с. Пыльные бури наблюдаются в апреле-мае. Число дней с пыльными бурями равно, по многолетним данным, 2,7–3,1 [Национальный атлас Монголии, 2009]. На рассматриваемой территории количество пасмурных дней в году составляет 66, из них 12 — нижней облачности [Бадарч, 1969]. Суммарная годовая солнечная радиация — 1 300 кВт ч/м², продолжительность солнечного сияния за год — 3 000–3 100 часов [Национальный атлас Монголии, 2009].

В результате сравнения средней температуры воздуха и суммарных осадков в период исследования (2012–2015 гг.) и многолетних значений было

выявлено, что средняя температура воздуха в 2012 г. практически равнялась многолетнему значению, чем в 2013 г., где была зафиксирована температура ниже многолетнего значения на 10°C в самом теплом месяце года (июль). Однако суммарные осадки этих периодов (2012–2013 гг.) были выше многолетнего значения. В 2013 г. при проведении исследования сообщества складчатокрылых ос суммарные осадки в мае примерно приближались к многолетнему значению, а в июне — наблюдается спад, в июле и августе — повышение многолетнего значения (рис. 4а).

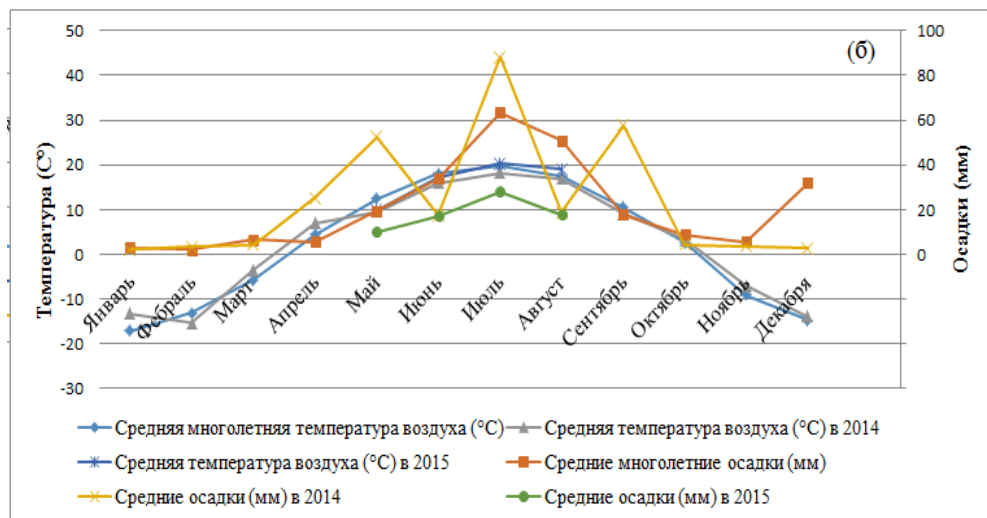
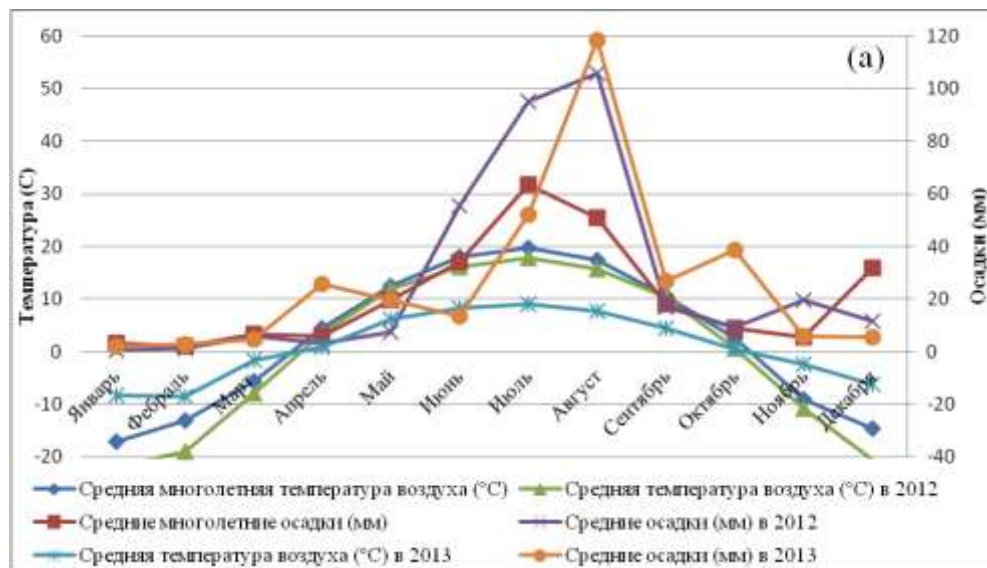


Рисунок 4. Сравнение климатодиаграммы исследуемой территории по среднему многолетнему значению нормы температуры и по периоду исследования (а — в 2012 и 2013; б — в 2014 и 2015)

В 2014–2015 гг., с мая по сентябрь, средняя температура воздуха равнялась величине многолетнего значения, причем температура воздуха была выше, чем летом 2013 г. Суммарные осадки, выпавшие в мае, июле и сентябре 2014 г., увеличились, а в июне и августе уменьшились по сравнению с многолетним значением. Обычно в июле наблюдается высокий уровень осадков, однако лето 2015 г. выдалось сухим и количество осадков, выпавших в июле 2015 г., было ниже на 30 мм, чем в многолетнем значении. В том же году повсеместно, по всей территории Монголии, наблюдалась засуха (рис. 4б).

Почва. В Монголии условия почвообразования неоднородны, что обуславливает существование экологически различных ландшафтов. Широтная зональность наиболее четко выражена в центральной, относительно равнинной части Монголии, где внутри зоны каштановых почв выделяются три подзоны: темнокаштановая, каштановая и светло-каштановая. Содержание гумуса в верхних горизонтах составляет 1–15 %, рН от нейтральной до щелочной, содержание камней не превышает 20 %. Местами встречается многолетняя мерзлота [Национальный атлас Монголии, 2009].

Растительность. Исследуемая территория по ботанико-географическому районированию относится к Хангайско-Хэнтэйскому горному району и Орхон-Селенгинскому лесостепному подрайону и Средне-Халхинскому степному подрайону. Лесостепье присуще северной половине района, главным образом бассейну р. Селенги, где лиственничные леса занимают северные склоны гор, а южные склоны их покрыты степной растительностью. Основными породами лесной растительности являются лиственница (*Larix sibirica*), реже кедр (*Pinus sibirica*), сосна (*P. sylvestris*), очень редко ель (*Picea obovata*) и пихта (*Abies sibirica*). Обычно на севере в бассейнах Иро встречаются береза (*Betula sp.*) и осина (*Populus tremula*). В степях эдификаторами и доминантами выступают злаки и разнотравье: тонконог (*Koeleria gracilis*), мятлик (*Poa botryoides*), вострец (*Leymus chinensis*), овсец (*Avenastrum sp.*), лапчатка (*Potentilla sp.*), серпуха (*Serratula coronata*), полынь (*Artemisia frigida*, *Artemisia sp.*), ковыль-волосатик (*Stipa capillata*) и др.

Характерной особенностью рельефа степной зоны в Монголии является наличие сухих, засоленных котловин, западин, широких мертвых долин. Такие отрицательные формы поверхности, как правило, покрыты густыми зарослями чийя блестящего, между куртинами которого можно видеть негустую заросль востреца или осоки узколистой. Важную роль в низких и влажных местах играют и солянки.

В северной половине степной зоны растительность складывается из тех же растений, которые характерны для степных участков лесостепья. Фон ее состоит из ковыля-волосатика и востреца, иногда образующих ковыльные и ковыльно-вострецовые группировки.

Основу степной растительности составляют ковыль-волосатик (*Stipa capillata*), вострец (*Leymus chinensis*), житняк (*Agropyron cristatum*), тонконог (*Koeleria macrantha*), змеевка (*Cleistogenes squarrosa*), чий (*Stipa splendens*), полыни (*Artemisia frigida* и *Filifolium sibiricum*), термопсис (*Thermopsis lanceolata*). Из кустарников наиболее часто встречается карагана мелколистная и карликовая (*Caragana microphylla*, *C. pygmaea*) [Юнатов, 1950]. Из редких растений — пузырница (*Physochliana albiflora*), смородина таранушка (*Ribes diacanthum*), из аборигенных — астрагал Юнатова (*Astragalus junatovi*). По М. Баясгалану [Баясгалан, 2005], нормализованный относительный индекс растительности для этих мест колеблется в пределах 0,3–0,4. Значение индекса больше 0,19 и определяет сроки вегетации. В берёзовой роще преобладают такие виды растений, как *Elymus sibirica*, *Poa sibirica*, *Carex lanceolata*, *Anemonia crinita*, *Thalictrum minus*, *Fragaria orientalis*, а в горной степи встречаются тонконог (*Koeleria*), житняк гребенчатый (*Agropyron cristatum*), полынь (*Artemisia*), *Artemisia tanacetifolia*, проломник (*Androsace*), астра альпийская (*Aster alpinus*), мытник (*Pedicularis myriophylla*, *P. abrotanifolia*), горечавка (*Gentiana decumbens*).

К горным сухим степям относятся кустарниково-злаковые и злаково-торцовые формации. Они часто используются под пастбища для скота. Преобладание таких видов, как мытник (*Artemisia frigida*, *A. commutata*) и марь

(*Chenopodiaceae*), доказывает деградацию этой территории (25–45 %, в некоторых местах выше 50 % покрова). В песчаных местах преобладают осоково-житняковые формации с караганой Бунге. На низких горах и холмах растут ковыльные и житняково-полыновые, караганниковые степи. Галофиты (*Achnatherum*, *Iris*) преобладают в луговых сообществах, расположенных на берегах озер и в центральной части впадин, кроме них отмечаются осоковые, разнотравные, злаковые ассоциации [Мониторинговое..., 2014]. Также встречаются рощи ильма приземистого — *Ulmus pumila*.

На юге степной зоны более сухо, в связи с чем и флористический состав растительного покрова более беден, чем на севере: растения произрастают здесь на некотором расстоянии друг от друга и не достигают таких размеров, как на севере. Но и тут особое место принадлежит злаковым степям.

В поймах рек во всех зонах кое-где встречаются луговая растительность и ивняки.

2.2. Материал и методы

Сбор материала проводился нами во время экспедиционных поездок в течение пяти полевых сезонов — с 2011 по 2015 г., в основном по Орхон-Селенгинской впадине, расположенной в Северной Монголии. Фаунистические сборы проводили на территории Центрального, Увур-Хангайского, Селенгинского, Архангайского и Булганского аймаков (рис. 5, 7), также экспедиционными исследованиями охвачены территории Хэнтэйского, Восточного (Дорнодского) и Южно-Гобийского аймаков.

За весь период исследования нами отловлено свыше 2 900 экземпляров складчатокрылых ос. Всего отработано 21 650 ловушко/суток.

В работе использованы материалы фондовых коллекций складчатокрылых ос из Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток), Зоологического музея МГУ (Москва), Института биологии Монгольской академии наук (Улан-Батор), личные

коллекционные сборы профессора Сейки Ямане (Кагошимский университет, Япония). Исследовано свыше 1000 коллекционных экземпляров, в том числе экземпляры из типовых серий (24 вида).

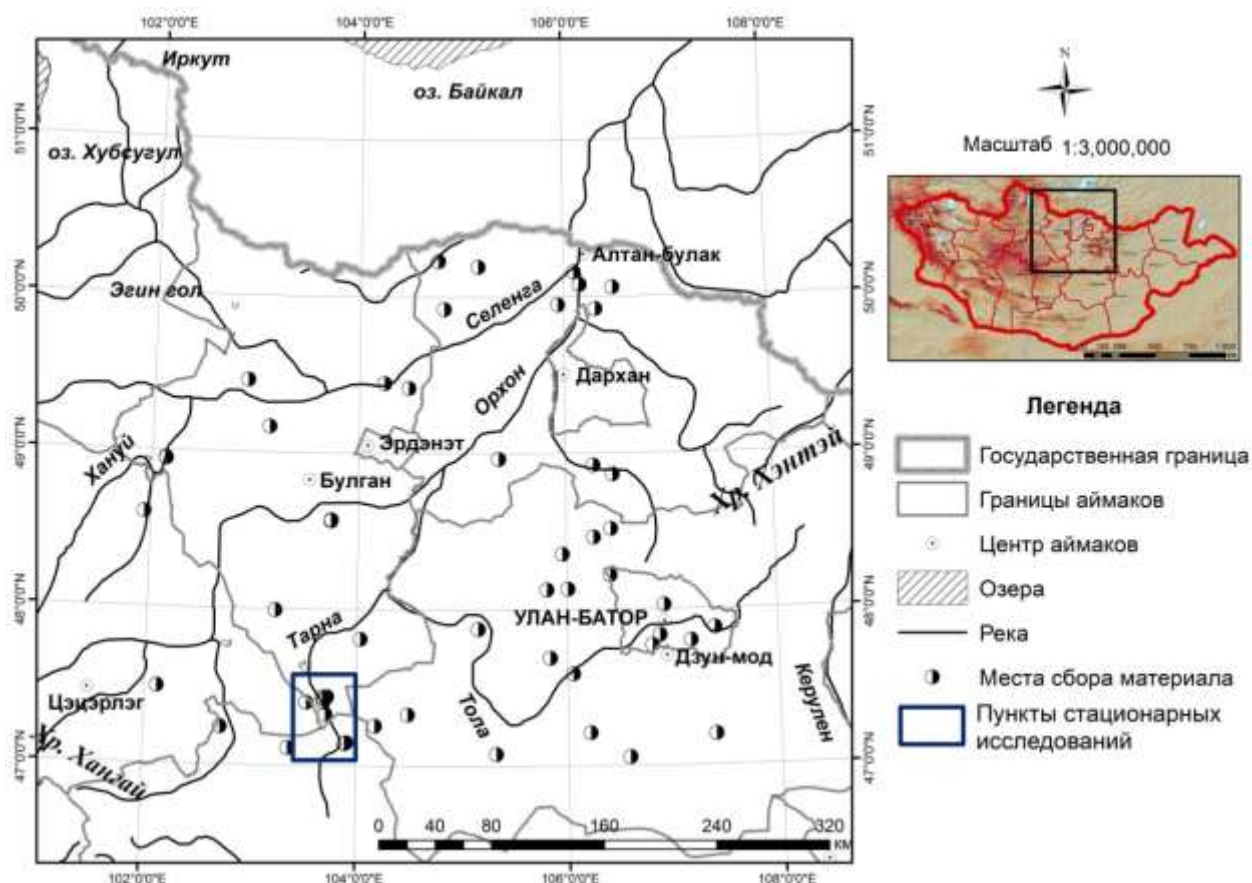


Рисунок 5. Карта района исследований

Сбор материала нами проводился стандартными энтомологическими методами, такими как ручной лов с помощью энтомологического сачка с цветущих растений и на водоеме [Фасулати, 1971]. Были использованы ловушки Малеза палаточного типа [Townes, 1972] и желтые чашечки Мерике [Moericke, 1951] (рис. 6 а, б), которые устанавливали по 40 штук на расстоянии 10 м друг от друга в разных биотопах. Ловушки Малеза в количестве 10 штук использовали для качественных сборов в древесно-кустарниковых сообществах. Ловушки работали в течение вегетационного сезона на протяжении всего периода исследования. Выборка материала из разных типов ловушек в зависимости от биотопа осуществлялась с интервалом от 2 до 10

дней. В качестве фиксатора использовали 70 %-ный этиловый спирт. В последующем все экземпляры монтировались на энтомологические булавки для определения и хранения.



Рисунок 6. Типы ловушек: Малеза (а), Мерике (б), Ульи Фабра (в, г)

Виды изучали с помощью бинокулярного микроскопа Микромед МС-2 ZOOM, определительных ключей и первоописаний следующих авторов — Н. В. Курзенко, [1977б, 1978, 1981, 1984а, 1995]; Gusenleitner, [1972, 1995а,б, 1997, 1999б,с, 2000]; Sk. Yamane [1990]; Sk. Yamane & So.Yamane [1987]; Kim [2005, 2012]; Yoon & Kim, [2014]; Kim & Yamane [2001, 2004, 2009]; Kim & Lee, [2006]; Carpenter [1985]; Archer [1989].

С целью подтверждения правильности определения некоторых видов мы консультировались с ведущими учеными — Н. В. Курзенко, Сейки Ямане (Sk. Yamane). Проведена сверка с типовыми экземплярами фондов ЗИН РАН, БПИ ДВО РАН, Зоомузея МГУ.

В работе придерживались системы Дж. Карпентера [Carpenter, 1985, 1986, 1996] и Н. В. Курзенко [1978].

Стационарные исследования структуры сообществ складчатокрылых ос и биологии развития отдельных видов проведены в сомоне Рашант Булганского аймака. Структура сообществ складчатокрылых ос изучена с последней декады мая до третьей декады сентября в 2013 и 2015 гг. в национальном парке «Хугну-Тарна», расположенной в долине р. Тарнай (левый приток р. Туул), в южной оконечности хр. Хангай, в районе отрогов хр. Хугну-Хан. В целях выявления структуры сообществ собрано 1339 экземпляров складчатокрылых ос 37 видов, относящихся к 14 родам 3 подсемейств.

При анализе влияния погодных условий на динамику численности учитывались усредненные метеоданные температуры воздуха и относительная влажность в данной местности.

Биология развития одиночных складчатокрылых ос изучена на примере широко распространенного в Палеарктике вида *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790). Данный вид является удобным объектом по типу гнездовых предпочтений, является хорошо изученным для сравнительного исследования адаптационных механизмов в условиях Монголии. Для этого нами были применены ловушки «Ульи Фабра» по модификации Кромбейна [Krombein, 1967]. В нашем случае ловушки изготавливали из древесины сосны размером 25 мм x 25 мм x 165 мм, с диаметром отверстия 6,5 — 5,5 мм, глубиной от 90 до 152 мм (рис. 6 в, г). Ловушки пропитывались парафином для защиты от осадков.

В районе проведения стационарных исследований было выявлено несколько колоний *Eu. dantici*, которые преимущественно располагались на отвесных склонах с суглинистой почвой. Одна из крупных колоний отмечалась на стенах разрушенных древних монастырей XVI века, вымощенных из желтой глины. Наибольшее количество гнезд располагалось на высоте до 80 см с солнечной и подветренной стороны (рис.6г). Ловушки размещались в различных местах, где были обнаружены колонии *Eu. dantici*. Количество устанавливаемых ловушек варьировало от трех до восьми штук.

Проанализировано 67 гнезд *Eu. dantici*, проведены измерения (7 гнезд диаметром 6,5 мм и глубиной 90 мм; 4 гнезда диаметром 5 мм, глубиной 152 мм; 56 гнезд диаметром 6,5 мм и глубиной 152 мм). Все измерения гнезд и личинок проводились в лабораторных условиях. Этологические особенности самок были исследованы путем прямого наблюдения с 28 июля по 8 августа 2014 г. с 10:00 до 18:00 ч. Все поведенческие акты, совершаемые маткой, были зафиксированы в полевом дневнике с указанием места и продолжительности действия.

При указании мест сбора ос на карте приведены административные названия (рис. 7).



Рисунок 7. Административная карта Монголии

Для оценки характера распространения каждого вида ос Орхон–Селенгинской впадины на территории Монголии и его ландшафтной приуроченности нами использовано картирование находок, собранных в

каждой из ландшафтных зон. За основу принята карта зон и поясов растительности Монголии [Юнатов, 1950].

Оценка экологической пластичности складчатокрылых ос в выборе местообитаний нами осуществлена по классификации, используемой для птиц [Доржиев, Сандакова, 2003].

При анализе фенологических аспектов лёта складчатокрылых ос в Орхон-Селенгинской впадине нами были использованы собственные и литературные данные [Курзенко, 1977б; Gusenleitner, 1991; Eck, 1984; Giordani Soika, 1970; 1976; Virula, 1924; Kostylev, 1937, 1940 a, b].

Для каждого вида составлялись диаграммы сезонной активности на каждую декаду каждого месяца.

Для расшифровки распределения биотопов Орхон-Селенгинской впадины мы использовали детальную крупномасштабную карту растительности Орхон-Селенгинской впадины [Баясгалан, 2012]. Название биотопов даны по классической методике для доминантных видов растений. На территории Орхон-Селенгинской впадины нами выделено 10 биотопов, в которых отмечены обитания складчатокрылых ос.

Сходство фаун изучаемых биотопов рассчитывалось по индексу Сьеренсена [Chao *et al.*, 2005] (формула 1).

$$L_{\text{клас}} = \frac{2A}{2A+B+C}, \quad \text{Формула 1}$$

где А — число видов, общих для двух сравниваемых биотопов, В — число видов в первом биотопе, С — число видов во втором биотопе

Для анализа структуры сообществ складчатокрылых ос использованы следующие показатели:

– *Видовое богатство (S)* : число выявленных видов в сообществе.

Был использован показатель *относительного видового обилия (в %)* (формула 2).

$$P = \frac{ni}{N}, \quad \text{Формула 2}$$

где n_i — число экземпляров i -го вида, N — общая численность.

– *Шкала доминирования*: определено по Любарскому [Любарский, 1975] (табл. 1).

Таблица 1

Шкала доминирования

Интервал	
$0 < \% > 1$	Третьестепенный вид
$1 < \% > 6$	Второстепенный
$6 < \% > 22$	Субдоминант
$22 < \% > 50$	Доминант
$50 < \% > 100$	Абсолютный доминант

– *Индекс видового разнообразия*: Индекс учитывает видовое богатство и соотношение видовых обилий, оценивает разнообразие части сообщества, попавшей в выборку, принимая во внимание и ту ее часть, которая осталась за пределами выборки [Magurran, 2004]. Для оценки разнообразия сообществ нами использован индекс Шеннона-Уивера (H) (формула 3).

$$- H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i, \quad \text{Формула 3}$$

где p_i — доля особей i -го вида.

При анализе корреляции между численностью доминантных видов и переменной среды (средняя температура воздуха и относительная влажность) нами использован коэффициент корреляции Пирсона (r), который характеризует существование линейной зависимости между двумя величинами и рассчитывается по формуле 4.

$$r = r_{xy} = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n \left(\frac{x_i - \bar{x}}{S_x} \right) \left(\frac{y_i - \bar{y}}{S_y} \right) \quad \text{Формула 4}$$

где \bar{x}, \bar{y} — выборочные средние, S_x, S_y — выборочные дисперсии.

При анализе особенности гнездования биологии *Eu. dantici* нами использован t-критерий, позволяющий оценить, насколько статистически существенно различаются средние арифметические двух выборок (формула 5).

$$t = \frac{x_1 - x_2}{\sqrt{\frac{s_1^2}{n_1} + \frac{s_2^2}{n_2}}} \quad \text{Формула 5}$$

где x_1 — средние значения первой выборки, x_2 — средние значения второй выборки, S_1 — стандартное отклонение первой выборки, S_2 — стандартное отклонение второй выборки, n_1 — объем первой выборки, n_2 — объем второй выборки

При этом уровень статистической значимости равняется 5 %, при $p \leq 0,05$. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Estimates Win 910, StatSoft 5.5.

Г л а в а 3

**СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ФАУНЫ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС
ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ****3.1. Краткий анализ таксономического состава
складчатокрылых ос Vespidae Монголии**

Огромная по площади и удивительно разнообразная по орографии, ландшафтно-зональным и экологическим условиям Монголия, как указывалось ранее, в фаунистическом плане изучена недостаточно. В отношении веспидофауны страны можно сказать, что благодаря исследованиям предшественников [Morawitz, 1885; Kostylev, 1940a,b; Костылев, 1935a,б, 1937; Giordani Soika, 1970, 1976; Курзенко, 1977б; Eck, 1984; Gusenleitner, 1991; Dvorak & Castro, 2007; Castro & Dvorak, 2009, 2010] и работам последних лет [Buyanjargal *et al.*, 2013a; Буянжаргал и др., 2014; Абашеев, Буянжаргал, 2013a,б, 2015] в настоящее время имеем общее представление о ее систематическом составе. Некоторые районы изучены поверхностно или вообще не исследованы. Поэтому мы приводим анализ имеющегося материала о складчатокрылых осах Монголии. Без этих данных нам трудно будет представить картину структуры фауны интересующего нас региона — Орхон-Селенгинской впадины на общем фоне веспидофауны страны.

В настоящее время в Монголии достоверно известно из семейства Vespidae 100 видов, относящихся к 26 родам и 4 подсемействам (приложение 1). Из них 9 видов (*Eumenes transbaicalicus* Kurzenko, 1984, *E. rubrofemoratus* Giordani Soika, 1941), *Stenodynerus clypeopictus* (Kostylev, 1940), *Symmorphus lucens* (Kostylev, 1938), *Ancistrocerus rufopictus* (Kostylev, 1940), *A. parietinus* (Linnaeus, 1761), *Gymnomerus laevipes* (Shuckard, 1837), *Odynerus simillimus* Morawitz, 1867, *O. spinipes* (Linnaeus, 1758) зарегистрированы нами впервые в Монголии как новые формы для региона.

Ядро веспидофауны Монголии, как видно в приложении 1, в значительной степени представлено видами подсемейства Eumeninae (79 видов, 79,0 % фауны) (табл. 2), где преобладающая часть приходится на роды: *Ancistrocerus* (13 видов, 13,0 % фауны) и *Eumenes* (12 видов, 12,0 % фауны). Роды *Pterocheilus* (8 видов, 8,0 %), *Stenodynerus* (6, 6,0 %), *Euodynerus* (6, 6,0 %), *Onychopterocheilus* (6, 6,0 %), *Pseudepipona* (5, 5,0 %), *Symmorphus* (5, 5,0 %), *Odynerus* (4, 4 %), *Katamenes* (2, 2 %) с 42 видами составляют 42,0 % от общего количества видов фауны. Остальные 9 родов *Allodynerus*, *Discoelius*, *Eustenancistrocerus*, *Gymnomerus*, *Ischnogasteroides*, *Jucanancistrocerus*, *Leptocheilus*, *Paraodontodynerus*, *Stenancistrocerus* представлены лишь одним видом и составляют 9,0 % от фауны.

Подсемейство Vespinae представлено 11 видами, принадлежащими к трем родам. При этом род *Dolichovespula* представлен 6 (6,0 %) видами, род *Vespula* — 4 (4,0 %) и род *Vespa* — 1 (1,0 %). Данное подсемейство составляет 11,0 % видового состава веспидофауны.

Подсемейство Polistinae представлено одним родом *Polistes* с 8 видами. Он составляет 8 % от общего количества видов.

Подсемейство Masarinae представлено лишь 2 видами, принадлежащими к двум родам *Celonites* и *Quartinia*. Данное подсемейство составляет 2,0 % видового состава веспидофауны.

3.2. Таксономический состав и распространение складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины (аннотированный список)

На территории Орхон-Селенгинской впадины, где проведены наши исследования, отмечен 61 вид 17 родов, принадлежащих к 3 подсемействам (табл. 2). Однако здесь не обозначены представители 8 родов, включающих 8 видов, известных в других районах Монголии. В целом фауну веспид Орхон-Селенгинской впадины можно считать относительно богатой, что составляет 61,0 % видового состава страны.

При этом наиболее богато родами и видами представлено подсемейство Eumeninae (почти 80 % родов и видов Монголии и Орхон-Селенгинской впадины). Количество видов в остальных группах составляет где-то 20 %, но среди них доля представителей подсемейства Masarinae ничтожна, в Орхон-Селенгинской впадине они вообще отсутствуют.

Таблица 2

Таксономическая структура семейства Vespidae Монголии
и ее северного района — Орхон-Селенгинской впадины

Семейства	Подсемейства	Количество таксонов в целом в Монголии (М) и Орхон-Селенгинской впадине (О-Св), абс./%			
		родов		видов	
		М	О-Св	М	О-Св
Vespidae	Eumeninae	20/76,9	14/82,3	79/79,0	47/77,1
	Vespinae	3/11,5	2/11,8	11/11,0	8/13,1
	Polistinae	1/3,8	1/5,9	8/8,0	6/9,8
	Masarinae	2/7,6	0/0	2/2,0	0/0
Всего	4	26/100	17/100	100/100	61/100

Приводим краткий **аннотированный список складчатокрылых ос** Орхон-Селенгинской впадины. Для каждого вида приведены районы находок и источник сведений [Костылев, 1935а, 1937; Kostylev, 1940а; Giordani Soika, 1970, 1976; Курзенко, 1977б; Eck, 1984; Gusenleitner, 1991; Dvorak, Carstro, 2007; Castro & Dvorak, 2009, 2010; Buyanjargal *et al.*, 2013b; Абашеев и др., 2015; Абашеев, Буянжаргал, 2015; Abasheev *et al.*, 2015]. Затем показан объем материала с указанием точной даты, подробные места сбора и количество отловленных насекомых, разделенных по половой принадлежности. Фамилии и инициалы коллекторов даны в скобках. Отдельно представлен ареал вида. При указании мест сбора ос на карте приведены административные названия (рис. 7, в параграфе «Материал и методы»). При указании географических терминов приведены следующие сокращения: г. — гора, горы; р. — река, оз. — озеро.

Подсемейство *EUMENINAE*

Данное подсемейство в Монголии представлено 20 родами и 79 видами, а в Орхон-Селенгинской впадине — соответственно 14 и 47.

Род *Discoelius* Latreille, 1809

Представители рода распространены в Палеарктической и Ориентальной областях. В мире существует 6 видов (в Палеарктике — 3). В Монголии — 2 вида (рис. 8). Из них *D. dufourii* отмечен в Орхон-Селенгинской впадине.

1. *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841

Giordani Soika, 1970 : 388 — Центральный аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 21.07.2015, 2♀♀ — 20,23.07.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, Иран, европейская часть России, Сибирь и Дальний Восток России, восток и юго-восток Казахстана, северо-восток Китая, Корея, Турция, Крым, Монголия.



Рисунок 8. Распространение видов некоторых родов подсемейства Eumeninae на территории Монголии

Род **Gymnomerus** Vblthgen, 1938

В роде единственный вид *G. laevipes*, распространен в Палеарктике. В Монголии впервые отмечены находки (рис. 8).

2. *Gymnomerus laevipes* (Shuckard, 1837) (*Odynerus laevipes* Shuckard, 1837: 495)

Материал: Центральный аймак, р. Улайстайгол, 1♀ — 2005 (Ч. Гантигмаа); Селенгинский аймак, Шаамар, 2♂♂ — 08.07.1978, 28.07.1978 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак, 8 км сомона Биндэр, р. Ононгол, 1♂1♀ — 03.07.1976 (кол. ИБ МАН).

Распространение: север Африки, Европа, европейская часть России, Иран, Украина, Закавказье, Казахстан, Сибирь и Дальний Восток России, Сахалин, Турция, восток Китая (Хянган), Малая Азия, Монголия.

Род **Odynerus** Latreille, 1802

Род распространен в Голарктике. В Палеарктике — 41 вид, в Монголии — 4 вида (рис. 9). Из них 2 вида зафиксировано на исследуемой территории.

3. *Odynerus alpinus* Schulthess, 1897

Giordani Soika, 1970 : 328 — Центральный аймак; Курзенко, 1977 : 538 — Ара-Хангайский аймак, Центральный аймак, Хэнтэйский аймак; Gusenleitner, 1991 : 633– Убсу аймак.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, Сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 1♀ — 04.09.2012; Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, падь Их хадат, 1♀ — 03.08.2015 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан ул, Увгэн Хид, 2♂♂ — 21–24.06.2013, 1♂ — 03.07.2015 (Б. Буянжаргал); Ара-Хангайский аймак, сомон Чулуут, 3♂♂ — 06.30.2011 (кол. ИБ МАН).

Распространение: центр и запад Европы (Альпы), Кавказ, Средняя Азия, Горный Алтай, Восточная Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Магадан, Монголия.

4. *Odynerus cuneiformis* Kostylev, 1940

Костылев, 1940 : 39 — Центральный аймак; Курзенко, 1977 : 539 — Центральный аймак, Хэнтэйский аймак, Восточный аймак.

Распространение: Забайкалье, Приамурье, Монголия.

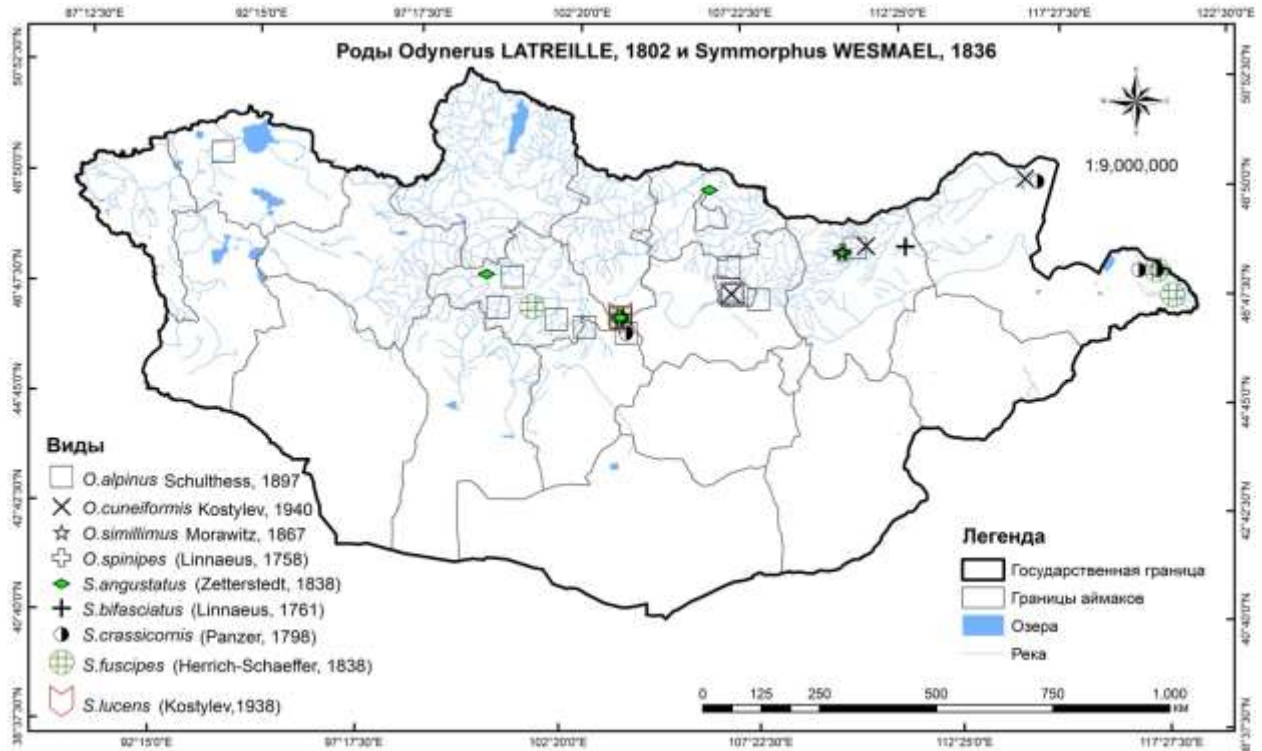


Рисунок 9. Распространение видов родов *Odynerus* и *Symmorphus* в Монголии

Род *Pterocheilus* Klug, 1805

В составе рода около 30 палеарктических видов; 8 видов известно в Монголии (рис. 10). Из них в Орхон-Селенгинской впадине отмечено 2 вида.

5. *Pterocheilus sibiricus* (Morawitz, 1867) (*Odynerus sibiricus* Morawitz, 1867:144)

Костылев, 1937 : 226 — Центральная Монголия; GiordaniSoika, 1976 : 273 — Южно-Гобийский аймак; Курзенко, 1977 : 544 — Ара-Хангайский аймак, Центральный аймак, Восточный аймак, Баян-Хонгорский аймак, Увэр-Хангайский аймак, Южно-Гобийский аймак; Gusenleitner, 1991 : 634 — Убсу аймак.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол ул, 1♀ — 04.09.2012 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан,

1 ♀ — 30.06.2015 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Дашинчилэн, г. Наху, 2 ♀♀ — 06, 20.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Забайкалье, восток Казахстана, Монголия, север Китая (Алашань).

6. *Pterocheilus* sp.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол ул, 1 ♀, 1 ♂ — 21.08.2015 (Б. Буянжаргал).

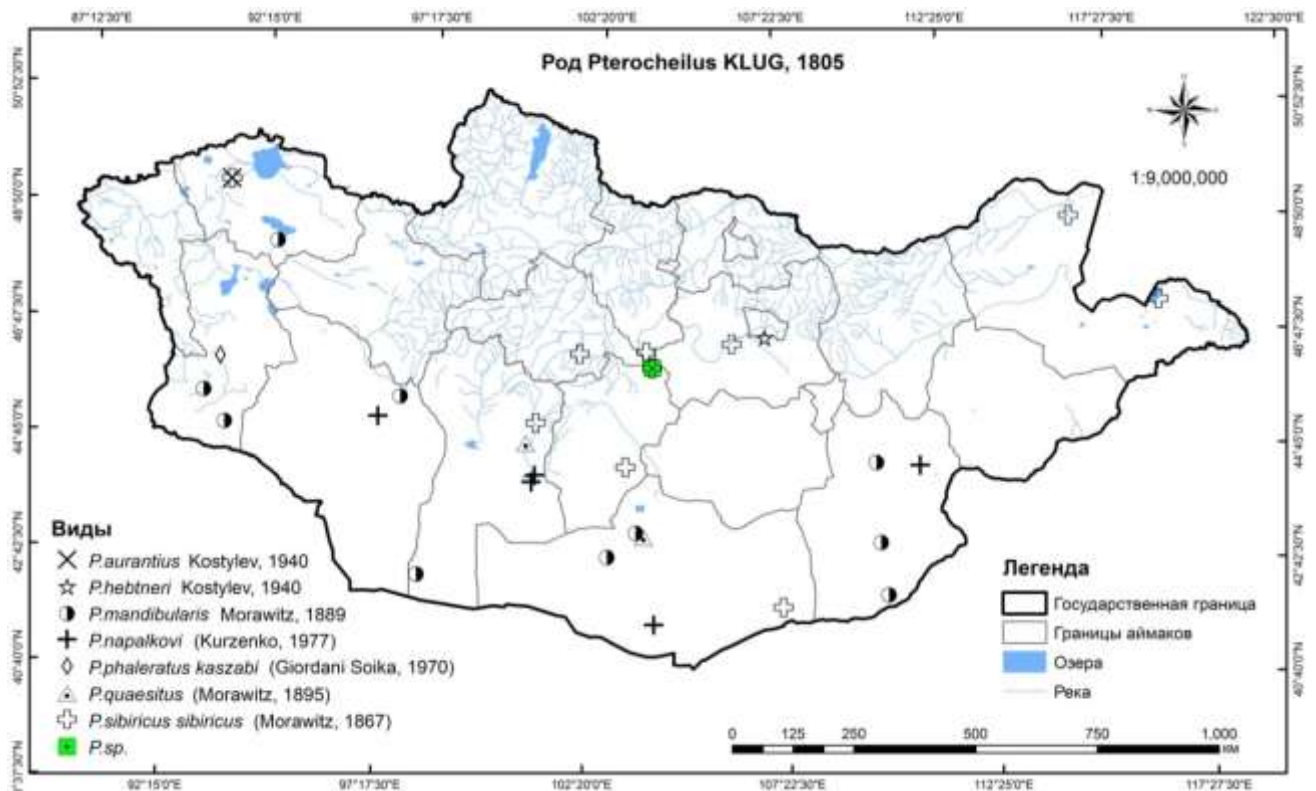


Рисунок 10. Распространение видов рода *Pterocheilus* на территории Монголии

Род *Onychopterocheilus* Wlthgen, 1955

Род распространен в Палеарктике, включает более 65 видов ос. В Монголии отмечено 6 видов (рис. 11). Из них 3 вида встречается в Орхон-Селенгинской впадине.

7. *Onychopterocheilus eckloni* (Morawitz, 1885) (*Pterochilus eckloni* Morawitz, 1885 : 139).

Костылев, 1940 : 152 — Монголия; Курзенко, 1977 : 540 — Ара-Хангайский аймак, Сухэ-Баторский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан ул, Увгэн Хид, 9♀ — 02–08.07.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Закавказье, Таджикистан, юго-восток Сибири, Забайкалье, Монголия, север Китая.

8. *Onychopterocheilus kiritshenkoi* (Kostylev, 1940)

Костылев, 1940 : 147 — Гоби Монголии; Курзенко, 1977 : 541 — Увэр-Хангайский аймак, Баян-Хонгорский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан ул. 1♀, 2♂♂ — 30.05.2014 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Гоби Монголии.

9. *Onychopterocheilus turovi* (Kostylev, 1937)

Костылев, 1937 : 224, 1940 : 148 — Монголия; Курзенко, 1977 : 545 — Южно-Гобийский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀ — 26.06.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: север Китая (Алашань), Монголия.

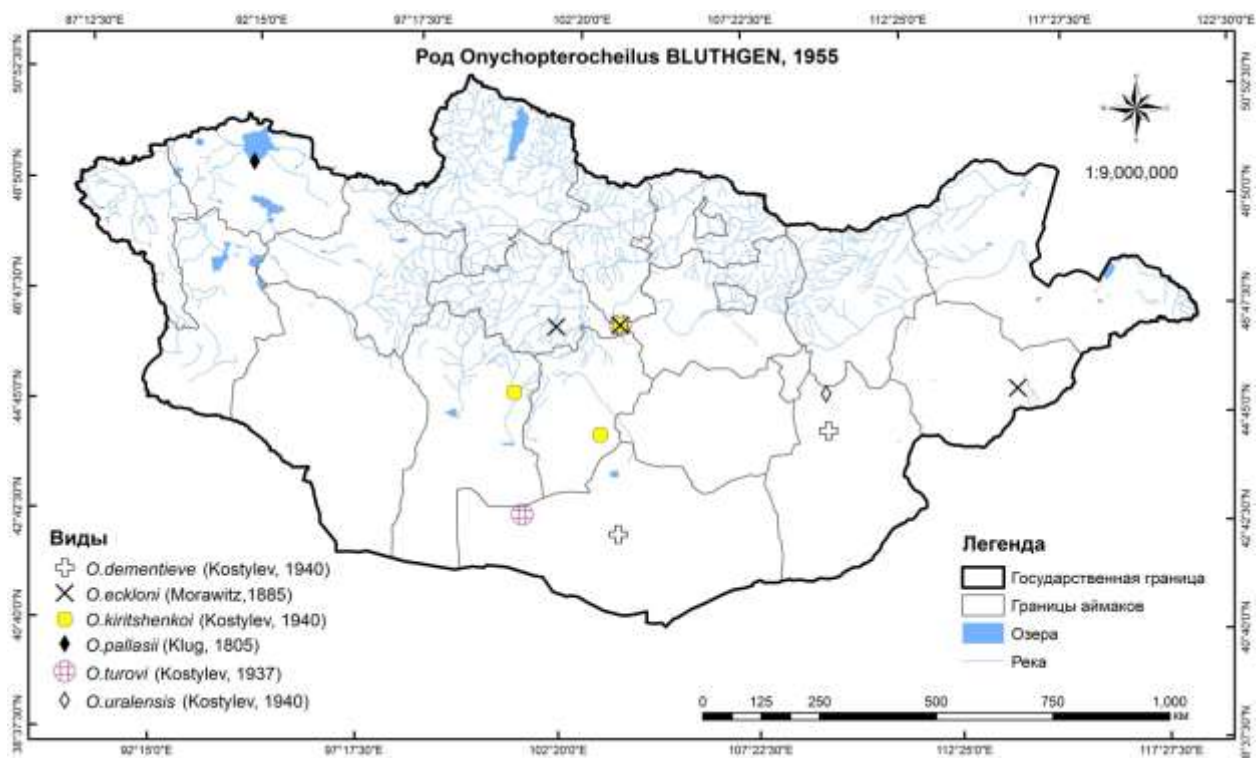


Рисунок 11. Распространение видов рода *Onychopterocheilus* на территории Монголии

Род *Stenodynerus* Saussure, 1863

Род распространен в Голарктике и Ориентальной области. В Палеарктике отмечены 44 вида, в Монголии — 6 видов (рис. 12), из них в Орхон-Селенинской впадине 4 вида.

10. *Stenodynerus clypeopictus* (Kostylev, 1940) (*Odynerus clypeopictus* Kostylev, 1940 : 28)

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀ — 24.06.2013, 2♀♀ — 28–29.07.2013, 2♂♂ — 10, 23.07.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и юг Европы, восток Кавказа, юго-восток Казахстана, Дальний Восток России, Япония, Монголия.

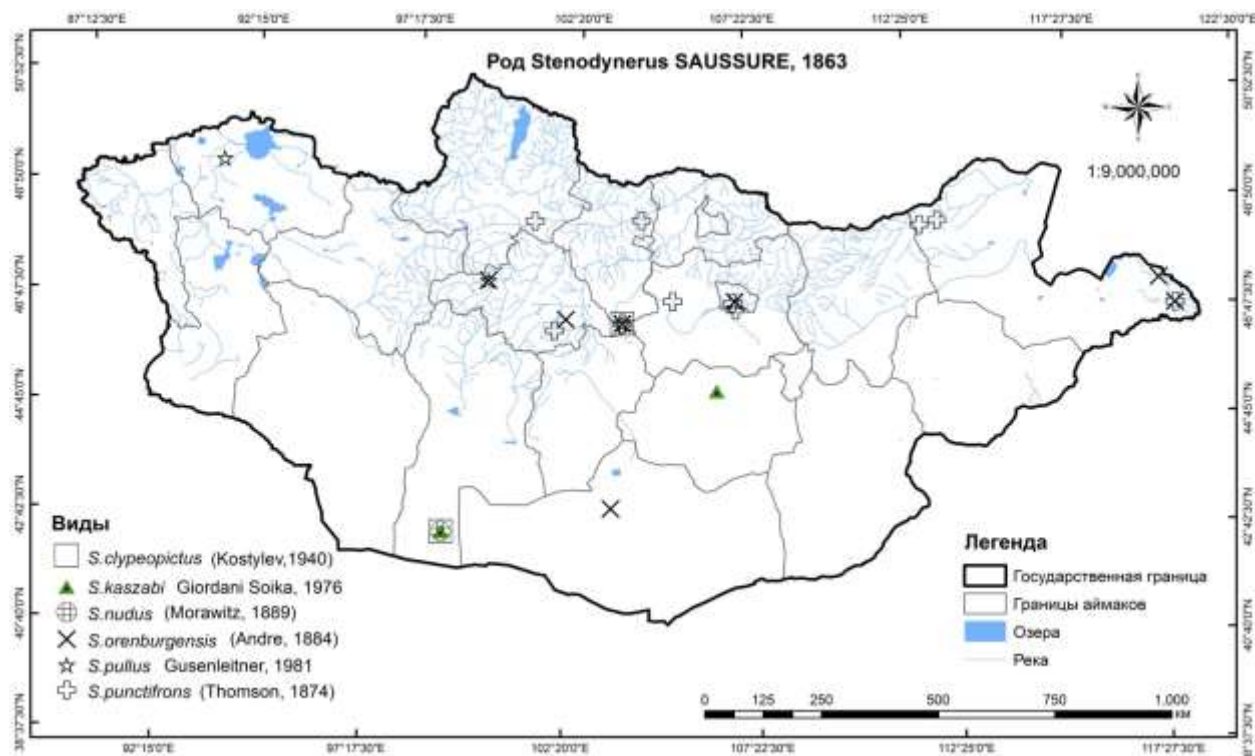


Рисунок 12. Распространение видов рода *Stenodynerus* на территории Монголии

11. *Stenodynerus orenburgensis* (Andre, 1884) (*Odynerus orenburgensis* Andre, 1884: 719)

Курзенко, 1977 : 557 — Ара-Хангайский, Центральный, Восточный, Южно-Гобийский аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀ — 27.07.2013, 2♀♀, 1♂ — 25–27.06.2015, 5♀♀ — 06–22.07.2015, 6♀♀ — 04–22.08.2015, 2♀♀ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа (кроме севера), европейская часть России, Крым, Турция, Кавказ, север Казахстана, юг Сибири, Дальний Восток России, Якутия, Кавказ, Казахстан, Киргизия, Монголия.

12. *Stenodynerus pullus* Gusenleitner, 1981

Gusenleitner, 1991 : 634 — Убсу аймак, Castro & Dvorak, 2009 : 299 — Архангайский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 2♀♀ — 27.07.2013, 1♀ — 04.08.2014, 3♀♀, 1♂ — 25–29.06.2015, 4♀♀, 2♂♂ — 02–21.07.2015, 1♀ — 07.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Турция, Забайкалье, Дальний Восток России, Корея, Монголия.

13. *Stenodynerus punctifrons* (Thomson, 1874) (*Odynerus punctifrons*

Thomson, 1874: 57)

Giordani Soika, 1970 : 332 — Центральный аймак; Курзенко, 1977 : 533 — Ара-Хангайский, Хубсугульский, Булганский, Восточный аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 27.06.2013, 1♀ — 18.07.2013, 3♀♀, 1♂ — 03–22.07.2015, 1♂—04.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: юг Европы (Альпы и Пиренеи), Кавказ, Сибирь, Алтай, Забайкалье, Дальний Восток России, север и восток Казахстана, Киргизия, Монголия.

Род *Anteripona* Saussure, 1855

Род распространен в Палеарктике и включает около 40 видов. В Монголии отмечены 3 вида, в том числе в Орхон-Селенгинской впадине — 1 (рис. 13).

14. *Anteripona* sp.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♀ — 31.05.2014 (Б. Буянжаргал).

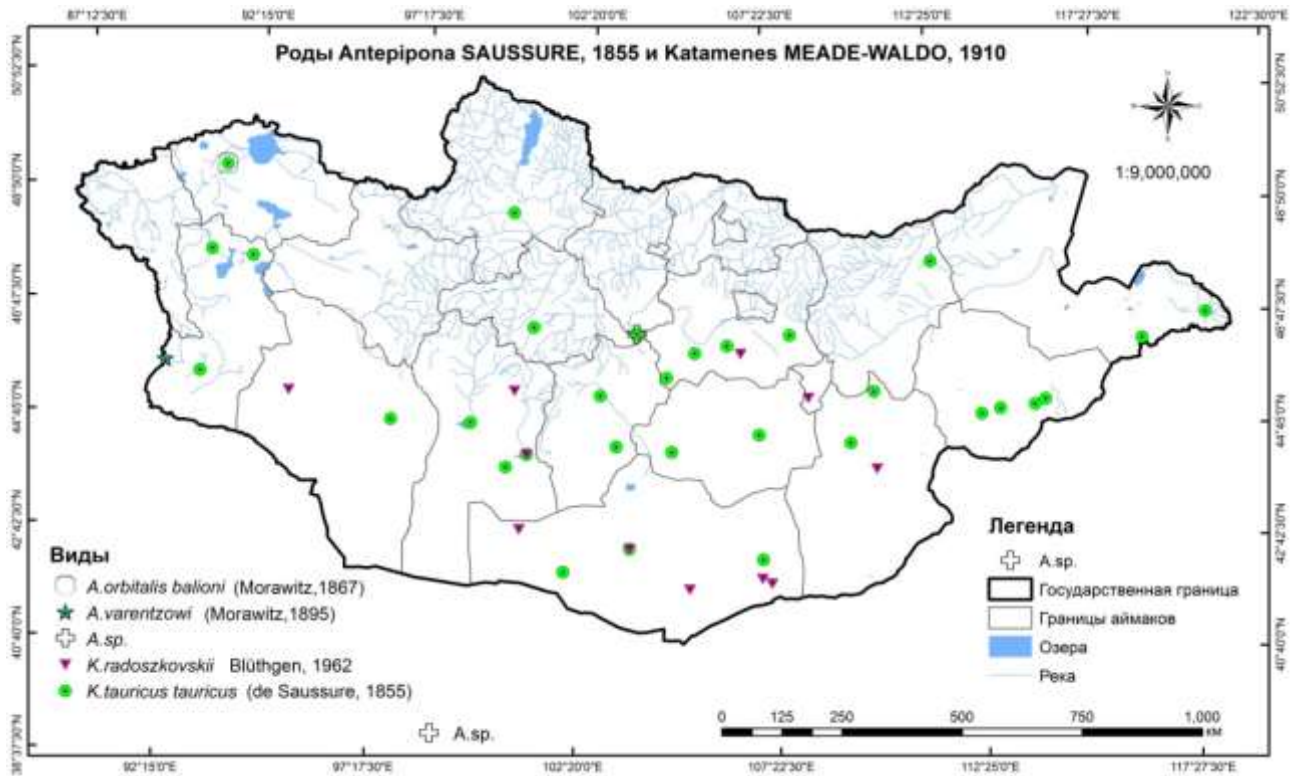


Рисунок 13. Распространение видов родов *Anteripona* и *Katamenes* на территории Монголии

Род *Allodynerus* Blüthgen, 1938

Род распространен в Палеарктике и Эфиопской области и включает 13 видов. В Палеарктике — 11 видов, в Монголии — 1 вид, в Орхон-Селенгинской впадине (рис. 8).

15. *Allodynerus mandschuricus* Blüthgen, 1953

Курзенико, 1977 : 561 — Центральный аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 05.07.2015, 1♀ — 22.07.2015, 1♀ — 20.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: юг Приморья, северо-восток Китая, Корея, Япония, Монголия.

Род *Pseudepipona* Saussure, 1856

Род распространен преимущественно в Палеарктике (33 вида), Неарктике (1), Эфиопской области (2). В мире насчитывается 34 вида, в Монголии — 5 (рис. 14), из них в Орхон-Селенгинской впадине отмечены 3 вида.

16. *Pseudepipona augusta* (Morawitz, 1867) (*Odynerus augustus* Morawitz, 1867 : 14)

Blüthgen, 1961 : 134 — Монголия; Курзенко, 1977 : 561 — Центральный, Сухэ-Баторский, Восточный, Увэр-Хангайский, Средне-Гобийский, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки; Gusenleitner, 1991 : 635 — Убсу аймак.

Распространение: центр Европы, север Кавказа, юго-запад Сибири, Крым, юг Урала, север и запад Казахстана, Монголия, Китай.

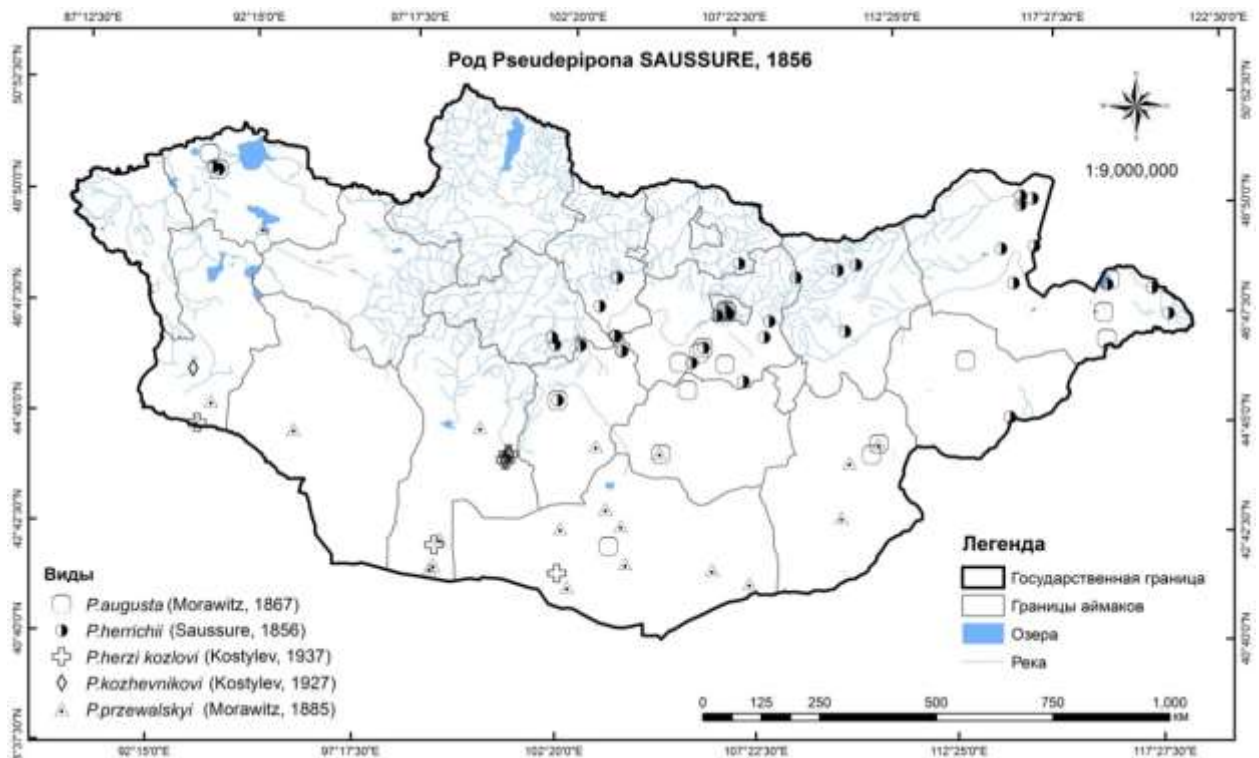


Рисунок 14. Распространение видов рода *Pseudepipona* на территории Монголии

17. *Pseudepipona herrichii* (Saussure, 1856) (*Odynerus herrichii* Saussure, 1856: 309)

Giordani Soika, 1970 : 330 Центральный, Хэнтэйский аймаки, 1976 : 274 — Булганский аймак; Kurzenko, 1977 : 562 — Булганский, Ара-Хангайский, Центральный, Хэнтэйский, Сухэ-Баторский, Восточный, Увэр-Хангайский аймаки; Gusenleitner, 1991 : 635 — Убсу аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♀♀ — 06.09.2012, 23♀♀, 30♂♂ — 19–30.06.2013, 38♀♀, 15♂♂ — 01–29.07.2013, 4♀♀,

2♂♂ — 01–11.08.2013, 1♀, 14♂♂ — 20–30.06.2015, 21♀♀, 18♂♂ — 02–23.07.2015, 12♀♀, 3♂♂ — 01–22.08.2015, 6♀♀ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, падь Уст, 3♀♀, 1♂ — 24.06.2013, 1♂ — 28.06.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, 1♀ — 04.09.2012, 1♂ — 07.07.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, Их хадат, 1♂ — 02.08.2015 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Гурван Булаг, г. Авзага Хайрхан, 2♀♀ — 05.08.2015 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, 20 км северо-восточнее сомона Биндэр, 2♀♀ — 26.08.1975 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак, р. Барх, 1♂ — 21.07.2011 (Р. Ю. Абашеев); Восточный аймак, 27 км северо-восточнее оз. Дуру, 1♂ — 27.06.1976 (кол. ИБ МАН); Восточный аймак, 30 км севернее Чойбалсана, 2♂♂ — 30.06.1976 (кол. ИБ МАН); Центральный аймак, р. Улиастай, 1♀ — 2005 (Ч. Гантигмаа).

Распространение: Европа (кроме севера), север Африки, север Америки, европейская часть России, Алтай, Забайкалье, Дальний Восток России, север и северо-восток Китая, Монголия, Казахстан, Средняя Азия (кроме юга), Кавказ, Крым, Турция.

18. *Pseudepipona przewalskyi* (Morawitz, 1885) (*Lionotus przewalskyi* Morawitz, 1885: 61)

Giordani Soika, 1970 : 331; 1976 : 274 — Баян-Хонгорский, Восточно-Гобийский аймаки; Курзенко, 1977 : 563 — Убсу, Центральный, Кобдоский, Гоби-Алтайский, Увэр-Хангайский, Средне-Гобийский, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки; Gusenleitner, 1991 : 636 — Баян-Хонгорский аймак.

Материал: Баян-Хонгорский аймак, сомон Хайрхан, 1♀ — 09.08.1978 (кол. ИБ МАН); Средне-Гобийский аймак, 1♀ — 17.08.2012 (Ч. Гантигмаа); Южно-Гобийский аймак, сомон Ханбогд, Булан Сухай, 1♀ — 18.08.2012 (Ч. Гантигмаа).

Распространение: Азербайджан, Киргизстан, Монголия, Китай.

Род *Euodynerus* Dalla Torre, 1904

Род широко распространен в Голарктике, Эфиопской, Ориентальной, Австралийской областях. В Палеарктике — 55 видов, в Монголии — 6 (рис. 15). В Орхон-Селенгинской впадине зафиксированы 4 вида.

19. *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) (*Vespa dantici* Rossi, 1790 : 89)

Giordani Soika, 1970 : 331 — Кобдоский аймак; Kurzenko, 1977 : 571 — Кобдоский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♀, 12♂♂ — 27.06.2012, 6♀♀, 20♂♂ — 06–27.07.2012, 2♀♀, 3♂♂ — 07–20.08.2012, 1♀, 15♂♂ — 19–30.06.2013, 4♀♀, 9♂♂ — 02–28.07.2013, 1♀ — 09.08.2013, 1♂ — 09.07.2014, 1♀ — 07.08.2014, 2♂♂ — 23–25.06.2015, 11♀♀, 3♂♂ — 02–22.07.2015 (Б. Буянжаргал); Южно-Гобийский аймак, пустыня Галба, 1♀ — 20.08.2012 (Ч. Гантигмаа);

Распространение: Европа, север Африки, юго-восток европейской части России, Забайкалье, Дальний Восток России, Япония, Корея, север Казахстана, Киргизия, Средняя Азия, Афганистан, Кавказ, Крым, Турция, Ближний Восток, восток Китая, Тайвань, Монголия.

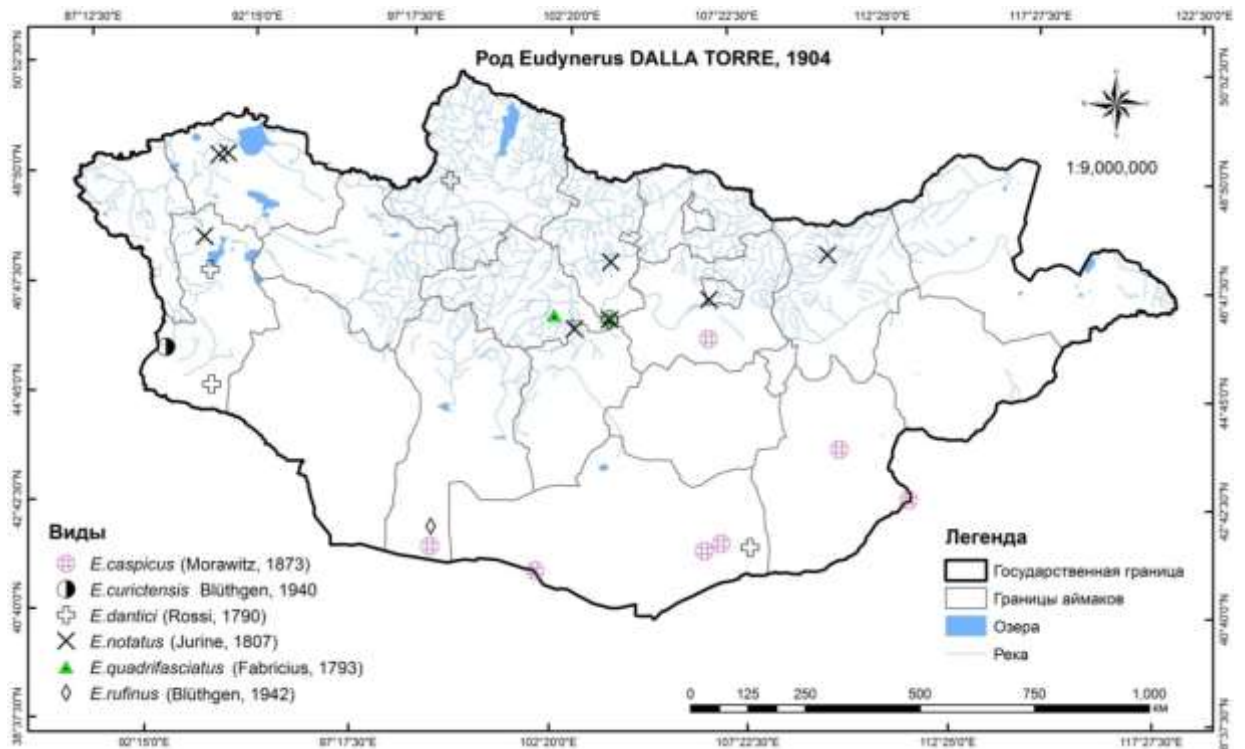


Рисунок 15. Распространение видов рода *Euodynerus* на территории Монголии

20. *Euodynerus caspicus* (Morawitz, 1873) (*Leionotus caspicus* Morawitz, 1873: 295)

Giordani Soika, 1976 : 274 — Баян-Хонгорский аймак; Курзенко, 1977 : 564 — Центральный, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки.

Распространение: Закавказье, Туркмения, Казахстан, Монголия, Китай (Алашань, Нанышань).

21. *Euodynerus notatus* (Jurine, 1807) (*Vespa notatus* Jurine, 1807 : 170)

Giordani Soika, 1970 : 636 — Убсу аймак, Кобдоский аймак; Giordani Soika, 1976 : 257 — Булганский аймак; Курзенко, 1977 : 566 — Центральный аймак.

Материал: Хэнтэйский аймак, сомон Батширээт, р. Бархгол, 1♂ — 21.07.2011 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♀♀, 2♂♂ — 24–28.06.2013, 2♂♂ — 02–09.07.2013, 1♂ — 05.08.2013, 1♀ — 05.08.2014, 2♀♀, 3♂♂ — 22–26.06.2015, 9♀♀, 2♂♂ — 03–21.07.2015, 3♀♀, 1♂ — 04–19.08.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, Их Хадат, 1♀ — 02.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Алтай, Кавказ, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Магадан, Корея, Япония, Китай, Крым Турция, Казахстан, Монголия, Вьетнам, Тайланд.

22. *Euodynerus quadrifasciatus* (Fabricius, 1793) (*Vespa quadrifasciata* Fabricius, 1793 : 266)

Курзенко, 1977 : 566 — Ара-Хангайский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♂ — 08.07.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и запад Европы, европейская часть России, Кавказ, север Казахстана, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Кунашир, Малая Азия, Крым, Турция, север Африки, северо-восток Китая, Корея, Япония, Монголия.

Род *Ancistrocerus* Wesmael, 1836

Род распространен в Голарктике, Неотропической, Эфиопской и Ориентальной областях. В Палеарктике — 57 видов, в Монголии — 13 (рис. 16). Из них 11 видов представлены в Орхон-Селенгиской впадине.

23. *Ancistrocerus antilope* (Panzer, 1798) (*Vespa antilope* Panzer, 1798 : 9)

Giordani Soika, 1970 : 332 — Центральный аймак; Курзенко, 1977 : 571 — Центральный аймак, Селенгинский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♂ — 06.09.2012 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймаг, р. Барх, 14♂ — 21.07.2011 (Р. Ю. Абашеев).

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Япония, северо-восток Китая, Монголия, Казахстан, Киргизия, Кавказ, Крым, Турция, Малая Азия, Афганистан, север Индии, север Америки.

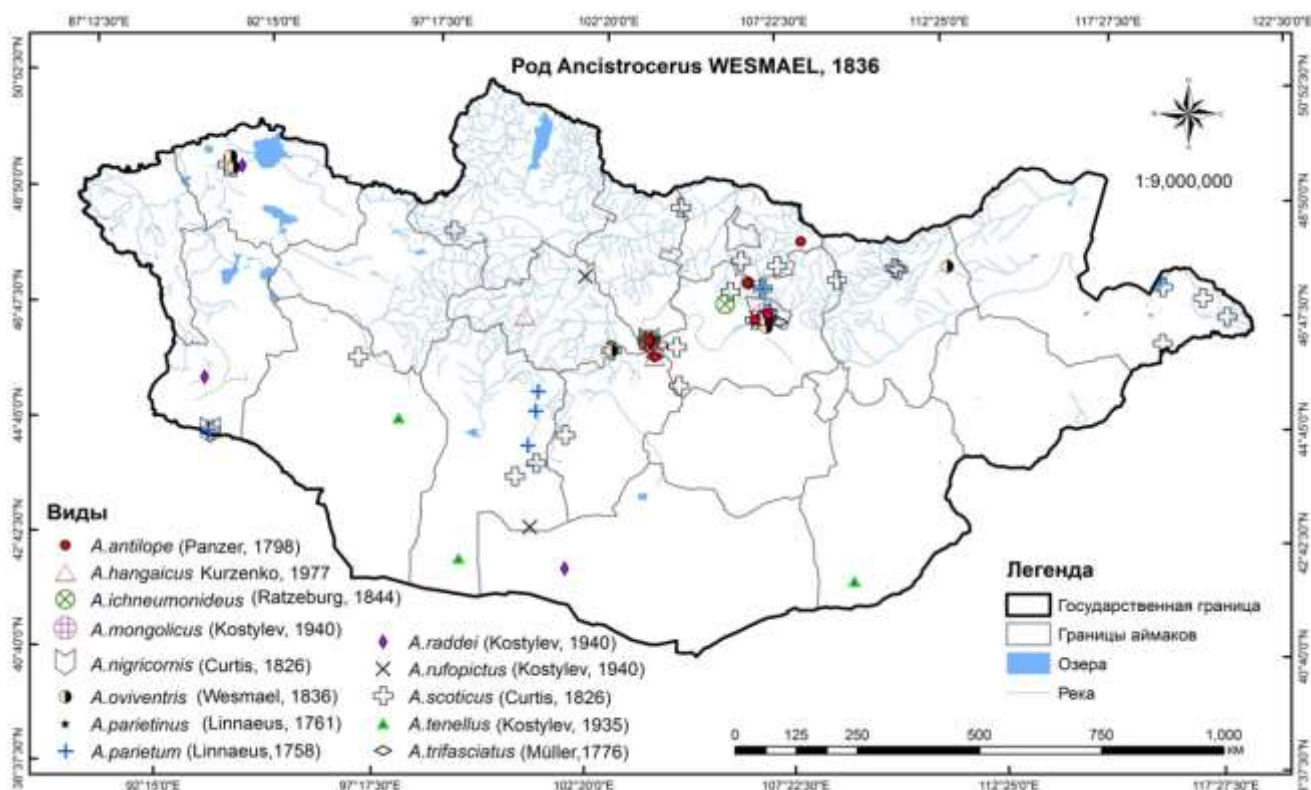


Рисунок 16. Распространение видов рода *Ancistrocerus* на территории Монголии

24. *Ancistrocerus ichneumonideus* (Ratzeburg, 1844) (*Vespa ichneumonidea* Ratzeburg, 1844 : 52)

Giordani Soika, 1970 : 331 — Центральный аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♀♀, 12♂♂ — 17–30.06.2013, 2♀♀, 8♂♂ — 01–29.07.2013, 1♀ — 03.08.2013, 2♂♂ — 05.09.2014, 2♀♀, 2♂♂ — 04–26.06.2015, 3♀♀, 5♂♂ — 08–22.07.2015, 1♀ — 20.08.2015, 2♀♀, 1♂ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и север Европы, северо-запад Европейской части России, Сибирь, Забайкалье, север и восток Казахстана, Кавказ, Турция, Монголия.

25. *Ancistrocerus mongolicus* (Kostylev, 1940) (*Odynerus mongolicus* Kostylev, 1940 : 26).

Костылев, 1940 : 26 — Центральный аймак; Курзенко, 1997 : 568 — Центральный аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀, 3♂♂ — 02–28.07.2013, 1♂ — 20.06.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Алтай, Дальний Восток России, север Кореи, Монголия.

26. *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826) (*Odynerus nigricornis* Curtis, 1826 : 87).

Курзенко, 1977 : 114 — Кобдоский аймак.

Материал: Булганский аймак, Сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 30.06.2013, 11♂♂ — 13–29.07.2013, 4♂♂ — 03–06.08.2013, 3♂♂ — 09, 25.07.2014, 3♂ — 05.08.2014, 3♂♂ — 19.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: запад Европа, север Африка, европейская часть России, Сибирь, Дальний Восток России, Сахалин, Япония, Крым, Кавказ, Турция, центр и восток Ирана, север Азии, Казахстан, Монголия.

27. *Ancistrocerus oviventris* (Wesmael, 1836) (*Odynerus oviventris* Wesmael 1836 : 45).

Giordani Soika, 1970 : 332 — Центральный аймак; Gusenleitner, 1991 : 637 — Убсу аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♂ — 27.06.2013, 1♂ — 26.06.2015, 1♀ — 03.07.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их Хадат, 1♀ — 02.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и север Европы, север Африки, европейская часть России, Кавказ, Сибирь, Алтай, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Магадан, Япония, Корея, север и восток Китая, Монголия, Средняя Азия, Крым, Турция, Казахстан.

28. *Ancistrocerus parietum* (Linnaeus, 1758) (*Vespa parietum* Linnaeus, 1758:572).

Kurzenko, 1977 : 569 — Центральный, Кобдоский, Баян-Хонгорский аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♂♂ — 11–21.07.2013, 3♂♂♂ — 03, 23.08.2013, 1♀ — 23.08.2014, 1♂ — 04.06.2015, 1♀, 8♂♂ — 21–23.07.2015 (Б. Буянжаргал); Улан-Батор, р. Сэлбэ, родник Зуун Модн, 1♂ — 03.09.2011(Ч. Гантигмаа).

Распространение: европейская часть России, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Корея, север Китая, Монголия, Казахстан, Иран, север Азии, Кавказ, Турция, Европа, север Африки, север Америки.

29. *Ancistrocerus parietinus* (Linnaeus, 1761) (*Vespa parietina*, Linnaeus 1761 : 418)

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♂ — 09.06.2013, 3♂♂ — 07–11.07.2013, 1♂ — 31.05.2014, 2♂♂ — 09.06.2014, 1♀, 4♂♂ — 08–21.07.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их хадат, 1♀ — 02.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Корея, Япония, Кавказ, Казахстан, Крым, Турция, Иран, север Азии, Монголия.

30. *Ancistrocerus scoticus* (Curtis, 1826) (*Odynerus scoticus* Curtis, 1826 : 137)

Giordani Soika, 1970 : 332; 1976 : 275 — Центральный, Гоби-Алтайский, Хубсугульский аймаки; Курзенко, 1977 : 570 — Центральный, Селенгинский, Хэнтэйский, Восточный, Кобдоский, Баян-Хонгорский, Увэр-Хангайский аймаки; Gusenleitner, 1991 : 637 — Убсу аймак.

Материал: Центральный аймак, сомон Эрдэнэсант, г. Батхан, падь Дольт, 1♂ — 18.08.2011 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, Элсэн Тасархай, 1♂ — 15.07.2012, 1♂ — 27.08.2012 (Б. Буянжаргал), Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, падь Уст, 1♂ — 24.06.2013, 1♂ — 28.06.2015 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 2♀♀, 13♂♂ — 22–30.06.2013, 2♀♀, 39♂♂ — 01–29.07.2013, 5♂♂ — 04–25.08.2013, 2♂♂ — 09.06.2014, 2♂♂ — 09.07, 3♂♂ — 25.07.2014, 9♂♂ — 20–26.06.2015, 1♀, 10♂♂ — 08–23.07.2015, 1♀, 31♂♂ — 08–20.08.2015, 19♀♀ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их Хадат, 1♂ — 03.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, европейская часть России, Сибирь, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Магадан, Камчатка, Сахалин, север Китая, Корея, Монголия, север и центр Казахстана, север Кавказа, Турция.

31. *Ancistrocerus trifasciatus* (Müller, 1776) (*Vespa trifasciata* Müller, 1776 : 163)

Giordani Soika, 1970 : 332 — Центральный аймак; Курзенко, 1977 : 571 — Центральный аймак.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 1♂ — 04.09.2012 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 16.07.2013, 1♂ — 21.07.2013, 1♂ — 22.08.2013, 2♂♂ — 05.08.2014, 2♂♂ — 22,25.06.2015, 2♂♂, 1♀ — 06–08.07.2015, 1♀, 2♂♂, 8–22.08.2015 (Б. Буянжаргал); Улан-Батор, мкрн. Налайх, 1♂ — 08.2013 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, европейская часть России, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, север Кавказа, Казахстан, Корея, Япония, Монголия, Китай (Алашань, Маньчжурия), Турция, Малая Азия, север Африки.

32. *Ancistrocerus hangaicus* Kurzenko, 1977

Курзенко, 1977 : 573 — Ара-Хангайский аймак.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 2♀♀ — 05.07.2012. Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 2♀♀ — 22, 23.07.2015, 1♀ — 20.08.2015

Распространение: Забайкалье, Магадан, Монголия.

33. *Ancistrocerus rufopictus* (Kostylev, 1940) (*Odynerus rufopictus* Kostylev, 1940 : 26)

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♂ — 09.06.2013, 1♀ — 18.07.2013, 1♀ — 01.08.2015 (Б. Буянжаргал); Баян-Хонгорский аймак, сомон Хайрхан, 1♀ — 09.08.1978 (кол. ИБ МАН); Баян-Хонгорский аймак, р. Зуун Модны гол, 1♀ — 03.07.1979 (кол. ИБ МАН).

Распространение: север Китая, Монголия.

Род ***Symmorphus* Wesmael, 1836**

Распространен в Голарктике и Ориентальной области. Всего зарегистрировано 38 видов, в Палеарктике — 22 вида, в Монголии — 5. Из них в Орхон-Селенгийнской впадине — 4 вида (рис. 9).

34. *Symmorphus crassicornis* (Panzer, 1798) (*Vespa crassicornis*, Panzer 1798 : 5)

Kurzenko, 1977 : 574 — Восточный аймак.

Материал: Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 1♀ — 13.07.2012, 1♀ — 04.09.2012, 1♀ — 13.07.2012, 2♀♀ — 04.08.2013 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀, 1♂ — 26–27.06.2013, 6♀♀ — 18–28.07.2013, 2♀♀ — 02–06.08.2013 (Б. Буянжаргал); Восточный аймак, 27 км юго-восточнее Эрэнцава, оз. Дөрөө Нур, 1♀ — 1976.06.27 (кол. ИБ МАН);

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Кавказ, Забайкалье, Крым, Турция, Иран, северо-восток Китая, Монголия.

35. *Symmorphus lucens* (Kostylev, 1938) (*Odynerus lucens* Kostylev, 1938 : 23)

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 2♀♀, 3♂♂ — 26–27.06.2013 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Алтай, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Япония, Корея, северо-восток и центр Китая, Монголия.

36. *Symmorphus angustatus* (Zetterstedt, 1838) (*Odynerus angustatus* Zetterstedt, 1838 : 457).

Castro & Dvorak, 2009 : 299 — Архангайский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀, 2♂♂ — 21–28.07.2013, 1♀ — 04.08.2013 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, Кавказ, европейская часть России, Алтай, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Турция, север Казахстана, Япония, север Кореи, северо-восток Китая, Монголия.

37. *Symmorphus fuscipes* (Herrich-Schaeffer, 1838) (*Odynerus fuscipes* Herrich-Schaeffer, 1838 : 18)

Курзенко, 1977 : 574 — Восточный аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 5♀♀ — 22–23.06.2015, 3♀♀ — 06–27.07.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа (кроме юга), Урал, европейская часть России, Дальний Восток России, Забайкалье, восток и юго-восток Казахстана, Монголия.

Род ***Eumenes*** Latreille, 1802

Широко распространен в мире, в Палеарктике — 40 видов, в Монголии — 12 (рис. 17). Из них в Орхон-Селенгинской впадине отмечены 9 видов, включая 2 новых вида для фауны Монголии.

38. *Eumenes affinissimus* Saussure, 1852

Kurzenko, 1977 : 576 — Кобдоский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♀ — 18.06.2013, 1♀ — 11.07.2013 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Киргизия, юг Казахстана, север Китая, Монголия.

39. *Eumenes coarctatus* (Linnaeus, 1758) (*Vespa coarctata* Linnaeus, 1758 : 573)

Gusenleitner, 1972 : 76 — Монголия; 1991 : 638 — Кобдоский аймак; Курзенко, 1977 : 573 — Селенгинский, Центральный, Восточный аймаки.

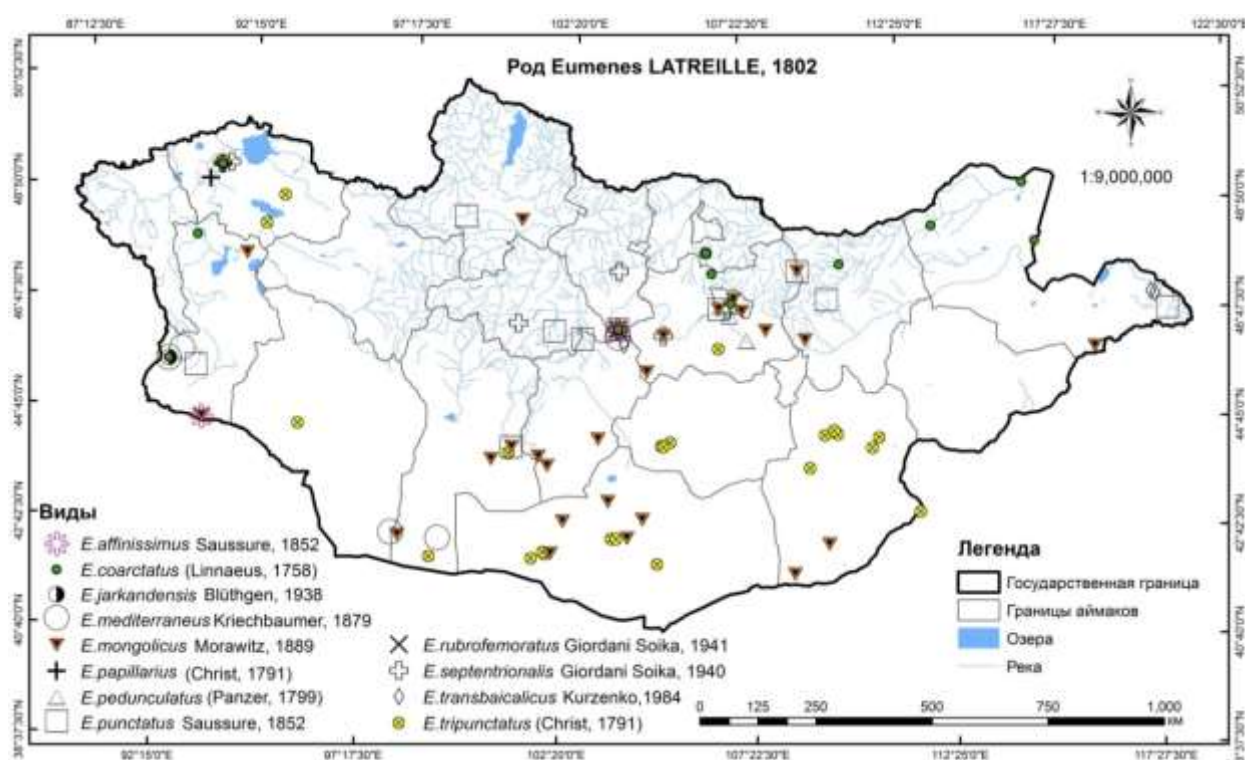


Рисунок 17. Распространение видов рода *Eumenes* в Монголии

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♀, 1♂ — 27–29.06.2013, 5♀♀, 6♂♂ — 02–26.07.2013, 3♀♀, 6♂♂ — 03–23.08.2013, 1♂ — 09.07.2014, 1♂ — 20.06.2015, 2♂ — 08–20.07.2015, 1♀, 4♂ — 19–21.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: европейская часть России, юг Сибири, Алтай, Дальний Восток России, Сахалин, Япония, север и северо-восток Китая, Монголия, Казахстан, Киргизия, Средняя Азия, Иран, Крым, Турция, Израиль, Иордания, Европа, север Африки.

40. *Eumenes mongolicus* Morawitz, 1889 (*E. coarctatus* L. var. *mongolicus* Morawitz, 1889 : 50).

Giordani Soika, 1970 : 333; 1976 : 275 — Хубсугульский, Южно-Гобийский, Увэр-Хангайский, Хэнтэйский аймаки; Курзенко, 1977 : 577 — Центральный, Восточный, Кобдоский, Баян-Хонгорский, Увэр-Хангайский, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки; Gusenleitner, 1991 : 639 — Убсу аймак, Кобдоский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, 2♀♀ — 12.06.1971, 1♂ — 26.08.2011, 2♀♀, 1♂ — 27–29.06.2013, 2♀♀, 30♂♂ — 01–29.07.2013; 3♀♀, 18♂♂ — 03–25.08.2013; 1♂ — 25.07.2014, 1♂ — 05.08.2014, 6♂ — 01–26.06.2015, 5♂ — 08–22.07.2015, 5♂ — 07–20.08.2015, 2♂ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, Улан-Батор, р. Сэлбэ, 1♀ — 2011.08.26 (Ч. Гантигмаа); Центральный аймак, Налайх, 1♂ — 01.06.2015 (Б. Буянжаргал); Южно-Гобийский аймак, 20 км севернее сомона Даланзадгад, 2♀♀ — 1971.06.12 (кол. ИБ МАН); Восточно-Гобийский аймак, сомон Хатанбулаг, 5 км северо-западнее Тэнгэр Нур, 1♂ (кол. ИБ МАН).

Распространение: Забайкалье, Киргизия, север Китая, Монголия.

41. *Eumenes pedunculatus* (Panzer, 1799) (*Vespa pedunculata* Panzer, 1799 : 8)

Курзенко, 1977 : 578 — Центральный аймак; Gusenleitner, 1991 : 638 — Центральный аймак.

Распространение: Европа (кроме юга), европейская часть России, Сибирь, Дальний Восток России, Сахалин, Забайкалье, восток Казахстана, центр Китая, Монголия.

42. *Eumenes punctatus* Saussure, 1852

Gusenleitner, 1972 : 85 — Монголия, Курзенко, 1977 : 576 — Хубсугульский, Ара-Хангайский, Центральный, Восточный, Хэнтэйский, Кобдоский, Баян-Хонгорский аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1♀ — 06.09.2012, 8♀♀, 7♂♂ — 23–30.06.2013, 5♀♀, 14♂♂ — 01–29.07.2013, 6♀♀, 3♂♂ — 04–25.07.2013, 2♂ — 09.07.2014, 1♀, 5♂♂ — 20–29.06.2015, 10♀,

6♂♂ — 02–29.07.2015, 6♀, 5♂♂ — 01–22.08.2015, 9♀ — 12.09.2015 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, падь Их Хадат, 8♀ — 02–03.08.2015 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, р. Хэрлэн, сомон Мунгун Морьта, 1♀ — 07.07.2004 (кол. ИБ МАН).

Распространение: Европа, европейская часть России, юг Сибири, Амур, Хабаровск, Приморье, Япония, Корея, северо-восток и восток Китая, Монголия, Крым, Турция, север и восток Казахстана, Средняя Азия, Иран, север Индии.

43. *Eumenes rubrofemoratus* Giordani Soika, 1941

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, 2♀, 1♂ — 13.07.2013 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Корея, Япония, Монголия.

44. *Eumenes septentrionalis* Giordani Soika, 1940 (*E. septentrionalis* Giordani Soika, 1940 : 98).

Giordani Soika, 1970 : 333 — Центральный аймак; 1976 : 276 — Центральный аймак; Gusenleitner, 1991 : Убсу аймак.

Материал: Ара-Хангайский аймак, сомон Их Тамир, лиственничный лес, 1♂ — 31.07.1975 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, сомон Рашанта, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♀ — 06.09.2012 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Забайкалье, Приамурье, Монголия, северо-восток Китая.

45. *Eumenes transbaicalicus* Kurzenko, 1984

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, Элсэн Тасархай, 1♀ — 12.07.2012 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 1♂ — 07.07.2015 (Б. Буянжаргал); Восточный аймак, сомон Халх Гол, 2♀♀ — 28–29.07.2011 (Р. Ю. Абашеев).

Распространение: Забайкалье, север Китая, Монголия.

46. *Eumenes tripunctatus* (Christ, 1791) (*Sphex tripunctatus* Christ, 1791 : 317).

Gusenleitner, 1970 : 333 — Восточно-Гобийский аймак, 1976 : 275 — Баян-Хонгорский, Средне-Гобийский аймаки; Курзенко, 1977 : 576 — Убсу аймак,

Селенгинский, Центральный, Гоби-Алтайский, Средне-Гобийский, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 3♀♀ — 07–20.07.2013, 2♀, 1♂ — 12–14.06.2014 (Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и восток Европы, Европейская часть России, Крым, Кавказ, Казахстан, Туркмения, Иран, Монголия.

Род *Katamenes* Meado-Waldo, 1910

По сравнению с другими родами одиночных ос семейства *Eumeninae*, данный род представлен около 20 видами, распространенными в Палеарктической (15 видов) и Эфиопской областях. В Монголии зарегистрировано 2 вида (рис. 13). Из них 1 вид отмечен на исследуемой территории.

47. *Katamenes tauricus* (de Saussure, 1855)

Giordani Soika, 1970 : 333; 1976 : 276 — Ара-Хангайский, Восточно-Гобийский, Хубсугульский, Центральный аймаки; Gusenleitner, 1991 : 640–Кобдоский, Увэр-Хангайский аймаки; Курзенко, 1977 : 581 — Центральный, Баян-Хонгорский, Гоби-Алтайский, Южно-Гобийский, Восточно-Гобийский аймаки; Dvorak & Castro, 2007 : 232 — Увэр-Хангайский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♀♀, 8♂♂ — 06–30.06.2013, 1♀, 8♂♂ — 02–28.07.2013, 1♀ — 04.08.2013, 1♀ — 30.06.2015, 1♀, 3♂♂ — 05–10.07.2015, 2♀♀ — 11–26.2012 (Б. Буянжаргал); Восточно-Гобийский аймак, сомон Их Хэт, оз. Хөх Нур, 1♀ — 25.06.1976 (кол. ИБ МАН); Южно-Гобийский аймак, сомон Ханбогд, родник Бага булаг, 1♀ — 23.08.2012 (Д. Батаа); Сухэ-Баторский аймак, г. Зотолхаан, 3♀♀ — 20–22. 07.1976 (кол. ИБ МАН); Сухэ-Баторский аймак, 55 км северо-западнее сомона Дарьганга, 1♀ — 19.07.1976 (кол. ИБ МАН).

Распространение: юго-восток европейской части России, юго-восток Сибири, Монголия, север Китая, Иран, Крым, юго-восток Казахстана, Афганистан.

Подсемейство **POLISTINAE**

Данное подсемейство в Монголии представлено 1 родом *Polistes* и 8 видами, а в Орхон-Селенгинской впадине зарегистрировано 6 видов рода *Polistes*.

Род **Polistes** Latreille, 1802

Род широко распространен. В мире насчитывается более 200 видов, в Палеарктике — 18, в Монголии — 8 видов (рис. 18) из них 6 отмечены в Орхон-Селенгинской впадине.

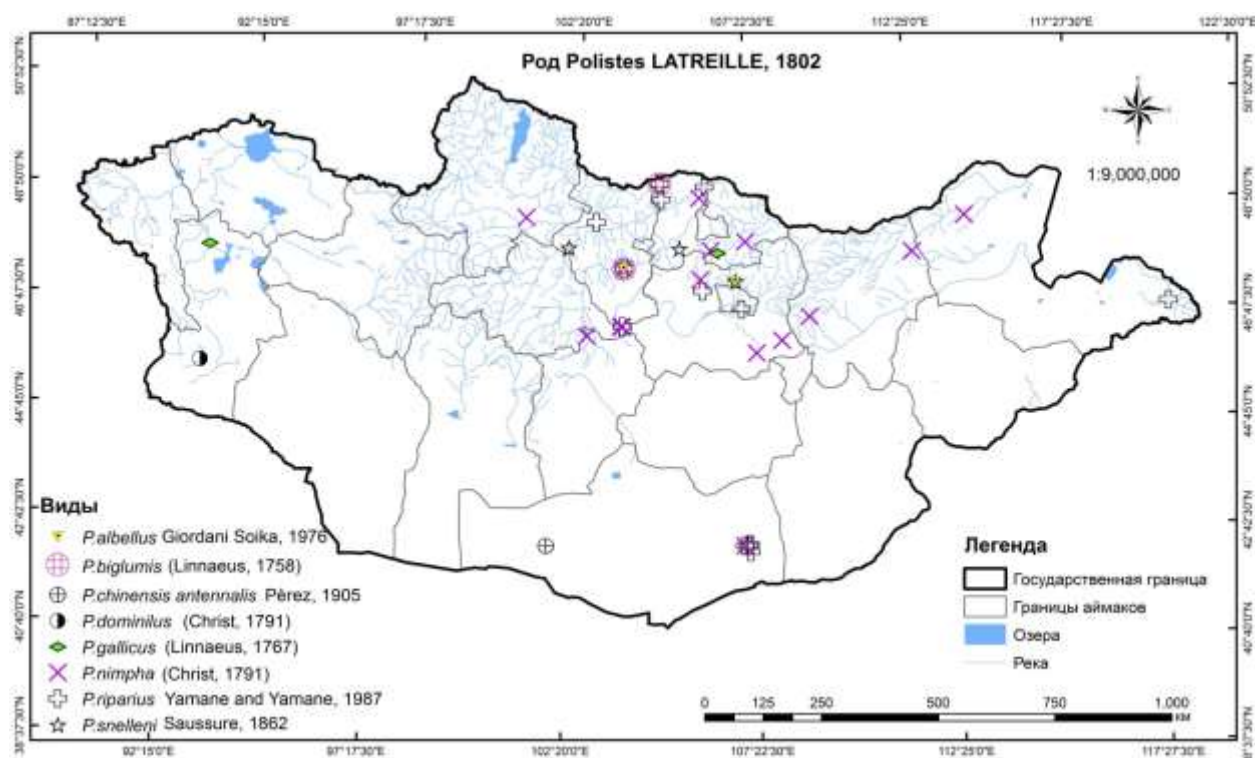


Рисунок 18. Распространение видов рода *Polistes* на территории Монголии

48. *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976

Giordani Soika, 1976 : 272 — Булганский аймак; Castro & Dvorak, 2010 : 45 — Центральный аймак (как *P. bischoffi*).

Распространение: Европа, Дальний Восток России, Казахстан, Монголия [Neumeyer *et al.*, 2015].

49. *Polistes biglumis* (Linnaeus, 1758) (*Vespa biglumis*, 1758 : 573).

Giordani Soika, 1976 : 271 — Булганский аймак; Abashev *et al.*, 2016 — Селенгинский аймак.

Материал: Селенгинский аймак, р. Гун Шурэн, долина Угуирийн, 1 рабочая — 10.08.1987 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, Зэлтэр, 1 рабочая — 27.06.1989 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, падь Их Хайлант, 1♂, 2♀ — 12–22.08.1993 (кол. ИБ МАН).

Распространение: запад Европы, север Африки, юг Забайкалья, юг Амурья, Алтай, юг и центр Казахстана, Кавказ, Иран, Турция, Передняя и Малая Азия, Монголия.

50. *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (*Vespa gallica* Linnaeus, 1767 : 949)

Giordani Soika, 1970 : 327 — Центральный аймак (как *P. omissus*); Gusenleitner, 1991 : 632 — Кобдоский аймак.

Распространение: юг и центр Европы, юг европейской части России, Алтай, Украина, Кавказ, север Африки, Крым, Турция, Средняя Азия, Монголия, Китай, Афганистан, Армения, Израиль, Эфиопия (Эфиопская), Иордания.

51. *Polistes nimpha* (Christ, 1791)

Giordani Soika, 1970 : 327 — Центральный аймак, Восточный аймак; 1976 : 271 — Хубсугульский, Центральный аймаки; Gusenleitner, 1991 : 632 — Центральный аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Селенгинский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 5♂♂ — 06.09.2012, 6♀♀, 33 рабочие — 17–30.06.2013, 8♀♀, 17♂♂, 199 рабочие — 01–29.07.2013, 20♂♂, 47 рабочие — 01–26.08.2013, 4♀♀ — 31.05.2014, 1♀, 2 рабочие — 09, 26.06.2014, 3 рабочие — 01–02.07.2014 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, падь Уст, 2 рабочие — 24.06.2013, 1♂ — 04.08.2013 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт нур, 1♂ — 20.09.2012 (Б. Буянжаргал); Южно-Гобийский аймак, сомон Ханбогд, родник Их Булаг, 1 рабочая — 19, 23.08.2012 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, р. Барх, 1♂ — 19.08.2012 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, 15 км южнее сомона Цэнхэрмандал, 1 рабочая — 05.09.1975 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак, сомон Норовлин, 1 рабочая — 01.07.1976 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак,

17 км юго-западнее сомона Шаамар, 1 рабочая — 03.08.1977 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, 13 км восточнее сомона Баян Гол, 1 рабочая — 07.08.1975 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, 13 км юго-восточнее Хигэт Толгой, 1 рабочая — 27.07.1975 (кол. ИБ МАН); Центральный аймак, Тэрэлж, 1 рабочая — 11.08.2012 (сборы Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их Хадат, 6 рабочих — 01–05.08.2015 (Б. Буянжаргал);

Распространение: центр и юг Европы, север Африки, европейская часть России, Алтай, Забайкалье, юг Приамурья, Казахстан, Киргизия, Иран, Крым, Передняя Азия, Монголия, Китай, Индия, Израиль, Пакистан.

52. *Polistes riparius* Yamane et Yamane, 1987

Sk.Yamane, S.Yamane, 1987 : 218 — Булганский аймак (Giordani Soika, 1976 : 271 — Булг.); Abasheev *et al.*, 2016 — Хэнтэйский, Селенгинский, Центральный аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 12♂♂, 2 рабочие — 06.09.2012, 9♀♀, 8 рабочих — 30–31.05.2013, 20♀♀, 29 рабочих — 08–30.06.2013, 28♀♀, 1♂, 280 рабочих — 01–29.07.2013, 1♀, 8♂♂, 37 рабочих — 02–25.08.2013, 1 рабочая — 04.08.2014 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, Элсэн Тасархай, 1 рабочая — 19.08.2011, 1♀ — 18.06.2013 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, падь Уст, 1 рабочая — 24.06.2013 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, сомон Эрдэнэсант, г. Батхан, падь Дольт, 1 рабочая — 04.08.2013 (Б. Буянжаргал); Восточный аймаг, сомон Халх Гол, р. Дэгэ, 1 рабочая — 05.08.1976 (кол. ИБ МАН); Восточный аймаг, сомон Халх Гол, р. Дэгэ, 1 рабочая — 18.08.2011 (Б. Буянжаргал); Восточный аймак, Дэлхи Цагаан овоо, 1 рабочая — 12.06.1976 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, сомон Баянцогт, р. Хигэр Ихт, 1 рабочая — 15.06.2005 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, хр. Булэн, падь Их Хайлант, 1♂, 1 рабочая — 15.08.1995 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, 40 км юго-восточнее сомона Гурван Булаг, 1♂ — 03.09.1987 (кол. ИБ МАН); Южно-Гобийский аймак, сомон Ханбогд, родник Бага Булаг, 10 рабочие — 23.08.2012 (Б. Буянжаргал); Южно-Гобийский аймак, сомон

Ханбогд, родник Буурын Хухийн Задгай, 3♂, 7 рабочих — 19.08.2012 (Ч. Гантигмаа); Южно-Гобийский аймак, сомон Ханбогд, родник Их Булаг, 3 рабочие — 18.08.2012 (Б. Буянжаргал); Селенгинский аймак, р. Гун Шурэн, долина Угуумур, 2 рабочие — 10.08.1987 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, р. Орхон, Шаамар, 1 рабочая — 27.07.1977 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, р. Гун Шурэн, Найманы даваа, 1♂, 2 рабочие — 11–12.08.1987 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак, сомон Цэнхэр Мандал, 6 рабочих — 20.07.2011 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, р. Барх, 5 рабочих — 20–21.07. 2011 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, сомон Дадал, Баян овоо, 9 рабочих — 23–24.07.2011(Б. Буянжаргал).

Распространение: запад Сибири, Алтай, Забайкалье, Приамурье, Сахалин, Курильские острова, Япония, Корея, северо-восток Китая, Монголия.

53. *Polistes snelleni* Saussure, 1862

Castro & Dvorak, 2009 : 300 — Селенгинский аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Селенгинский аймак.

Материал: 1♀ — 16.07.2013 Булганский аймак, сомон Баян Агт, р. Хануй (Б. Буянжаргал).

Распространение: Дальний Восток России, Забайкалье, юг Амурского Приморья, Япония, Корея, Китая, Монголия.

Подсемейство **VESPINAE**

Данное подсемейство в Монголии представлено 3 родами и 11 видами, а в Орхон-Селенгинской впадине — 2 и 8 соответственно.

Род ***Dolichovespula*** Rohwer, 1916

Род распространен в Голарктике и на севере Ориентальной области. В мире 20 видов, в Палеарктике — 10, в Монголии — 6 (рис. 19). Из них 4 вида отмечены в Орхон-Селенгинской впадине.

54. *Dolichovespula media* (Retzius, 1783) (*Vespa crabro medius* Retzius, 1783 : 63)

Giordani Soika, 1976 : 272 — Булганский аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Хэнтэйский аймак; Улан-Батор.

Материал: Хэнтэйский аймак, сомон Дадал, 2♀♀ — 23.07.2011 (Р. Ю. Абашеев).

Распространение: Европа (кроме юга), европейская часть России, Сибирь, Забайкалье, Приамурье, Украина, Казахстан, Япония, север Кореи, северо-восток Китая, Монголия, Сирия, север Африки.

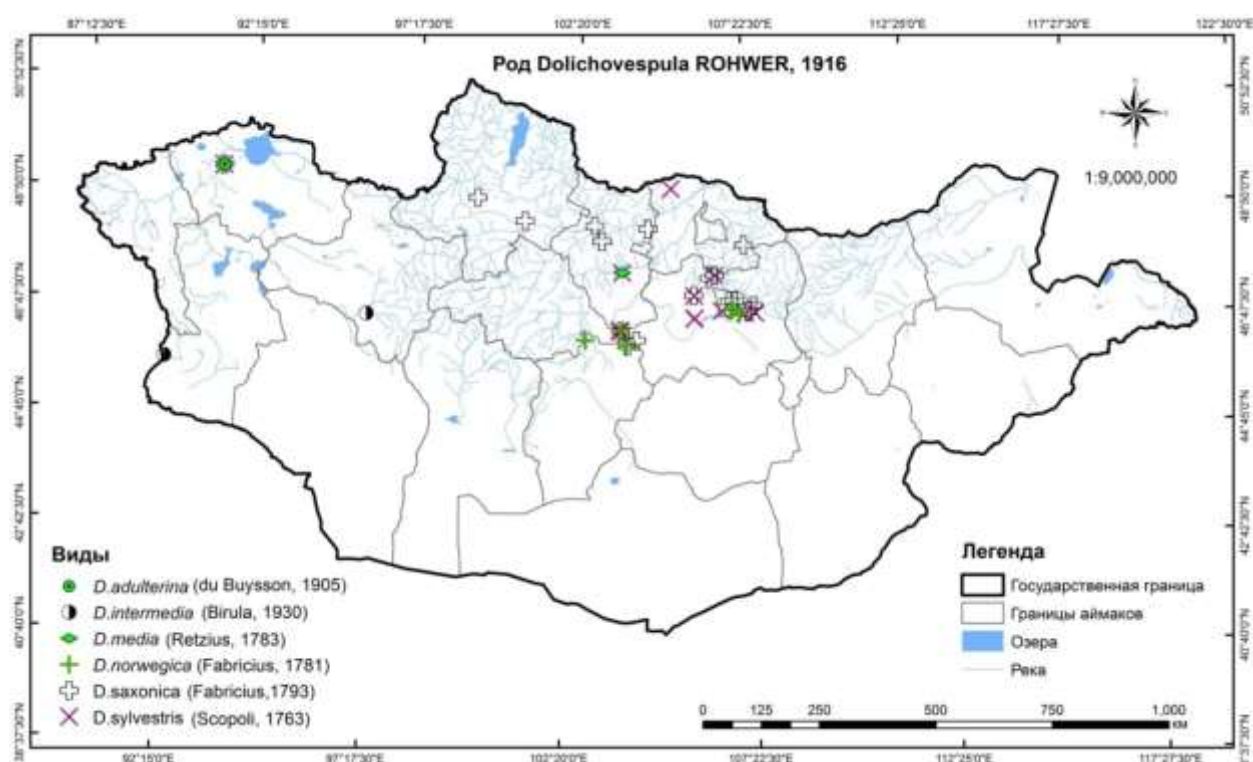


Рисунок 19. Распространение видов рода *Dolichovespula* на территории Монголии

55. *Dolichovespula norwegica* (Fabricius, 1781) (*Vespa norwegica* Fabricius, 1781: 460)

Giordani Soika, 1970 : 325 — Центральный аймак; Еск, 1984 : 71 — Убсу аймак, Gusenleitner, 1991 : 632 — Убсу аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Центральный аймак.

Материал: Центральный аймак, Тэрэлж, 4♀♀ — 14.08.2011 (Б. Буянжаргал); Улан-Батор, падь Сэлхийн ам, 2♀♀ — 1998 (кол. ИБ МАН); Центральный аймак, юго-восток Мунгун Морьт, 1♀ — 07.07.2004 (Ч. Гантигмаа); Хэнтэйский аймак, между сомонами Биндэр и Дадал,

1♀ — 22.07.2011 (Ч. Гантигмаа); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 13.06.2013, 1 рабочая — 21.07.2013 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 2♂♂, 3 рабочие — 04.09.2012 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Хялганаи, падь Их Хайлаас, 1♂ — 28.07.1994 (кол. ИБ МАН); 1♀ — 06.07.1989, Булганский аймак, сомон Тэшит, Хантай (кол. ИБ МАН); Увэр-Хангайский аймак, сомон Батулзийт, Баруун Судуг, 1♀ — 03.08.1993 (кол. ИБ МАН).

Распространение: Европа, европейская часть России, Кавказ, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Прибайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Япония, Корея, северо-восток Китая, север Турции, восток Казахстана, Киргизия, Монголия, север Америки.

56. *Dolichovespula saxonica* (Fabricius, 1793) (*Vespa saxonica* Fabricius, 1793 : 256)

Giordani Soika, 1976 : 273 — Центральный аймак, Булганский аймак; Еск, 1984 : 71 — Убсу аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Хэнтэйский аймак, Селенгинский аймак, Центральный аймак.

Материал: Ара-Хангайский аймак, Цэнхэр улзийт, падь Тэл, 12 км южнее Ултийн даваа, 1♀ — 01.06.1999 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, сомон Мандал, Хонин нуга, 1♀ — 26.07.2012 (сборы Ч. Гантигмаа); Центральный аймак, сомон Эрдэнэсант, Батхан ул, падь Дольт, 1 рабочая — 18.08.2013 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, Тэрэлж, 2♂♂, 21♀ — 13–14.08.2011 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, падь Сэлх, 1♀ — 1998 (кол. ИБ МАН); , Центральный аймак, 40 км восточнее Улан-Батора, 1♀ — 10.06.2004, 1♀ — 01.07.2004 (кол. ИБ МАН); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 6♀♀ — 01–29.07.2013, 1♀ — 23.08.2013, 1♀ — 30.05.2014 (Б. Буянжаргал); Увур-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт Нур, 8 рабочих — 04.09.2012, 1♀, 26 рабочих — 27.08.2013 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, падь Их Хайлант, 4♀♀ — 24–28.07.1994 (кол. ИБ МАН); Хубсугульский аймак, 1♀ — 23.07.1975 (кол. ИБ МАН), Хубсугульский аймак, сомон Тэшиг, р. Эг, 1♀ — 14.07.1983 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак,

р. Барх, 1♀ — 21.07.2011 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, сомон Дадал, р. Онон, 1♀ — 24.07.2011 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, европейская часть России, Сибирь, Урал, Алтай, Забайкалье, юг Амурья, Приморье, Сахалин, Япония, Корея, Китай, Монголия, Иран, Кавказ, Казахстан, Украина, Турция.

57. *Dolichovespula sylvestris* (Scopoli, 1763) (*Vespa sylvestris* Scopoli, 1763)

Giordani Soika, 1970 : 325— Центральный аймак, 1976 : 272 — Булганский аймак; Еск, 1984 : 72 — Центральный аймак, Восточный аймак, Убсу аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Селенгский аймак, Центральный аймак.

Материал: Центральный аймак, сомон Эрдэнэсант, г. Батхан, падь Дольт, 2♀♀, 2♂♂ — 04.09.2012, 1 рабочая — 18.08.2011 (Б. Буянжаргал); Дзабханский аймак, 5 км юго-восточнее Цагаан Хайрхан, 1♀ — 05.07.2005 (кол. ИБ МАН); Центральный аймаг, Тэрэлж, 1♀ — 14.08.2011 (Б. Буянжаргал); Улан-Батор, Сэлбэ голын хундий родник, Зун модны булаг, 1♀ — 20.08.2011 (Ч. Гантигмаа); Уланбатор, 2♀♀ — 02,05.06.2011 (Ч. Гантигмаа); Центральный аймак, Налайх, 1♀ — 20.07.2014, 1♀ — 01.06.2014, 1♀ — 21.07.2014 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, г. Хустай, Ар Мойлт, 4♀♀ — 03, 27.08.2013 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, г. Хустай, Увэр Мойлт, 2♀♀ — 03.08.2013 (Б. Буянжаргал); 4♀♀ — 21.07.2011 Хэнтэйский аймак, р. Барх (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, Увгэн Хид, 1♂ — 06.09.2012, 44 рабоче — 17–30.06.2013, 7♂♂, 167 рабочих — 01–29.07.2013, 11♂♂, 3 рабоче — 02–23.08.2013, 1♀ — 29.07.2014 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, падь Уст, 4 рабоче — 23–26.06.2013, 14 рабочих — 04.08.2013 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Баянагт сум, р. Хануй, 1♀ — 13.07.2013 (Б. Буянжаргал); Хэнтэйский аймак, 10 км северо-восточнее сомона Биндэр, 1♂ — 26.08.1975 (кол. ИБ МАН); Хэнтэйский аймак, сомон Дадал, 1♀ — 24.07.2011 (кол. ИБ МАН).

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Кавказ, Алтай, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, север Кореи,

Япония, Китай, Монголия, Казахстан, Крым, Турция, Средняя Азия, Афганистан, Иран, север Пакистана, север Индии.

Род *Vespula* Thomson, 1869

Род распространен преимущественно в Голарктике, на севере Ориентальной и Неотропической областей. В мире отмечено 23 вида, в Палеарктике — 9, в Монголии в Орхон-Селенгинской впадине 4 вида (рис. 20).

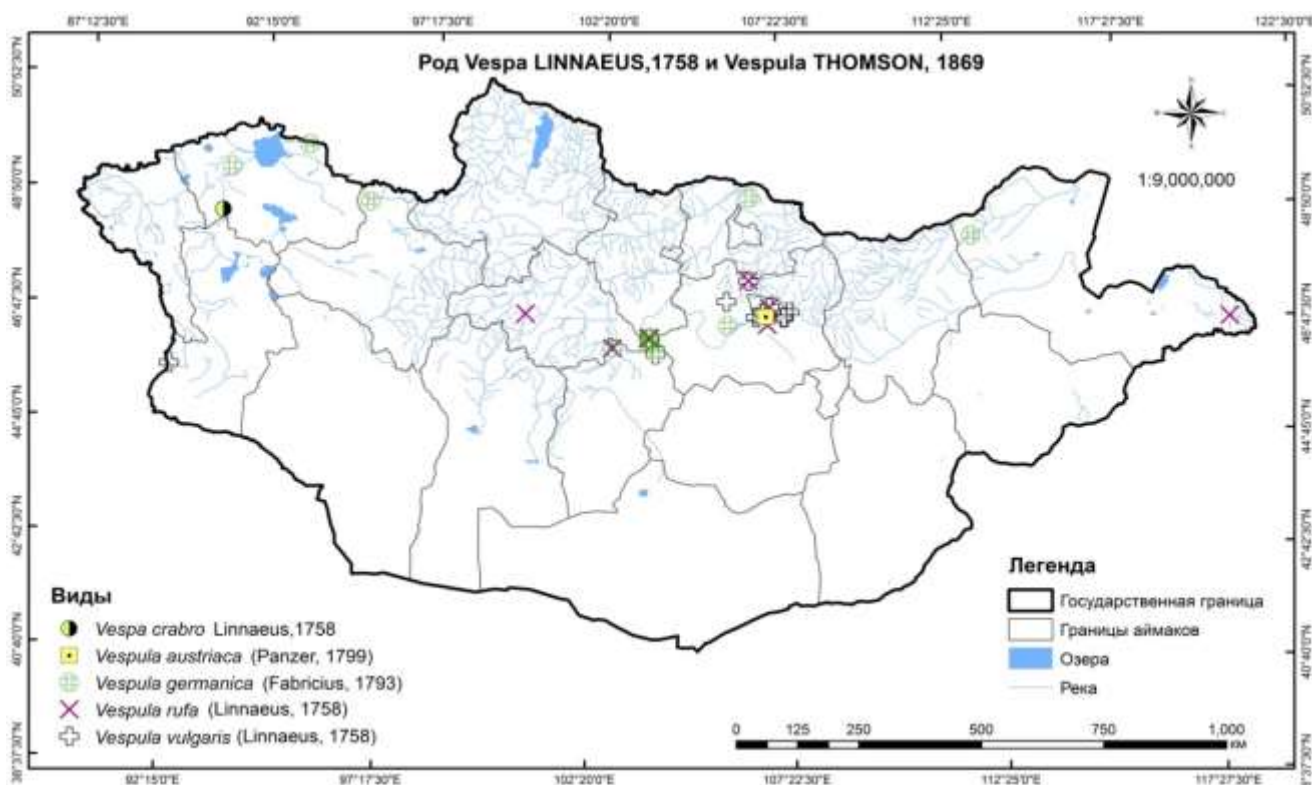


Рисунок 20. Распространение видов родов *Vespula* и *Vespa* на территории Монголии

58. *Vespula austriaca* (Panzer, 1799) (*Vespa austriaca* Panzer, 1799 : 2)

Giordani Soika, 1970 : 326 — Центральный аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Центральный аймак.

Распространение: центр и север Европы, север Америки, европейская часть России, Сибирь, Забайкалье, Дальний Восток России, Сахалин, Курильские острова, юго-восток Казахстана, Кавказ, Турция, Монголия, Япония, Корея, север Китая, север Пакистана.

59. *Vespula germanica* (Fabricius, 1793) (*Vespa germanica* Fabricius, 1793)

Еск, 1984 : 72 — Кобдоский аймак, Убсу аймак; Gusenleitner, 1991 : 632 — Убсу аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Центральный, Хэнтэйский аймаки.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 3♂♂, 13 рабочих — 06.09.2012, 2 рабочие — 27, 29.06.2013, 1♀, 31 рабочие — 01–29.07.2013, 20 рабочие — 01–25.08.2013, 1 рабочая — 29.07.2014 (Б. Буянжаргал); Булганский аймак, сомон Рашант, Элсэн Тасархай, 1 рабочая — 22.07.2012, 1 рабочая — 07.08.2012, 3 рабочие — 06.09.2012 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Бурд, г. Их Монгол, Ширэт нур, 1 рабочая — 27.07.2012, 49 рабочих — 04–20.2012, 3 рабочие — 27.08.2013 (Б. Буянжаргал); Восточный аймак, сомон Баянуул, р. Онон, 1♀ — 2012 (кол. ИБ МАН); Ара-Хангайский аймак, Дэлийн Ар, 1♂ — 01.07.1967 (кол. ИБ МАН); Селенгинский аймак, Шаамар, 2♀♀ — 27.06.1982 (кол. ИБ МАН); Дзабханский аймак, 20 км от сомона Тэс, 1♀ — 05.07.2005 (кол. ИБ МАН); Улан-Батор, МУИС, 1♀ — 02.06.2011 (Ч. Гантигмаа); Улан-Батор, парк Мишээл Тув, 1♀ — 12.09. 2011, 1♀ — 20.07.2014 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, г. Хустай, 1♀ — 10.06.2012, 1♀ — 03.08.2013 (Б. Буянжаргал); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их Хадат, 1♀ — 03.08.2015 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, север Африки, европейская часть России, Сибирь, Алтай, Забайкалье, Прибайкалье, Дальний Восток России, Корея, Китай, Монголия, Казахстан, Средняя Азия, Афганистан, Иран, Кавказ, Турция, Ближний Восток, Пакистан, север Индии, Исландия, север и юг Америки, Новая Зеландия, Австралия.

60. *Vespula rufa* (Linnaeus, 1758) (*Vespa rufa* Linnaeus, 1758 : 572)

Giordani Soika, 1970 : 326 — Центральный аймак, 1976 : 272 — Центральный аймак, Еск, 1984 : 72 — Восточный аймак; Abasheev *et al.*, 2016 — Центральный аймак, Ара-Хангайский аймак, Хэнтэйский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 1 рабочая — 06.09.2012, 1♀, 1 рабочая — 26–29.06.2013, 1♀, 8 рабочих — 01–28.07.2013,

2 рабочих — 02, 06.08.2013 (Б. Буянжаргал); 1♀ — 1998 Центральный аймак, Сэлхийн ам (кол. ИБ МАН); Восточный аймак, р. Нумруг, 32 км от г. Салхит, 1♀ — 10.07.1976 (кол. ИБ МАН); Увэр-Хангайский аймак, сомон Хархорин, г. Их Хадат, 1♀ — 03.08.2015(Б. Буянжаргал).

Распространение: центр и север Европы, север Америки, Европейская часть России, Сибирь, Алтай, Кавказ, Забайкалье, Дальний Восток России, Камчатка, Магадан, Сахалин, Курильские острова, Япония, Корея, Китай, Монголия, Казахстан, Киргизия, Узбекистан, Иран, Кавказ, Крым, Турция, Тайвань.

61. *Vespula vulgaris* (Linnaeus, 1758) (*Vespa vulgaris* Linnaeus, 1758 : 572)

Giordani Soika, 1970 : 326 — Центральный аймак, 1976 : 272 — Центральный аймак, Еск, 1984 : 72 — Кобдоский аймак; Abasheev *et al.*, 2016, Центральный аймак, Селенгинский аймак.

Материал: Булганский аймак, сомон Рашант, г. Хугну-Хан, 2♂♂, 6 рабочие — 04–20.09.2012, 1♀ — 30.05.2014 (Б. Буянжаргал); Центральный аймак, падь Сэлх, 1♀ — 1998 (кол. ИБ МАН); Центральный аймак, 40 км от Улан-Батора, р. Туул, 2♀♀ — 10.06.2004 (кол. ИБ МАН); Центральный аймак, Тэрэлж, 4♀♀ — 14.08.2011 (Б. Буянжаргал).

Распространение: Европа, европейская часть России, Сибирь, Алтай, Забайкалье, Прибайкалье, Дальний Восток России, Камчатка, Сахалин, Курильские острова, Япония, Корея, Китай, Монголия, Казахстан, Киргизия, Иран, Кавказ, Турция, Европа, север Индии, Исландия, Новая Зеландия, Австралия, Гавайские острова.

Таким образом, **отметим**, что в настоящее время в Орхон-Селенгинской впадине, располагающейся в Северной Монголии, известно обитание 61 вида, что составляет 61 % (100 видов) видового состава фауны Монголии (табл. 2). Подсемейство Eumepinae в Монголии представлено 79 видами, а в Орхон-Селенгинской впадине обитает 47 видов (59,5 %), Vespinae в Монголии — 11, в Орхон-Селенгинской впадине — 8 (72,7 %), Polistinae — соответственно 8 и 6

(75,0 %), Masarinae — 2 и 0 (0 %). Как видно, многие виды, отмеченные в Монголии, не проникают в пределы Орхон-Селенгинской впадины, представляющей среднегорный район с преобладанием лесостепных и степных ландшафтов.

Ядро веспидофауны Орхон-Селенгинской впадины (47 видов, 77,1 %), а также фауны всей Монголии (79 видов, 79,0 %) составлено в значительной степени видами подсемейства Eumeninae. Подсемейство Eumeninae является самым богатым видовом отношении в семействе Vespidae. На сегодняшний день известны более 3 500 видов в мировой фауне [Pickett & Carpenter, 2010]. В Палеарктике определены 887 видов [Курзенко, 2012]. Большое видовое разнообразие, наличие крупных политопных таксонов и обширный ареал подсемейства говорят о процветании группы и молодости ее форм [Курзенко, 1978]. Также родовое и видовое многообразие эвменин имеется в Палеарктике, а местом происхождения, по-видимому, является Лавразия [Курзенко, 1980].

В фауне Орхон-Селенгинской впадины большинство видов данного подсемейства относятся к родам *Ancistrocerus* (11 видов, 18,3 % от фауны Vespidae) и *Eumenes* (9 видов, 15 %). Роды *Stenodynerus* (4 вида, 6,7 %), *Symmorphus* (4, 6,7 %), *Euodynerus* (4, 6,7 %), *Onychopterocheilus* (3, 5 %), *Pseudepipona* (3, 5 %), *Pterocheilus* (2, 3,3 %), *Odynerus* (2, 3,3 %) с 22 видами составляют 35 % от общего количества видов фауны. Остальные 5 родов *Katamenes*, *Discoelius*, *Allodynerus*, *Antepipona*, *Gymnomerus* представлены лишь одним видом и составляют 8,3 % от фауны.

Виды подсемейства Vespinae принадлежат к двум родам *Dolichovespula* и *Vespula*, которые представлены соответственно 4 видами. Данное подсемейство составляет 13,3 % веспидофауны.

Подсемейство Polistinae представлено одним родом *Polistes* с 6 видами, составляющими 8,3 % от общего количества видов.

3.3. Внутрипопуляционные социальные группы и их соотношение в фауне веспид

Осы по социальной организации репродуктивных внутрипопуляционных групп делят на — одиночные и общественные осы. Особи популяции одиночных ос, как известно, независимы и обособлены друг от друга, во время размножения каждая самка строит собственное гнездо и воспитывает потомство без участия других особей. Для общественных ос характерно обитание в семье, где совместно живет несколько поколений потомства и разделены обязанности среди ее членов.

Из 61 вида ос Орхон-Селенгинской впадины 47 (77,1 %) отнесены к одиночным осам (подсемейство Eumeninae), остальные 14 (22,9 %) видов являются общественными осами (подсемейство Polistinae и Vespinae). В целом по Монголии относительное количество видов общественных ос в регионе больше и составляют 73,7 % видов общественных ос страны, а одиночные осы — 59,5 %, что свидетельствует о более высокой экологической пластичности общественных ос.

Конечно, по абсолютному числу видов преобладают одиночные осы над общественными, поскольку их больше в видовом отношении. При этом численность общественных ос намного превращает численность одиночных ос.

3.4. Ареалогический анализ

Ареалогической классификации животных посвящено много работ [Lindroth, 1956; Coore, 1970, 1977; Сергеев, 1981, 1986; Бельшев, Харитонов, 1981; и др.]. К сожалению, нет единого подхода и, по-видимому, не может быть, поскольку разные группы животных в силу биологических особенностей, истории формирования имеют свою специфику пространственного размещения.

Большинство исследователей придерживаются широтно-долготного (широтно-высотно-долготного) построения схемы ареалогического деления.

Широтные группы ареалов — это группы видов со сходным расположением границ по отношению к зональным и подзональным границам. Объединение видов в подобные группы отражает их сходство по отношению к теплу, влаге и общему характеру почвенно-растительного покрова, свойственным широтным природным зонам [Сергеев, 1986].

Долготные группы ареалов выделялись на основании отношения видов к границам западного, центрального и восточного секторов Палеарктики [Городков, 1984; Сергеев, 1986].

На основании вышеприведенных принципов ареалогического деления, в первую очередь работ К. Б. Городкова [1984], М. Г. Сергеева [1986], А. Ф. Емельянова [1974], А. Г. Исаченко [1985], нами проведен хорологический анализ фауны складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины и составлена их ареалогическая классификация. В отношении Монголии нами выделены еще несколько дополнительных ареалогических групп.

Основой наших ареалогических построений послужили литературные сведения по распространению веспид Палеарктики [Kostylev, 1925, 1929, 1940b; Костылев, 1932, 1935а,б, 1937, 1938, 1939; Курзенко, 1971, 1974, 1976, 1977а,б,в, 1978, 1979, 1981, 1982, 1984а,б, 1986, 1988, 1992, 1995, 2004; Kurzenko, 1995; Yamane & Yamane, 1987; Yamane, 1990; Kim & Yamane, 2001, 2004, 2009; Kim, 2005, 2012; Kim & Lee, 2006; Gusenleitner, 1972, 1984, 1985, 1986, 1987, 1991, 1993, 1994, 1995а,б, 1997, 1998а,б, 1999а,б,с, 2000, 2001а,б,с, 2002а,б, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008; Schjachtenok & Gusenleitner, 1996; Dvarok & Castro, 2007; Dubatolov, 1998, 2001; Dubatolov *et al.*, 2002, 2003; Dubatolov & Milko, 2004; Dubatolov & Noromodyi, 2005; Dubatolov & Dolgikh, 2009; Dubatolov, 2011; Castro & Dvorak, 2009, 2010; Budriene *et al.*, 2004; Carpenter, 1996; Carpenter & Kojima, 1997; Mahmood *et al.*, 2012; Oehlke, 2012; Ebrahim & Carpenter, 2008; Haddad *et al.*, 2007; Eck, 1981, 1983, 1984, 1988, 1992; Абашеев, 2012; Buyanjargal *et al.*, 2013b; Abasheev *et al.*, 2015; Archer, 1987, 2006, 2007,

2008a,b; Neumeyer *et al.*, 2014, 2015; Tan, 2010; You *et al.*, 2013; Фатерыга, 2010; Kojima & Nagiwaru, 1998; Tuzun *et al.*, 2000; Yildirim & Kojima, 1999; Yildirim & Gusenleitner, 2012].

В результате получена общая картина широтного и долготного распределения ос и в целом выявлены особенности хорологической структуры веспидофауны интересующего нас региона.

3.4.1. Долготные группы ареалов

Долготные группы ареалов видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины включают 3 надгруппы, внутри которых выделено разное число групп и подгрупп (табл. 3).

Таблица 3

Долготные составляющие ареалов складчатокрылых ос
Орхон-Селенгинской впадины

Долготные группы		Кол-во видов (%)	Виды
Космополитическая		2 (3,4)	<i>V. vulgaris</i> , <i>V. germanica</i>
Голарктическая		6 (10,2)	<i>G. laevipes</i> , <i>Ps. herrichii</i> , <i>A. antilope</i> , <i>A. parietum</i> , <i>V. australica</i> , <i>D. norwegica</i>
Голарктическо-Индо-Малайская		1 (1,7)	<i>V. rufa</i>
Транспалеарктическо-Индо-Малайская		1 (1,7)	<i>Eu. notatus</i>
Транспалеарктическо-Эфиопская		1 (1,7)	<i>P. gallicus</i>
Палеарктическая	Транспалеарктическая	8 (13,6)	<i>E. coarctatus</i> , <i>Eu. quadrifasciatus</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. oviventris</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>D. media</i> , <i>D. sylvestris</i> , <i>Eu. dantici</i>
	Трансэвразийская	14 (23,7)	<i>Di. dufourii</i> , <i>E. punctatus</i> , <i>S. angustatus</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>St. punctifrons</i> , <i>St. orenburgensis</i> , <i>D. saxonica</i> , <i>S. fuscipes</i> , <i>O. alpinus</i> , <i>St. clypeopictus</i> , <i>E. pedunculatus</i> , <i>A. scoticus</i> , <i>A. ichneumonideus</i> , <i>P. albellus</i>
	Трансазиатско-дизъюнктивная	1 (1,7)	<i>St. pullus</i>

Долготные группы		Кол-во видов (%)	Виды
З Ц П	Трансзападно-центральнопалеарктическая	3 (5,1)	<i>P. biglumis</i> , <i>P. nimpha</i> , <i>S. crassicornis</i>
	Европейско-казахстанско-монгольская	3 (5,1)	<i>E. tripunctatus</i> , <i>K. tauricus</i> , <i>Ps. augusta</i>
Ц П	Казахстанско-монгольская	6 (10,2)	<i>E. affinissimus</i> , <i>E. mongolicus</i> , <i>Pt. sibiricus</i> , <i>Ps. przewalskyi</i> , <i>On. eckloni</i> , <i>Eu. caspicus</i>
	Монгольская	4 (6,8)	<i>E. transbaicalicus</i> , <i>A. rufopictus</i> , <i>On. kiritshenkoi</i> , <i>On. turovi</i>
Ц В П	Южносибирско-приморская	2 (3,4)	<i>S. lucens</i> , <i>A. mongolicus</i>
	Байкальско-северо-восточноазиатская	1 (1,7)	<i>A. hangaicus</i>
	Байкальско-дальневосточная	6 (10,2)	<i>E. septentrionalis</i> , <i>E. rubrofemoratus</i> , <i>P. riparius</i> , <i>Al. mandschuricus</i> , <i>P. snelleni</i> , <i>O. cuneiformis</i>

Примечание: ЦЗП — Центрально-западнопалеарктическая, ЦП — Центральнопалеарктическая, ЦВП — Центрально-восточнопалеарктическая

В фауне Орхон-Селенгинской впадины представлены широко распространенные виды, такие как космополитические, голарктические, транспалеарктические и трансевроазиатские. На их долю приходится 54,2 % общего количества видов (табл. 3).

Надгруппа палеарктических видов оказалась наиболее представительной и включает 81,4 % видов фауны региона. Соотношение количества видов групп и подгрупп данной надгруппы показано на рис. 21.

По данным рис. 21 видно, что выделяется пограничное положение региона, явно прослеживается долготный фаунистический рубеж. С запада до указанного рубежа доходит 9 видов, связанных с аридными территориями (*E. affinissimus*, *E. tripunctatus*, *E. mongolicus*, *Pt. sibiricus*, *Ps. przewalskyi*, *On. eckloni*, *Eu. caspicus*, *K. tauricus*, *Ps. augusta*). С востока до данного рубежа простираются ареалы также 9 видов (*E. septentrionalis*, *E. rubrofemoratus*, *S. lucens*, *P. riparius*, *Al. mandschuricus*, *P. snelleni*, *O. cuneiformis*, *A. mongolicus*,

A. hangaicus). Таким образом, у 18 видов, или одной трети видового состава веспид Орхон-Селенгинской впадины, проходят границы ареалов.

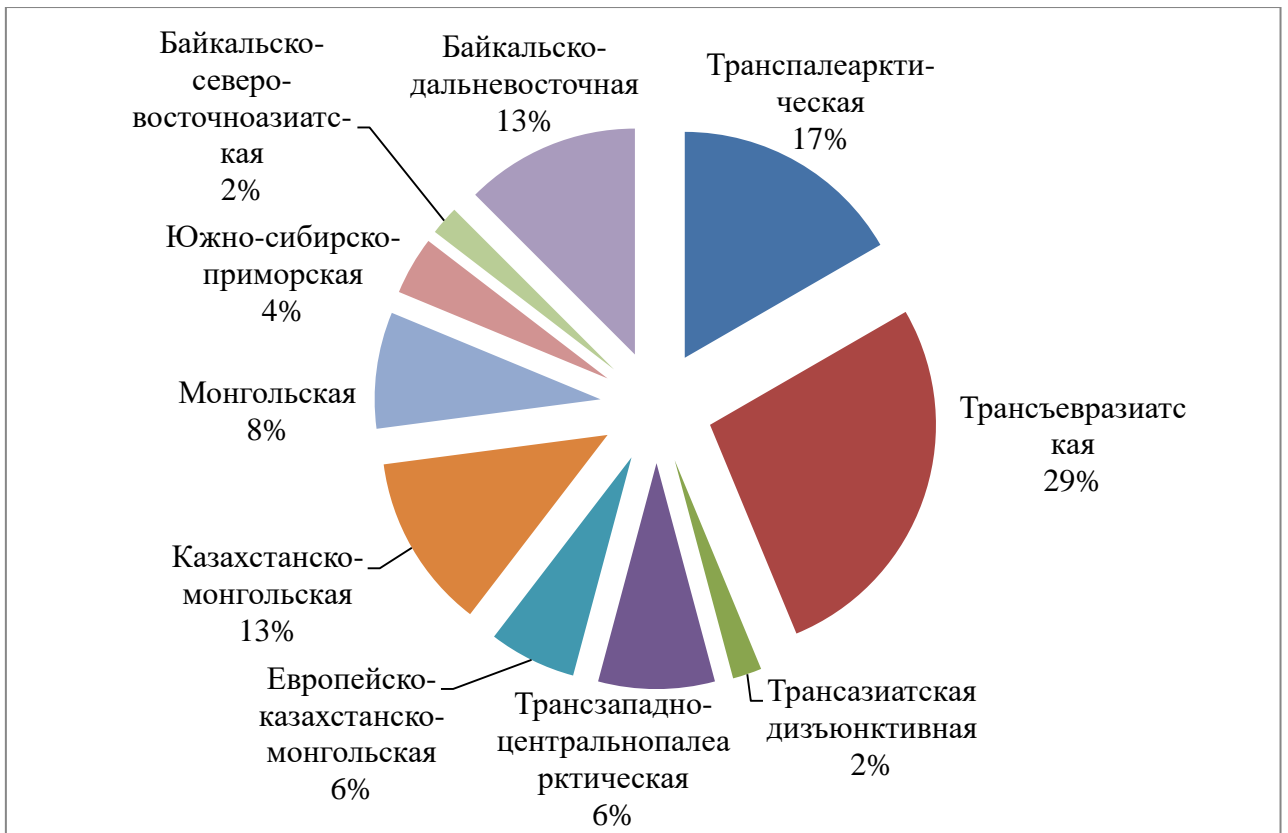


Рисунок 21. Группы палеарктических видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины

Кроме того, 4 вида отнесены к монгольской подгруппе (*E. transbaicalicus*, *A. rufopictus*, *On. turovi*, *On. kiritshenkoi*), долготный ареал которых, как и впрочем широтный, находится в пределах Монголии (включая Внутреннюю Монголию Китая). По сути, они являются эндемиками Монголии.

3.4.2. Широтные группы ареалов

Широтные группы ареалов складчатокрылых ос составлены на основе ландшафтных зон физико-географических поясов. Таких широтных ареальных групп в Орхон-Селенгинской впадине оказалось 6. В таблице 4 показано распределение видов складчатокрылых ос по этим широтным группам, а на рис. 22 дано их соотношение.

Широтные составляющие ареалов складчатокрылых ос
Орхон-Селенгинской впадины

Широтные группы	Кол-во видов (%)	Виды
Полизоная	25 (42,4)	<i>V. vulgaris</i> , <i>V. germanica</i> , <i>G. laevipes</i> , <i>Ps. herrichii</i> , <i>A. antilope</i> , <i>A. parietum</i> , <i>V. austriaca</i> , <i>V. rufa</i> , <i>E. coarctatus</i> , <i>Eu. notatus</i> , <i>Eu. quadrifasciatus</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. oviventris</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>D. media</i> , <i>D. sylvestris</i> , <i>E. punctatus</i> , <i>S. angustatus</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>A. scoticus</i> , <i>St. orenburgensis</i> , <i>D. saxonica</i> , <i>S. crassicornis</i> , <i>P. biglumis</i> , <i>Di. dufourii</i>
Бореальная	5 (8,5)	<i>D. norwegica</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>E. rubrofemoratus</i> , <i>S. lucens</i> , <i>P. riparius</i>
Суббореальная семигумидная	12 (20,3)	<i>P. nimpha</i> , <i>S. fuscipes</i> , <i>St. clypeopictus</i> , <i>E. pedunculatus</i> , <i>St. pullus</i> , <i>Al.mandschuricus</i> , <i>P. snelleni</i> , <i>P. albellus</i> , <i>A. hangaicus</i> , <i>St. punctifron</i> , <i>A. ichneumonideus</i> , <i>O. alpinus</i>
Суббореальная семиаридная	13 (22,0)	<i>Ps. augusta</i> , <i>E. tripunctatus</i> , <i>E. mongolicus</i> , <i>K. tauricus</i> , <i>E. affinissimus</i> , <i>Pt. sibiricus</i> , <i>Ps. przewalskyi</i> , <i>On. eckloni</i> , <i>E. transbaicalicus</i> , <i>A. rufopictus</i> , <i>O. cuneiformis</i> , <i>A. mongolicus</i> , <i>Eu. dantici</i>
Суббореальная аридная	2 (3,4)	<i>P. gallicus</i> , <i>Eu. caspicus</i>
Суббореальная экстрааридная	2 (3,4)	<i>On. turovi</i> , <i>On. kiritshenkoi</i>

Полизоная группа (виды, обитающие в бореальных, суббореальных и субтропических ландшафтных зонах) представлена наибольшим числом видов, чуть меньше половины ос (42 %) были отнесены к ней. Высокое представительство данной группы говорит о том, что, во-первых, регион имеет переходный природно-зональный характер географического положения (проходит южная окраина переходной зоны) и, во-вторых, экологические условия региона очень разнообразны и обусловлены не только пограничным его положением, но и особенностями сложной орографии.

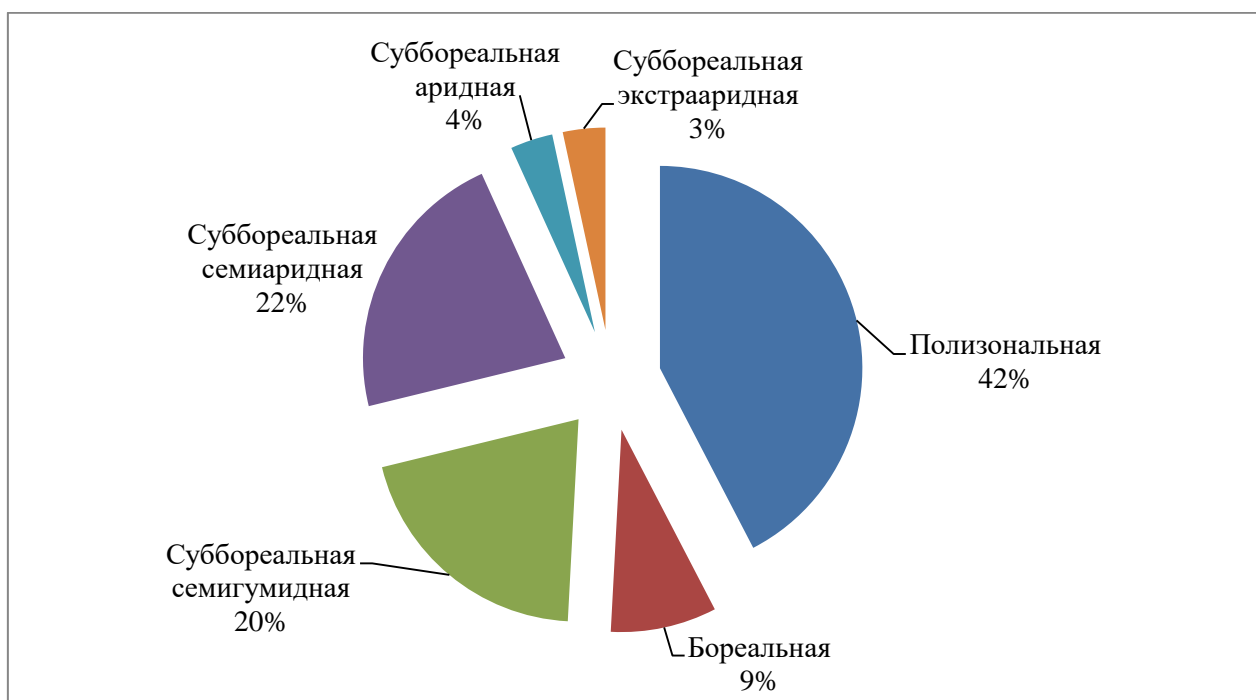


Рисунок 22. Соотношение разных широтно-зональных групп складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины

Южное географическое положение Орхон-Селенгинской впадины в переходной зоне способствовало обитанию относительно большого количества видов, связанных суббореальными семигумидными, семиаридными и аридными территориями (49 %). Суббореальных семиаридных видов, естественно, было больше (22 %), за ней следовали лесостепные семигумидные виды (20 %), доля двух других групп (суббореальных аридных — 4 % и суббореальных экстрааридных — 3 %) была заметно меньше. Последнее объясняется не только тем, что они слабо проникают на север Монголии в Орхон-Селенгинскую впадину, но и бедностью видового состава аридных групп ос.

Относительно сухие условия региона препятствуют проникновению большого числа бореальных (лесных) видов, их всего 9 %.

Представители суббореальных аридных (семиаридных, аридных, экстрааридных) и полизональных видов часто проникают на северную часть субтропического пояса, в основном на север Африки, Малую и Переднюю Азию.

В целом в Северной Монголии прослеживаются широтные рубежи ареалов ряда видов с севера — лесных форм, с юга — аридных зон. Выше мы говорили

о долготном рубеже. Поэтому север Монголии вместе с Байкальским регионом можно рассматривать как единый фаунистический рубеж, назвав его байкальско-монгольским фаунистическим рубежом.

3.4.3. Комбинаторика широтной и долготной составляющих ареала

Более цельную картину нам дает комбинаторика широтной и долготной составляющих ареала, которая позволяет полнее охарактеризовать тип распределения. Соотношение долготных и широтных составляющих в фауне складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской показано в таблице 5:

Таблица 5

Соотношение долготных и широтных составляющих
в фауне складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины

Долготные группы		Широтные группы					Всего	
		ПЗ	Б	СБ-сг	СБ-са	СБ-а		СБ-за
Космополитическая		2					2	
Голарктическая		5	1				6	
Голарктическо-Индомалайская		1					1	
Транспалеарктическо-Индомалайская		1					1	
Транспалеарктическо-Эфиопская						1	1	
Палеарктическая	Транспалеарктическая	7			1		8	
	Трансэвразийская	7		7			14	
	ТА			1			1	
	ЗЦ	Трансзападно-центральнопалеарктическая	2		1			3
		Европейско-казахстанско-монгольская				3		3
	ЦП	Казахстанско-монгольская				5	1	6
		Монгольская				2		2
	ЦВ	Южно-сибирско-приморская		1		1		2
		Байкальско-северо-восточноазиатская			1			1
		Байкальско-дальневосточная		3	2	1		6
Всего		25	5	12	13	2	2	59

Примечание: Долготные группы: ТА — трансасиатская, ЗЦП — западно-центральнопалеарктическая, ЦП — центральнопалеарктическая, ЦВП — центрально-восточнопалеарктическая; Широтные группы: ПЗ — полизональная, Б — бореальная, СБ-сг — суббореальная семигумидная, СБ-са — суббореальная семиаридная, СБ-а — суббореальная аридная, СБ-за — суббореальная экстрааридная.

Остановимся несколько подробнее на данных этой таблицы.

I. Надгруппа космополитических полизональных видов

Виды данной группы распространены по миру. В Орхон-Селенгинской впадине группа представлена 2 видами (3,4 %) из рода *Vespula* (*V. germanica*, *V. vulgaris*). Эти виды имеют космополитическое полизональное распространение и представлены почти на всех континентах. Случайно интродуцированы в Северную и Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию и Южную Африку [Yamane et al., 1980; Archer, 1989; Carpenter & Kojima, 1997; Курзенко, 1995, 2004]. Поэтому ареал нами рассмотрен в реальных современных масштабах распространения вида.

II. Надгруппа голарктических видов

В эту группу из исследуемого нами региона отнесено 6 видов (10,2 %), распространенные по всей Голарктике. Из них 2 вида представляют два рода подсемейства *Vespinae*: *D. norwegica* и *V. austriaca*, 4 вида — три рода подсемейства *Eumeninae*: *A. antilope*, *A. parietum*, *G. laevipes* и *Ps. herrichii*. Они относятся к двум широтным группам: *D. norwegica* — к бореальным лесным, остальные виды — к полизональным видам.

III. Надгруппа голарктическо-индо-малайских полизональных видов

В группу входит один вид *Vespula rufa*, ареал которого в основном охватывает неарктическую и палеарктическую области и часть индо-малайской области.

IV. Надгруппа транспалеарктическо-индо-малайских полизональных видов

Данная надгруппа включает один вид *Eu. notatus*, который распространен по всей Палеарктике, а также найден во Вьетнаме и Таиланде (Индо-Малайская область).

V. Надгруппа транспалеарктическо-эфиопских суббореальных аридных видов

В группу входит один вид *P. gallicus*, который распространен в суббореальных аридных ландшафтах Палеарктической области и в восточной части Центральной Африки — Эфиопии.

VI. Надгруппа палеарктических видов

Группу составляют виды, населяющиеся по всей Палеарктике. В пределах палеарктической надгруппы выделено 6 групп (табл. 5): транспалеарктическая, трансевразийская, трансасийская, западно-центральнопалеарктическая, центральнопалеарктическая и центрально-восточнопалеарктическая. Всего надгруппа в регионе насчитывает 48 видов.

1. Группа транспалеарктических видов. Группу составляют виды, населяющие большую часть Евразии, а часто и север Африки. Распространение транспалеарктических видов свидетельствует о том, что они находят благоприятные условия в районах как с океанским, так и с наиболее суровым континентальным климатом. В данную группу включаются 8 видов (13,6 %). Большинство из них (*D. media*, *D. sylvestris*, *A. nigricornis*, *A. trifasciatus*, *A. oviventris*, *E. coarctatus*, *Eu. quadrifasciatus*) широко распространены по бореальному и суббореальному поясам, а также некоторые виды на юге проникают до северных субтропических зон. На севере они ограничены северной границей зоны тайги, хотя некоторые (*D. media*) проникают и в тундру. Это показывает, что полизональные виды терпимы к относительно широкому диапазону температур и влажности. Лишь один вид *Eu. dantici* является суббореальным семиаридным степным, хотя он встречается и в семигумидной и аридной зонах суббореального пояса. Многие виды (6 видов) этой группы принадлежат к подсемейству Eumeninae, а остальные — Vespinae.

2. Группа трансевразийских видов. Ее представители распространены от западных до восточных границ Евразии. В эту группу входят 14 (22, 9 %) видов ос. Большинство из них (*Di. dufourii*, *E. punctatus*, *S. angustatus*, *A. parietinus*, *A. scoticus*, *St. orenburgensis*, *D. saxonica*) широко распространены по бореальной, суббореальной, а также северной субтропической зонам. Некоторые представители (*S. fuscipes*, *O. alpinus*, *St. clypeopictus*, *St. punctifrons*, *E. pedunculatus*, *A. ichneumonideus*, *P. albellus*) этой группы встречаются только в суббореальных семигумидных ландшафтах евразийской части Палеарктики, лишь иногда заходят в бореальную зону. На юге обычно достигают северной

границы степной зоны. Это свидетельствует о том, что они сравнительно засухоустойчивы и способны переносить более высокие летние температуры.

3. Группа трансзиатских видов. Группа состоит из одного вида — *St. pullus*, ареал которого можно рассматривать как трансзиатско-дизъюнктивный суббореальный семигумидный. В настоящее время известно два изолированных участка: один участок находится в юго-западной части Азии — центральной и восточной Турции, второй включает север Монголии, юг Забайкалья и на восток доходит до севера Корейского полуострова (рис. 23). Точные границы на некоторых участках ареала неизвестны, поэтому они обозначены на рисунке пунктиром.

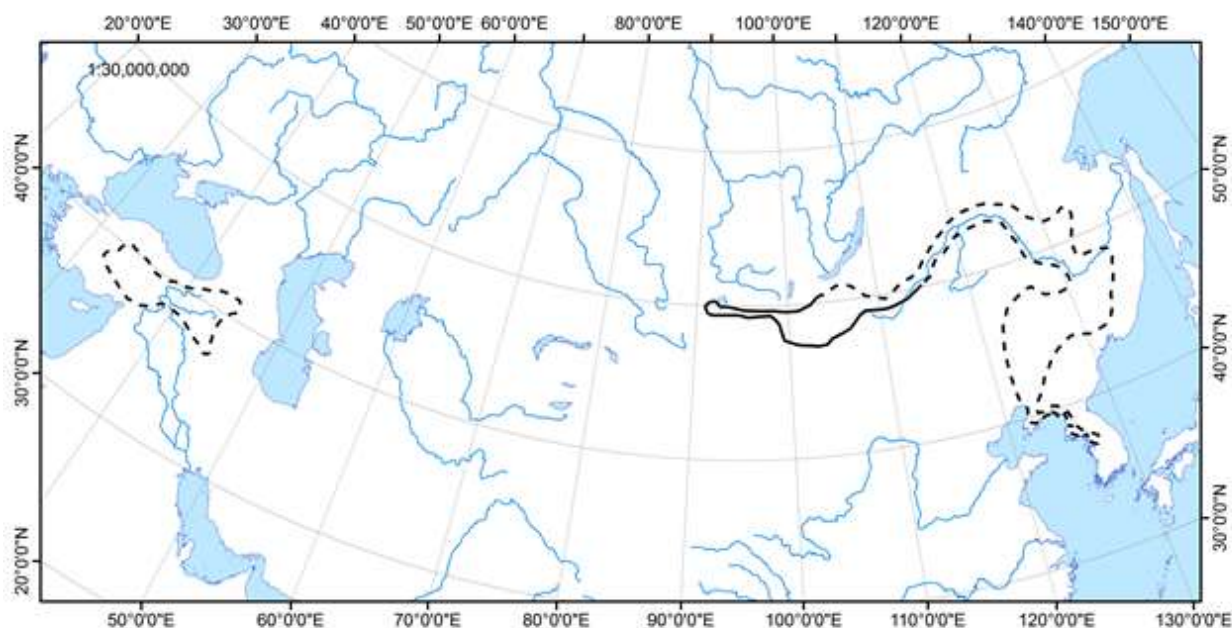


Рисунок 23. Ареал трансзиатско-дизъюнктивного суббореального семигумидного вида *Stenodynerus pullus* Gusenleitner, 1981

4. Группа западно-центральнопалеарктических видов. Группу составляют виды, населяющие западную и центральную части Палеарктики. Она состоит из 6 видов, относящихся к двум подгруппам: трансзападно-центральнопалеарктической и европейско-казахстанско-монгольской.

А. *Трансзападно-центральнопалеарктическая подгруппа*. В группу отнесено 3 вида (5,1 %). Распространены они главным образом в Северной Африке, Европе, на востоке доходят до Монголии и хр. Хингана. При этом их рубежи проходят преимущественно по горам. Два из них (*S. crassicornis*, *P. biglumis*) встречаются по бореальному, суббореальному и субтропическому поясам. Однако *P. nimpha* встречается в суббореальном семигумидном поясе западно-центральной Палеарктики.

Б. *Европейско-казахстанско-монгольская подгруппа*. К группе относятся 3 вида (5,1 %) — *E. tripunctatus*, *K. tauricus*, *Ps. augusta*, распространение которых на западе связано со Средиземноморьем, по Европе более широко распространены только по ксеротермным местообитаниям. По зональному распространению виды связаны семиаридным поясом, а *K. tauricus* проникает в субтропическую пустынную зону.

5. Группа центральнопалеарктических видов. Представители этой группы (10 видов) связаны с внутриконтинентальными районами Евразии. Они терпимы к континентальности климата, тепло- и засухолюбивы. Это подтверждается их распространением в пределах зон пустыни, полупустыни и степей. В рамках этой группы выделяются 2 подгруппы, различающиеся своим распространением по отношению к рубежам внутренних частей Азии.

А. *Казахстанско-монгольская подгруппа*. Группа включает 6 видов (10,2 %) — *E. caspicus*, *On. eckloni*, *Pt. sibiricus*, *E. affinissimus*, *Ps. przewalskyi*, *E. mongolicus*. Ее представители на востоке не выходят за пределы Большого Хингана и юго-востока Монголии, на западе — за Каспийское море и Закавказье. На севере некоторые виды проникают в Забайкалье (*On. eckloni*, *Pt. sibiricus*, *E. mongolicus*), а на юге достигают хр. Тянь-Шаня (*E. affinissimus*) (рис. 24). В зональном отношении они ограничены семиаридными и аридными зонами (степи и пустынные степи), что свидетельствует об их теплолюбивости и засухоустойчивости.

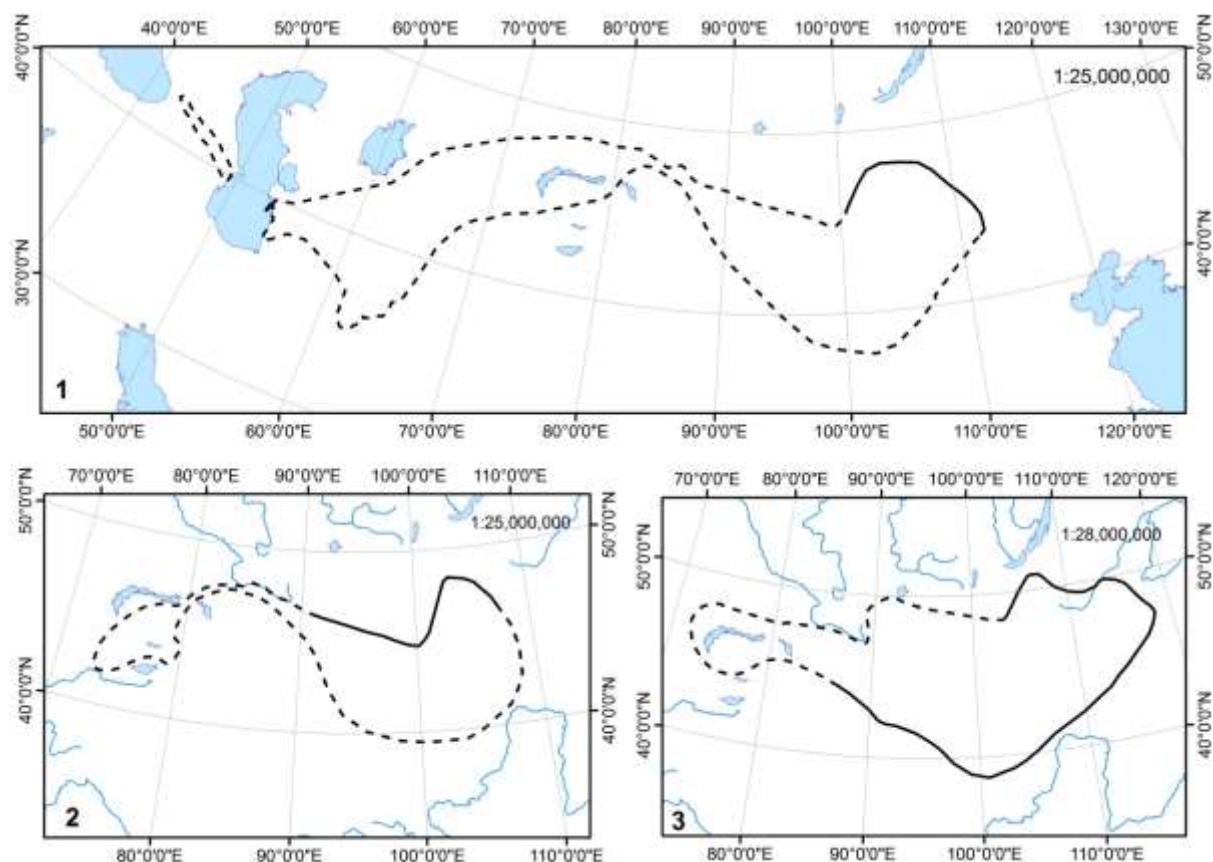


Рисунок 24. Распространение видов складчатокрылых ос казахстанско-монгольской подгруппы.

Обозначения: 1 — ареал *Euodynerus caspicus* (Morawitz, 1873);

2 — ареал *Eumenes affinissimus* Saussure, 1852;

3 — ареал *Pterocheilus sibiricus* (Morawitz, 1867);

--- — участки границ ареалов точно не установлены

Б. Монгольская подгруппа. Включает 4 вида (6,8 %). Один из них — *E. transbaicalicus* — встречается в суббореальных семиаридных ландшафтах (степь) Монголии, Западного Забайкалья и Маньчжурии. Ареалы других двух видов ограничены Южной Монголией и Северным Китаем (рис. 25). По широтному разделению последние относятся к семиаридным (*A. rufopictus*) и экстрааридным суббореальным (*On. turovi*, *On. kiritshenkoi*) поясам.

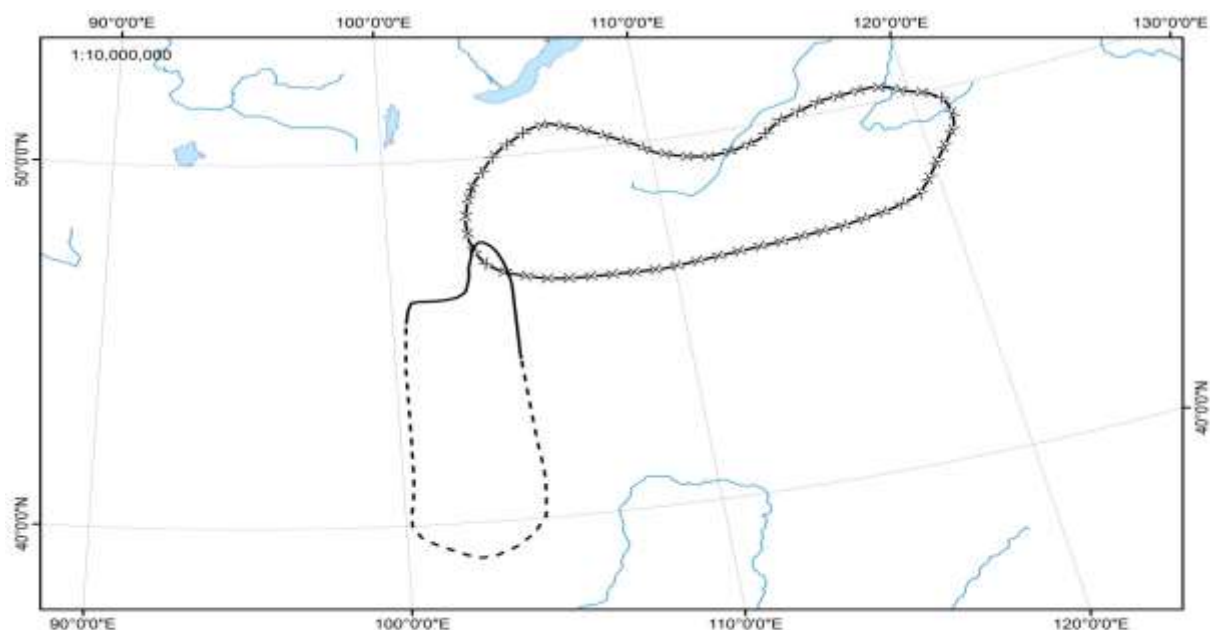


Рисунок 25. Распространение видов складчатокрылых ос монгольской подгруппы.

Обозначения: -x-x-x — ареал *Eumenes transbaicalicus* Kurzenko, 1984;

— — ареал *Onychopterocheilus kiritshenkoi* (Kostylev, 1940) и *On. turovi* (Kostylev, 1937);

--- — участки границ ареалов точно не установлены

6. Группа центрально-восточнопалеарктических видов. В данную группу включены виды, распространенные от Тихого океана на востоке до различных рубежей на территории Южной Сибири на западе. Эти виды требовательны к летнему максимуму осадков. В Орхон-Селенгинской впадине можно выделить 3 подгруппы, у которых западная граница заканчивается районом Байкала и Алтая. Сюда отнесено 9 видов (табл. 5).

А. Байкальско-северо-восточноазиатская подгруппа. В нее входит лишь один вид — *A. hangaicus* (1,7 %). Находки его известны в нескольких районах — на Магадане, в Предбайкалье, Южном Забайкалье и Северной Монголии (рис. 26). Вероятно, он будет найден и в других районах Сибири. Обитает в лесных и лесостепных биотопах, в Монголии заходит в степную зону.

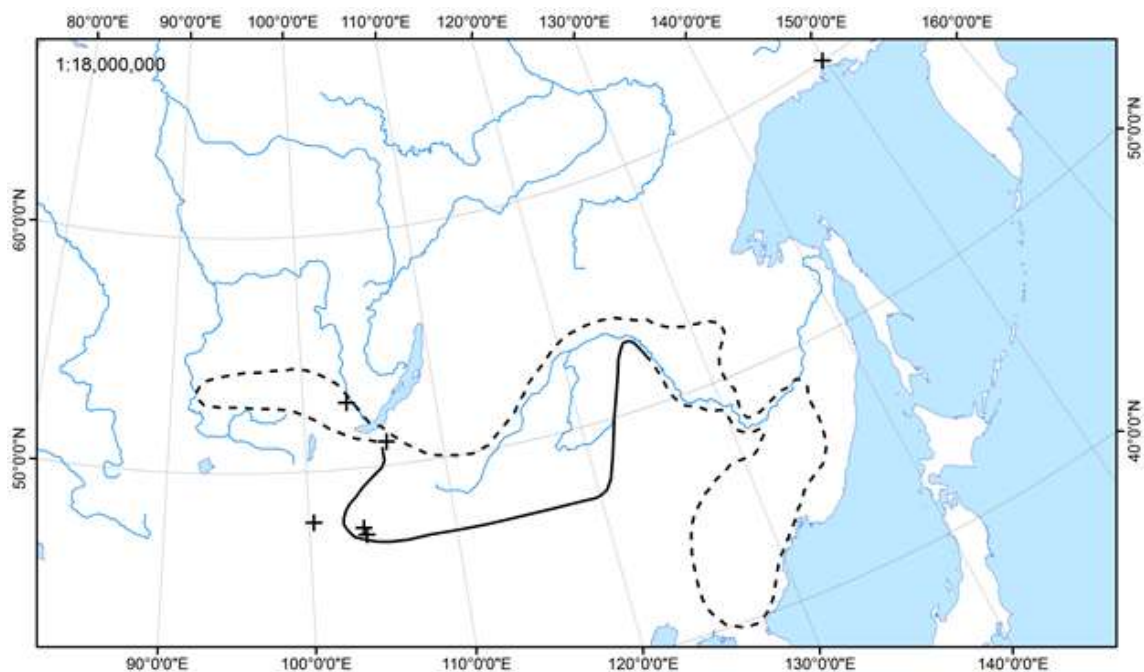


Рисунок 26. Распространение видов складчатокрылых ос байкальско-северо-восточноазиатской и южно-сибирско-приморской подгрупп.
 Обозначения: — — ареал *Ancistrocerus mongolicus* (Kostylev, 1940) (пунктиром указаны точно неустановленные участки границ ареала);
 + — места находок *Ancistrocerus hangaicus* Kurzenko, 1977

Б. Южно-сибирско-приморская подгруппа. В данную подгруппу включено 2 (3,3 %) вида — *A. mongolicus*, *S. lucens*, которые отмечены от Алтая на западе до Приамурья, Сахалина, Японии на востоке. При этом распространение *A. mongolicus* связано с суббореальным семиаридным (рис. 26), а *S. lucens* — с бореальным поясами.

В. Байкальско-дальневосточная подгруппа. К группе отнесено 6 (10,2 %) видов, которые распространены от Забайкалья и Монголии на западе до Приамурья и Японии на востоке (рис. 27). Из них 2 вида — *Al. mandschuricus* и *E. rubrofemoratus* — встречаются более южнее, на севере не доходят до Забайкалья. Байкальско-дальневосточные виды в основном связаны с бореальным (*E. septentrionalis*, *P. riparius*, *E. rubrofemoratus*) и суббореальным семигумидным (*P. snelleni*, *Al. mandschuricus*) поясами. *O. cuneiformis* распространен в семиаридных зонах суббореального пояса этого региона.

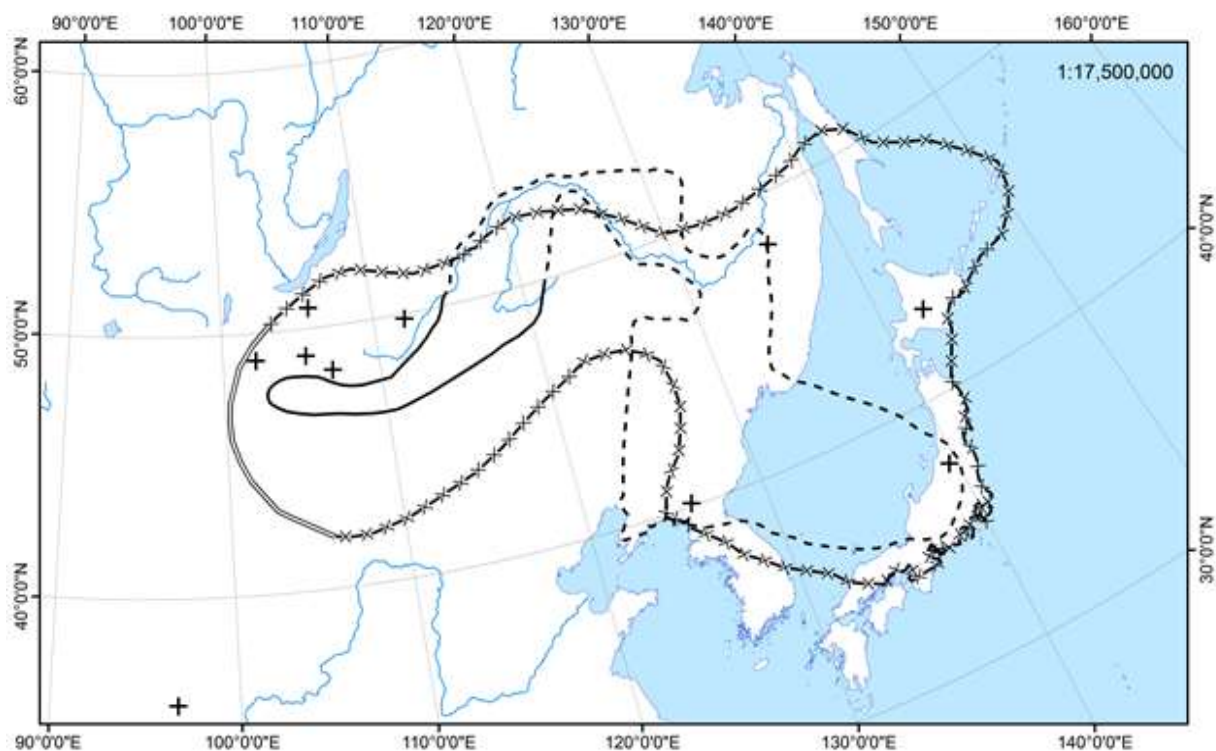


Рисунок 27. Распространение видов байкальско-дальневосточной подгруппы.

Обозначения: — — ареал *Allodynerus mandshuricus* Blüthgen, 1953; - - - — границы ареала точно неизвестны; + — места находок *Polistes snelleni* Saussure, 1862; — -x-x- — ареал *Polistes riparius* Yamane & Yamane, 1987, -x-x-x- — границы ареала точно неизвестны

Итак, ареалогический анализ фауны складчатокрылых ос позволяет отметить следующее. Фауна веспид Орхон-Селенгинской впадины Монголии в ареалогическом отношении весьма разнообразна, состоит из космополитических, голарктических и палеарктических видов в сочетании с различными широтными группами. Космополитические, голарктические, голарктическо-индо-малайские, транспалеарктическо-индо-малайские и транспалеарктическо-эфиопские виды составляют 18,6 %, остальные 84,4 % — палеарктические. Причем среди палеарктических видов ведущее место занимают, как и предполагалось, суббореальные виды, связанные особенно с суббореальными семигумидными и суббореальными семиаридными ландшафтами. Семиаридные виды в основном принадлежат западноцентральнопалеарктическим и центральнопалеарктическим подгруппам. Один из суббореальных видов — *Eu. dantici* — имеет в отличие от

других весьма широкий долготный ареал, распространенный почти по всей Палеарктике и занимающий многие суббореальные ландшафты — от гумидным до экстрааридных.

Относительно в большом количестве присутствуют полизональные виды (около 42,0 %), большинство которых имеет широкие ареалы распространения (космополитическое и голарктическое, транспалеарктическое), но они в Монголии избегают экстрааридных ландшафтов. Виды из суббореальных аридных и экстрааридных ландшафтов в Северную Монголию проникают мало.

Ареалогический анализ складчатокрылых ос показывает очень важную роль региона вместе с соседними районами в распространении животных. Очевидно, что Северная Монголия вместе с Забайкальем выступает как важный фаунистический рубеж в распространении складчатокрылых ос. Его можно назвать, как уже выше говорили, байкальско-монгольским фаунистическим рубежом. Тем самым мы расширили известный байкальский фаунистический рубеж, обоснованный на разных группах животных [Шиленков, 1999, 2000; Доржиев, 2000; Хобракова и др., 2014].

Значимость данного рубежа для складчатокрылых ос весьма заметна. Для западно-центральнопалеарктических и центральнопалеарктических суббореальных, субаридных и аридных видов Монголия выступает как восточный форпост, они не встречаются дальше Большого Хингана в связи с резкой сменой природной обстановки.

То же самое можно сказать относительно центрально-восточнопалеарктических бореальных и суббореальных видов лишь с той разницей, что западные рубежи их границ ареалов заканчиваются в районе Байкала и Северной Монголии, лишь отдельные виды продвигаются немного на запад по горным коридорам. С севера на юг в Монголию бореальные виды заходят языками по хребтам и ограничиваются южными границами горных лесов.

Особый интерес вызывает структура ареалов двух видов — *St. pullus*, *A. hangaicus*. Характер распространения трансзиатско-дизъюнктивного

суббореального семигумидного вида *St. pullus*, отмеченного в Турции и через многие тысячи километров на востоке — от Монголии до Приамурья, возможно, свидетельствует о его реликтовом происхождении. В Монголии он отмечен в осоково-кустарниково-ильмовом пойменном лесу и на закустаренном лугу. Как и у некоторых видов этой экологической группы наземных животных, разрыв ареала *St. pullus*, возможно, произошел в периоды плейстоценовых похолоданий.

Обращают на себя внимание огромные расстояния между районами находок второго вида — *A. hangaicus*, отнесенного нами к суббореальным семигумидным видам байкальско-северовосточноазиатской подгруппы. В Монголии он отмечен в южных отрогах Хангая на разнотравно-осоковых закустаренных лугах. Конечно, вид слабо изучен, тем не менее расстояние между двумя районами — Байкал, Северная Монголия, с одной стороны, и северное побережье Охотского моря (Магадан) — с другой, исчисляется тысячами километров. *A. hangaicus*, судя по местам находок и отсутствию (?) его в высокогорных хребтах Восточной Сибири и Северо-Востока Азии, т. е. на огромной территории между двумя районами обитания, явно не горное насекомое. Это наводит на мысль, что здесь имеет место разрыв его ареала, произошедший, вероятно, в плейстоценовое время.

Помимо всего Монголия вместе с Забайкальем выступает как арена широтного рубежа для бореальных и аридных видов. Представительство бореальных видов постепенно уменьшается с севера на юг, в основном они являются бореально-монтанными формами, связанными с горными лесами. Южнее, в Центральной Монголии (южных отрогах Хангая и Хэнтея), с исчезновением лесов они уже не встречаются. Некоторые суббореальные семиаридные виды на север доходят до Байкала, в виде реликтов могут существовать еще севернее озера. Аридные виды с юга на север проникают по низкогорьям до Орхон-Селенгинской впадины, лишь единичные формы, возможно, способны продвигаться дальше на север — в Забайкалье.

Еще одной особенностью веспидофауны Монголии является наличие в ней, хотя в небольшом количестве, эндемиков, которые сосредоточены в семиаридных и экстрааридных ландшафтах. Это указывает на то, что Монголия для ряда складчатокрылых ос, так же как и для некоторых представителей других групп животных, выступает центром формообразования.

3.5. Зонально-поясное распределение складчатокрылых ос

Выбор местообитаний видами животных определяется разными абиотическими, биотическими и антропогенными факторами и особенностями их биологии. Виды в процессе эволюции адаптировались к этим факторам по-разному, и поэтому отношение к ним у них разное. Это можно проследить по степени освоения ими разных по условиям территорий.

В данном параграфе рассмотрен вопрос о характере распространения по различным природным зонам и высотным поясам Монголии складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины. Материалы, приведенные ниже, в определенной степени дополняют и раскрывают некоторые вопросы, рассмотренные в предыдущем параграфе (п. 3.4).

В Монголии хорошо выражено 5 природных зон (лесная, лесостепная, степная, пустынно-степная, пустынная) и ряд высотных поясов (альпийский, лесной, лесостепной, степной). Особенностью природы страны является то, что лесная зона представлена здесь южной окраиной и вклинивается относительно далеко на юг языками по хребтам. Поэтому она большей частью одновременно является горно-таежным поясом. То же касается и лесостепной зоны, которая распространена по среднегорьям севера Монголии. Зона степей в Центральной Монголии занимает среднегорные районы, далее, на юг, она переходит на низкогорья и холмистые равнинные территории, и еще южнее распространены пустынно-степная и далее пустынная зоны. Альпийский пояс выражен на севере Монголии на высокогорных хребтах Хангая, Хэнтэя и хребтах Прихубсугуля. На этих же хребтах проявляются лесной, лесостепной и

степной пояса. Последние занимают предгорные части и переходят в равнинные степи.

В таблице 6 показана встречаемость видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины в разных высотных поясах и природных зонах Монголии. Поскольку лесная и лесостепная зоны в Монголии представлены горными ландшафтами, они ниже в таблице и далее обозначены как горно-таежный пояс и пояс горных лесостепей.

Таблица 6

Представленность видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины в разных высотных поясах и природных зонах Монголии

№	Виды	Аль- пий- ский пояс	Горно- таеж- ный пояс	Пояс горных лесос- тепей	Зона сте- пей	Зона пустын- ных степей	Зона пус- тынь
1	<i>Discoelius dufourii</i> Lepeletier, 1841	-	-	+	+	-	-
2	<i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837)	-	+	+	-	-	-
3	<i>Odynerus alpinus</i> Schulthess, 1897	+	+	+	+	+	-
4	<i>Odynerus cuneiformis</i> Kostylev, 1940	-	-	+	-	-	-
5	<i>Pterocheilus sibiricus</i> (Morawitz, 1867)	-	-	+	+	+	+
6	<i>Pterocheilus</i> sp.	-	-	-	+	-	-
7	<i>Onychopterocheilus eckloni</i> (Morawitz, 1885)	-	-	+	+	-	-
8	<i>Onychopterocheilus kiritshenkoi</i> (Kostylev, 1940)	-	-	-	+	+	-
9	<i>Onychopterocheilus turovi</i> (Kostylev, 1937)	-	-	-	+	?	+
10	<i>Stenodynerus clypeopictus</i> (Kostylev, 1940)	-	-	-	+	?	+
11	<i>Stenodynerus orenburgensis</i> (Andre, 1884)	-	-	+	+	+	-
12	<i>Stenodynerus pullus</i> Gusenleitner, 1981	-	-	-	+	+	-
13	<i>Stenodynerus punctifrons</i> (Thomson, 1874)	-	-	+	+	-	-
14	<i>Antepipona</i> sp.	-	-	-	+	-	-
15	<i>Allodynerus mandschuricus</i> Blüthgen, 1953	-	-	+	+	-	-
16	<i>Pseudepipona augusta</i> (Morawitz, 1895)	-	-	+	+	+	-
17	<i>Pseudepipona herrichii</i> (Saussure, 1856)	+	+	+	+	+	-
18	<i>Pseudepipona przewalskyi</i> (Morawitz, 1885)	-	-	+	+	+	+
19	<i>Euodynerus dantici</i> (Rossi, 1790)	-	-	+	+	+	+
20	<i>Euodynerus caspicus</i> (Morawitz, 1873)	-	-	-	+	+	+
21	<i>Euodynerus notatus</i> (Jurine, 1807)	-	-	+	+	+	-

№	Виды	Аль- пийс- кий пояс	Горно- таеж- ный пояс	Пояс горных лесос- тепей	Зона сте- пей	Зона пустын- ных степей	Зона пус- тынь
22	<i>Euodynerus quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793)	-	-	+	+	-	-
23	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)	-	+	+	+	-	-
24	<i>Ancistrocerus ichneumonideus</i> (Ratzeburg, 1844)	-	-	-	+	-	-
25	<i>Ancistrocerus mongolicus</i> (Kostylev, 1940)	-	-	+	+	-	-
26	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)	-	-	-	+	?	+
27	<i>Ancistrocerus oviventris</i> (Wesmael, 1836)	-	-	+	+	+	-
28	<i>Ancistrocerus parietum</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	+	+
29	<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	+	+	-	-
30	<i>Ancistrocerus scoticus</i> (Curtis, 1826)	-	+	+	+	+	+
31	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller, 1776)	-	-	+	+	-	-
32	<i>Ancistrocerus hangaicus</i> Kurzenko, 1977	-	-	+	+	-	-
33	<i>Ancistrocerus rufopictus</i> (Kostylev, 1940)	-	-	+	+	?	+
34	<i>Symmorphus crassicornis</i> (Panzer, 1798)	-	-	-	+	-	-
35	<i>Symmorphus lucens</i> (Kostylev, 1938)	-	-	-	+	-	-
36	<i>Symmorphus angustatus</i> (Zetterstedt, 1838)	-	-	+	+	-	-
37	<i>Symmorphus fuscipes</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	-	-	+	+	-	-
38	<i>Eumenes affinissimus</i> Saussure, 1852	-	-	-	+	?	+
39	<i>Eumenes coarctatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	+	+	
40	<i>Eumenes mongolicus</i> Morawitz, 1889	-	+	+	+	+	+
41	<i>Eumenes pedunculatus</i> (Panzer, 1799)	-	-	+	+	-	-
42	<i>Eumenes punctatus</i> Saussure, 1852	-	+	+	+	+	-
43	<i>Eumenes rubrofemoratus</i> Giordani Soika, 1941	-	-	-	+	-	-
44	<i>Eumenes septentrionalis</i> Giordani Soika, 1940	-	-	+	+	+	-
45	<i>Eumenes transbaicalicus</i> Kurzenko, 1984	-	-	-	+	-	-
46	<i>Eumenes tripunctatus</i> (Christ, 1791)	-	-	+	+	+	+
47	<i>Katamenes tauricus</i> (de Saussure, 1855)	-	-	+	+	+	+
48	<i>Polistes albellus</i> Giordani Soika, 1976	-	-	+	-	-	-
49	<i>Polistes biglumis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-	-	-
50	<i>Polistes gallicus</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	+	?	+	-
51	<i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791)	-	-	+	+	+	+
52	<i>Polistes riparius</i> Sk. Yamane et S. Yamane, 1987	-	-	+	+	+	+
53	<i>Polistes snelleni</i> Saussure, 1862	-	-	+	+	-	-
54	<i>Dolichovespula media</i> (Retzius, 1783)	-	-	+	-	-	-
55	<i>Dolichovespula norwegica</i> (Fabricius, 1781)	-	-	+	+	+	-
56	<i>Dolichovespula saxonica</i> (Fabricius, 1793)	-	+	+	+	+	-
57	<i>Dolichovespula sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	-	-	+	+	+	-

№	Виды	Аль- пийс- кий пояс	Горно- таеж- ный пояс	Пояс горных лесос- тепей	Зона сте- пей	Зона пустын- ных степей	Зона пустынь
58	<i>Vespula austriaca</i> (Panzer, 1799)	-	-	+	-	-	-
59	<i>Vespula germanica</i> (Fabricius, 1793)	-	-	+	+	+	-
60	<i>Vespula rufa</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	-	-
61	<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	+	-
	<i>Всего</i>	2	11	47	54	28	16

Из 61 вида, отмеченного в Орхон-Селенгинской впадине, в **альпийском поясе** хребтов Монголии зарегистрировано 2 вида (табл. 6), причем ни один из них не является характерным для этого пояса. Они одновременно занимают местообитания в других поясах гор и природных зонах.

В **горно-таежном поясе** также отмечено 11 видов из исследуемого района, из них только 2 вида (*Ps. herrichii*, *O. alpinus*) проникали выше в альпийский пояс. Все виды горно-таежного пояса являются полизональными и поливысотнопоясными видами, но распространение большинства видов ограничивается на юге степной зоной, за исключением *A. scoticus*, *A. parietum*, *Pt. sibiricus*, *E. mongolicus*, которые населяют даже пустынную зону.

Горнолесостепной пояс оказался одним из самых богатых по числу видов ос. Из Орхон-Селенгинской впадины 47 видов были представлены здесь. Характерных видов только для этого пояса оказалось 5: *O. cuneiformis*, *P. biglumis*, *P. albellus*, *D. media*, *V. austriaca*. Большинство видов населяли помимо данного пояса другие зоны и пояса. Так, из этого набора в альпийском поясе встречаются 2 вида, горно-таежном — 11, степной зоне — 40, пустынно-степной — 24, пустынной — 10. Естественно, многие из них занимали несколько поясов и зон.

В **степной зоне** Монголии, как и ожидалось, отмечено наибольшее число видов из исследуемого района — 54. 7 видов для данной зоны являются специфическими — *A. ichneumonideus*, *S. crassicornis*, *S. lucens*, *E. transbaicalicus*, *E. rubrofemoratus*, *Pterocheilus* sp., *Antepipona* sp. Полизональные и поливысотнопоясные виды, которые встречаются в

предыдущих поясах, также отмечены в степной зоне. Так, из видов, отмеченных в степной зоне, в альпийском поясе обитают 2 вида, горно-таежном — 10, горнолесостепном — 40, в пустынно-степной зоне — 27, пустынной — 16.

В *зоне пустынных степей* Монголии встречаются 28 видов складчатокрылых ос, отмеченных в Орхон-Селенгинской впадине. Часть из них проникает в альпийский (2 вида), горно-таежный (8), горнолесостепный пояса (25), зоны степей (27) и пустынь (11).

В *зоне пустынь* из видов, обитающих в исследуемом районе, зарегистрировано 16 видов, из которых в горно-таежном поясе встречается 3 вида, горнолесостепном — 11, в зоне степей — 16 и пустынных степях — 11.

Таким образом, как видно из вышеприведенного, экологическая пластичность складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины в различных природных зонах и высотных поясах Монголии оказалась неодинаковой (табл. 7).

Таблица 7

Видовой состав зонально-поясных групп складчатокрылых ос
Орхон-Селенгинской впадины

Экологические группы по степени пластичности к местообитаниям	Кол-во видов	Виды
Виды, встречающиеся во всех поясах и зонах, кроме пустынной зоны	2	<i>O. alpinus</i> , <i>Ps. herrichii</i>
Виды, встречающиеся во всех зонах и поясах, кроме альпийского пояса	3	<i>A. parietum</i> , <i>A. scoticus</i> , <i>E. mongolicus</i>
Виды, встречающиеся во всех поясах и зонах, кроме альпийского и горно-таежного поясов	8	<i>Pt. sibiricus</i> , <i>Ps. przewalskyi</i> , <i>Eu. dantici</i> , <i>A. rufopictus</i> , <i>E. tripunctatus</i> , <i>K. tauricus</i> , <i>P. nimpha</i> , <i>P. riparius</i>
Виды, встречающиеся во всех зонах и поясах, кроме альпийского пояса и пустынной зоны	3	<i>E. punctatus</i> , <i>D. saxonica</i> , <i>V. vulgaris</i>
Виды горно-таежных, лесостепных и степных поясов и зон	2	<i>A. antilope</i> , <i>V. rufa</i>
Виды горно-таежных и лесостепных поясов	1	<i>G. leavipes</i>
Виды горнолесостепных поясов	5	<i>O. cuneiformis</i> , <i>P. biglumis</i> , <i>D. media</i> , <i>V. austriaca</i> , <i>P. albellus</i>

Экологические группы по степени пластичности к местообитаниям	Кол-во видов	Виды
Виды горнолесостепных и степных поясов и зон	13	<i>Di. dufourii</i> , <i>Al. mandshuricus</i> , <i>A. mongolicus</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>A. hangaicus</i> , <i>S. angustatus</i> , <i>S. fuscipes</i> , <i>E. pedunculatus</i> , <i>On. eckloni</i> , <i>Eu. quadrifasciatus</i> , <i>P. snelleni</i> , <i>St. punctifrons</i>
Виды горнолесостепных, степных и пустынно-степных поясов и зон	10	<i>Eu. notatus</i> , <i>A. oviventris</i> , <i>E. coarctatus</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>D. sylvestris</i> , <i>D. norwegica</i> , <i>V. germanica</i> , <i>P. gallicus</i> , <i>St. orenburgensis</i> , <i>Ps. augusta</i>
Виды степных зон	7	<i>A. ichneumonideus</i> , <i>S. crassicornis</i> , <i>S. lucens</i> , <i>E. transbaicalicus</i> , <i>E. rubrofemoratus</i> , <i>Pterocheilus sp.</i> , <i>Antepipona sp.</i>
Виды степных и пустынно-степных зон	2	<i>On. kiritshenkoi</i> , <i>St. pullus</i>
Виды степных, пустынно-степных и пустынных зон	5	<i>A. nigricornis</i> , <i>E. affinissimus</i> , <i>On. turovi</i> , <i>St. clypeopictus</i> , <i>Eu. caspicus</i>

В фауне складчатокрылых ос района доминируют виды лесостепных и степных зон и поясов. Это естественное явление, поскольку Орхон-Селенгинская впадина большей частью представлена лесостепными и степными ландшафтами. Заметное место занимают виды с широким диапазоном выбора местообитаний в различных высотных поясах и природных зонах Монголии. Видов, приуроченных к одному поясу или зоне, оказалось относительно немного.

Преобладание видов ос с широким диапазоном выбора местообитаний в различных зонах и высотных поясах свидетельствует о разнообразии и нестабильности условий обитания в Северной Монголии и, возможно, об истории формирования веспидофауны на стыке различных природных зон.

Г л а в а 4

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ

4.1. Видовой состав сообществ складчатокрылых ос основных биотопов

В Орхон-Селенгинской впадине нами выделено 10 характерных для региона биотопов. Они расположены в разных районах (рис. 28). В процессе полевых исследований выявлен видовой состав сообществ складчатокрылых ос этих биотопов. Все биотопы объединены в 3 группы: лесные, степные и интразональные. Каждая из них состоит из конкретных биотопов.

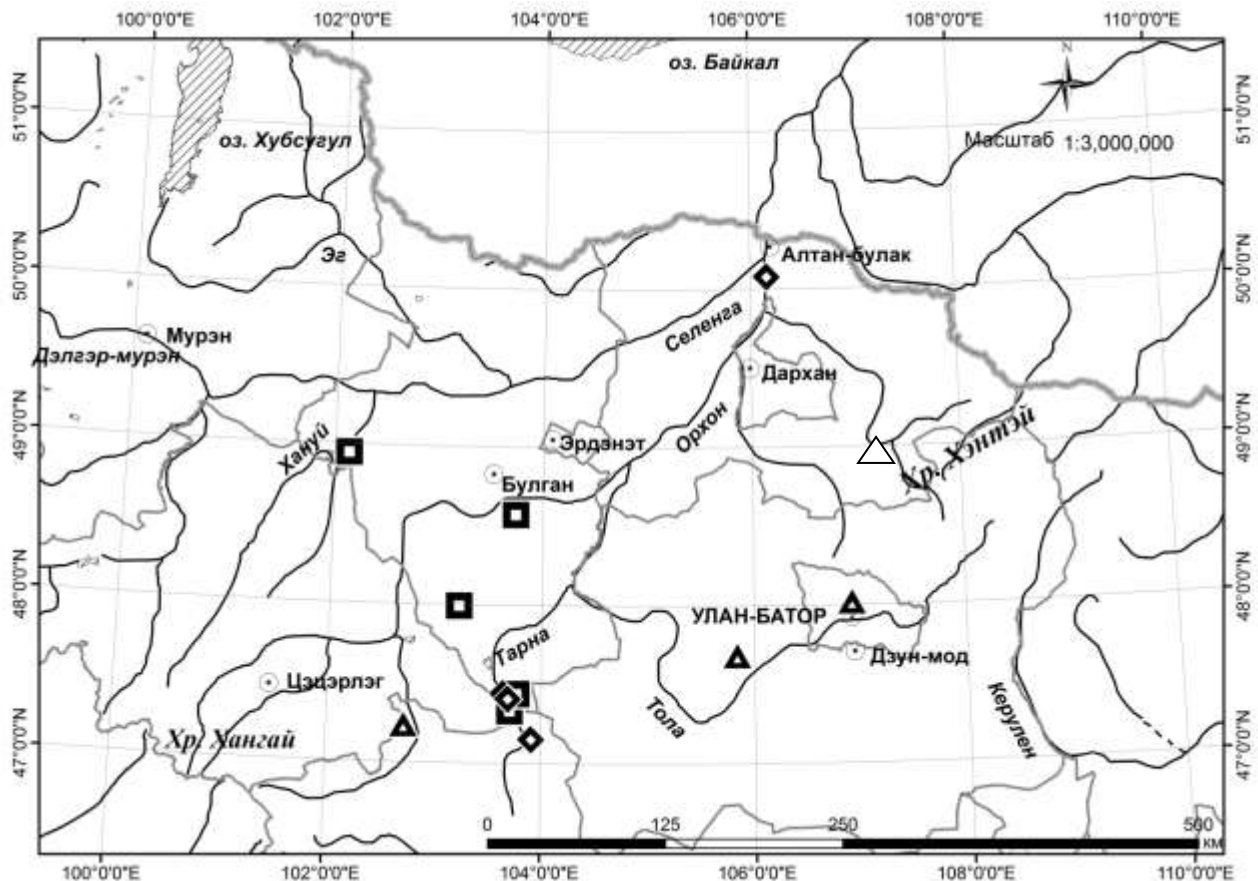


Рисунок 28. Места исследований видового состава сообществ складчатокрылых ос разных биотопов в Орхон-Селенгинской впадине.

Обозначения: Δ — лесные биотопы; \square — степные биотопы; \diamond — интразональные биотопы

4.1.1. Лесные биотопы

В группе лесных биотопов выделено 3 разных биотопа: разнотравно-пятилистно-березово-лиственничный лес (местность Хар-Хорин, южные отроги хр. Хангая); редкостойный лиственничный лес (местность Сэлбэ, хр. Богд-Уул); злаково-разнотравно-ивово-березовый лес (хр. Хустай, 100 км западнее г. Улан-Батора) (рис. 29).

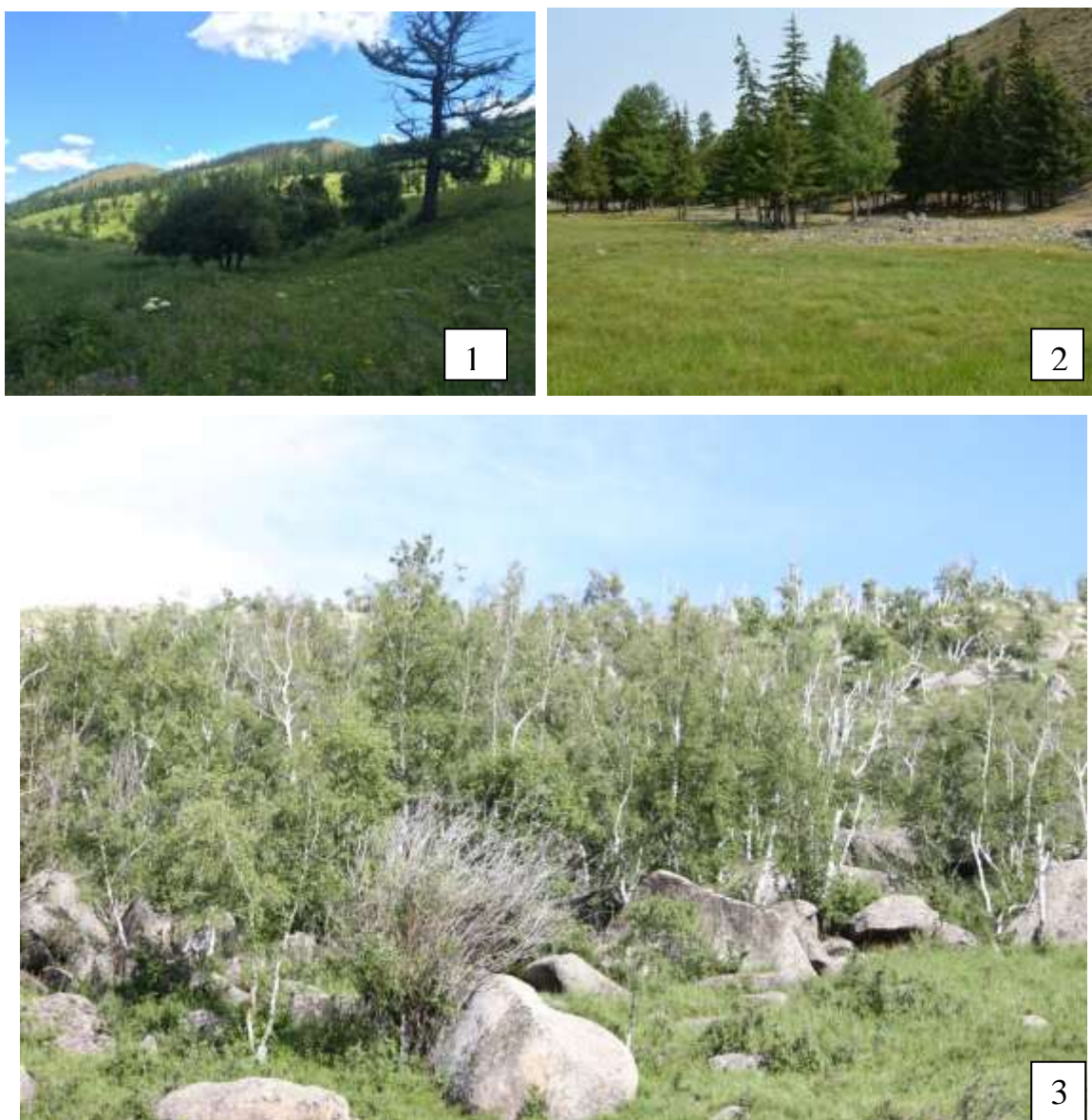


Рисунок 29. Участки лесных биотопов: 1) разнотравно-пятилистно-березово-лиственничный лес (местность Хар-Хорин, южный отрог хр. Хангай);
 2) редкостойный лиственничный лес (местность Улястай, хр. Богд-Уул);
 3) злаково-разнотравно-ивово-березовый лес
 (хр. Хустай, 100 км западнее г. Улан-Батора)

Разнотравно-пятилистниково-березово-лиственничный лес на предмет видового состава ос изучен на юго-восточном склоне южного отрога хр. Хангай на высоте 1 575 м над ур. м. В этом биотопе произрастают *Larix sibirica*, *Betula platyphylla*, *Artemisia tanacetifolia*, *Carex pediformis*, *Poa angustifolia*, *Festuca lenensis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium pseudosibiricum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Dasiphora fruticosa*, *Rosa acicularis*.

В сообществе ос данного биотопа зафиксировано 15 из 17 видов, отмеченных в лесных экосистемах региона (табл. 8). Большинство из них являются полизональными видами (*Eu. notatus*, *A. oviventris*, *A. parietinus*, *E. punctatus*, *V. rufa*, *V. vulgaris*, *D. saxonica*, *D. sylvestris*, *Ps. herrichii*, *A. scoticus*, *V. germanica*). Два вида являются лесными (*D. norwegica*, *P. riparius*) и еще 2 — лесостепными (*P. nimpha*, *O. alpinus*).

Таблица 8

Видовой состав сообществ складчатокрылых ос лесных биотопов
Орхон-Селенгинской впадины

№	Виды	Разнотравно- пятилистниково- березово- лиственничный лес	Редкостойный лиственничный лес	Злаково- разнотравно- ивово- березовый лес
1	<i>O. alpinus</i>	+	-	-
2	<i>Ps. herrichii</i>	+	-	+
3	<i>Eu. notatus</i>	+	-	-
4	<i>A. oviventris</i>	+	-	-
5	<i>A. parietinus</i>	+	-	-
6	<i>A. parietum</i>	-	+	-
7	<i>A. scoticus</i>	+	-	+
8	<i>E. mongolicus</i>	-	+	-
9	<i>E. punctatus</i>	+	-	+
10	<i>P. nimpha</i>	+	-	+
11	<i>P. riparius</i>	+	-	+
12	<i>D. norwegica</i>	+	+	-
13	<i>D. saxonica</i>	+	+	+
14	<i>D. sylvestris</i>	+	+	+
15	<i>V. germanica</i>	+	-	+
16	<i>V. rufa</i>	+	+	+
17	<i>V. vulgaris</i>	+	+	-
	<i>Всего</i>	15	7	9

Редкостойный лиственничный лес нами исследован в местности Улястай на восточном нижнем склоне хр. Богд-Уул. Нижняя сторона леса граничила с влажным лугом. Поэтому видовое разнообразие растений участка было экологически неоднородным, присутствовали внизу луговые виды, выше, среди деревьев, уже доминировали сухолюбивые степные растения: *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Eriphorum polystachyon*, *Carex melananthiformis*, *C. duriuscula*, *Comarum palustre*, *Orchis salina*, *Juncus gerardii*, *Ranunculus japonicus*, *Spiraea aquilegifolia*, *Artemisia commutata*, *Poa attenuata*, *Alyssum lenense*, *Pulsatilla bungeana* и др.

Здесь зарегистрировано всего 7 видов (табл. 8), из них 5 являются полизональными (*D. saxonica*, *D. sylvestris*, *V. rufa*, *A. parietum*, *V. vulgaris*), 1 — лесным (*D. norwegica*,) и 1 — широко распространенным степным видом (*E. mongolicus*).

Злаково-разнотравно-ивово-березовый лес. На участке доминировала береза плосколистная (*Betula platyphylla*) и кустарниковые формы *Salix glauca*, *Dasiphora fruticosa*. Отмечены травянистые растения — *Galatella dahurica*, *Phlomis tuberosa*, *Artemisia mongolica*, *Vicia multicaulis*, *Poa nemoralis*, *Bromis inermis*. Видовой состав ос был небогатым — 9 видов (табл. 8). Большинство из них (7 видов) представляли полизональную группу (*Ps. herrichii*, *A. scoticus*, *V. germanica*, *D. saxonica*, *D. sylvestris*, *E. punctatus*, *V. rufa*), остальные 2 вида (*P. nimpha*, *P. riparius*) принадлежали к бореальной и суббореальной группам.

Для лесных биотопов характерны многие мезофильные, ксеро-мезофильные лесные виды из родов *Vespula* и *Dolichovespula*, полизональные виды которых приурочены к закрытым местообитаниям. Также в лес проникают с лесостепи представители мезо-ксерофильных, лесостепных и степных видов.

В сравнении с лесными биотопами Забайкалья, в которых зарегистрировано 14 видов общественных ос [Абашеев, 2012], в Орхон-Селенгинской впадине не отмечены следующие виды: *V. crabro*, *D. adulterina*,

D. media и *D. pacifica*. Они являются типичными таежными видами и редкими по встречаемости.

4.1.2. Степные биотопы

Из группы степных биотопов изучено 4 характерных биотопа: ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая степь (местность Увгун хийд, южный отрог хр. Хугну хаан); мелколистнокарагановая песчаная степь (местность Элсэн тасархай, р. Тарнайн гол, левый приток р. Тола); полынно-кустарниковая петрофитная степь (местность Залуу хийд, хр. Хугну Хаан); разнотравно-злаковая степь (г. Авзага Хайрхан) (рис. 30).

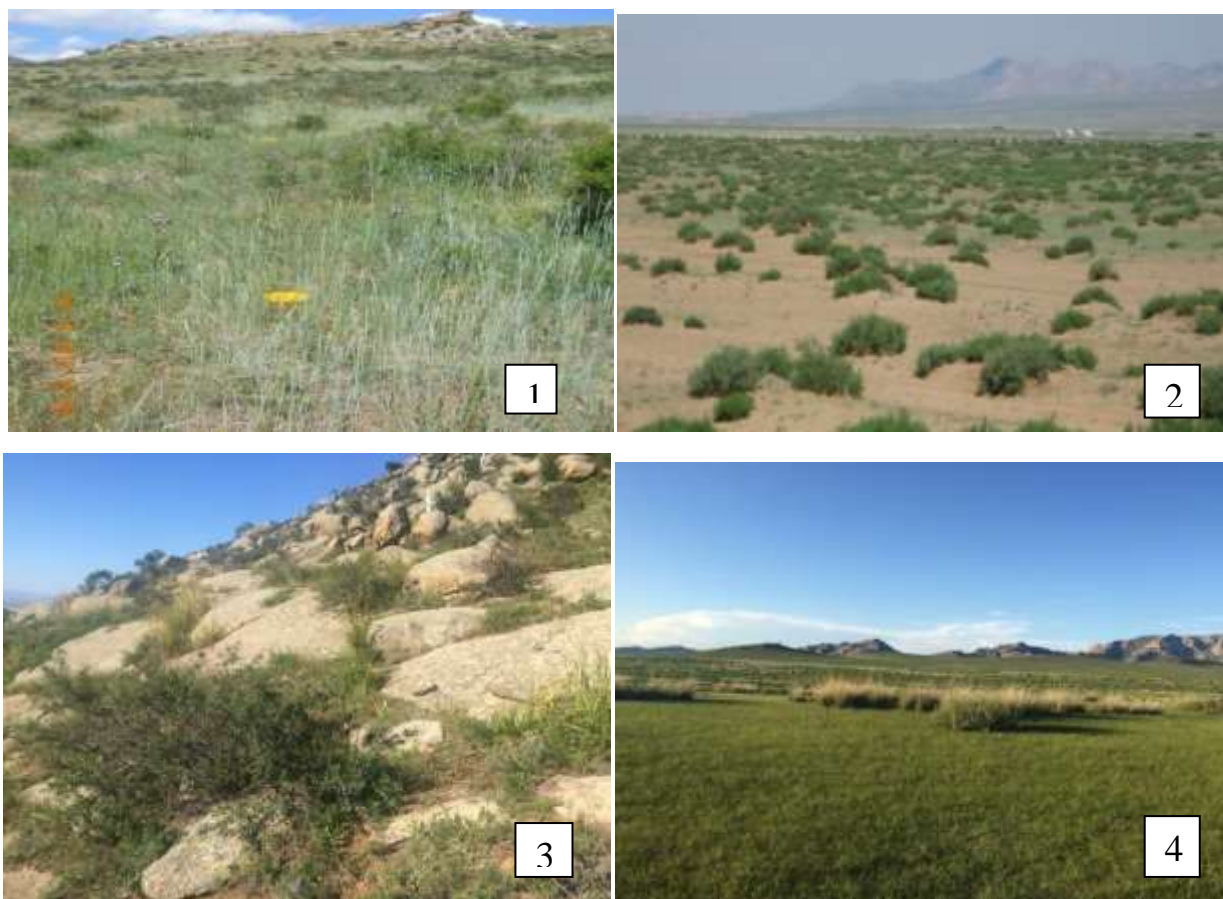


Рисунок 30. Участки степных биотопов:

- 1) ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая степь;
- 2) мелколистнокарагановая песчаная степь; 3) полынно-кустарниковая петрофитная степь; 4) разнотравно-злаковая степь

Ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая степь. На данном участке степи доминировали миндаль черешковый (*Amigdalus pedunculata*) и зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa*), полынь холодная (*Artemisia frigida*) и ковыль байкальский (*Stipa baicalensis*). Здесь зарегистрировано 14 видов ос (табл. 9). Большинство из них относятся к группе полизональных (*Ps. herrichii*, *E. coarctatus*, *E. punctatus*, *A. trifasciatus*, *D. sylvestris*, *V. rufa*, *St. orenburgensis*) и степных видов (*On. eckloni*, *Eu. dantici*, *E. mongolicus*, *K. tauricus*). Отмечены еще 1 лесной (*P. riparius*) и 2 лесостепных (*St. pullus*, *P. nimpha*) вида.

Таблица 9

Видовой состав сообществ складчатокрылых ос степных биотопов
Орхон-Селенгинской впадины

№	Виды	Ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая степь	Мелколистеннокарагановая песчаная степь	Полынно-кустарниковая петрофитная степь	Разнотравно-злаковая степь
1	<i>O. alpinus</i>	-	-	+	-
2	<i>Pt. sibiricus</i>	-	+	+	-
3	<i>Pterocheilus sp.</i>	-	+	-	-
4	<i>On. eckloni</i>	+	-	+	-
5	<i>On. turovi</i>	-	-	+	-
6	<i>St. orenburgensis</i>	+	-	+	-
7	<i>St. pullus</i>	+	-	+	-
8	<i>St. punctifrons</i>	-	-	+	-
9	<i>Ps. herrichii</i>	+	-	+	-
10	<i>Eu. dantici</i>	+	-	+	-
11	<i>Eu. notatus</i>	-	-	+	-
12	<i>A. antilope</i>	-	-	-	+
13	<i>A. rufopictus</i>	-	-	+	-
14	<i>A. ichneumonideus</i>	-	-	+	-
15	<i>A. nigricornis</i>	-	-	+	+
16	<i>A. oviventris</i>	-	-	+	-
17	<i>A. parietinus</i>	-	-	+	-
18	<i>A. parietum</i>	-	-	-	+
19	<i>A. scoticus</i>	-	+	+	-
20	<i>A. trifasciatus</i>	+	-	+	-
21	<i>S. crassicornis</i>	-	+	+	-
22	<i>E. coarctatus</i>	+	-	+	-
23	<i>E. mongolicus</i>	+	-	+	-
24	<i>E. punctatus</i>	+	-	+	-
25	<i>E. rubrofemoratus</i>	-	-	-	+

№	Виды	Ковыльно-черешковомин дальняя кустарниковая степь	Мелколиственнокарагановая новая песчаная степь	Полынно-кустарниковая петрофитная степь	Разнотравно-злаковая степь
26	<i>E. septentrionalis</i>	-	-	-	+
27	<i>E. transbaicalicus</i>	-	+	-	-
28	<i>E. tripunctatus</i>	-	-	+	-
29	<i>K. tauricus</i>	+	-	+	-
30	<i>P. nimpha</i>	+	-	+	-
31	<i>P. riparius</i>	+	+	+	-
32	<i>D. saxonica</i>	-	-	+	-
33	<i>D. sylvestris</i>	+	-	+	+
34	<i>V. germanica</i>	-	+	+	-
35	<i>V. rufa</i>	+	-	+	-
36	<i>V. vulgaris</i>	-	-	+	-
	<i>Всего</i>	14	7	30	6

Мелколиственнокарагановая песчаная степь. В растительном составе доминируют *Caragana microphylla*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis*, *Artemisia frigida*, *A. adamsii*, *Stipa krylovii*, *Achnatherum splendens*. Зарегистрировано всего 7 видов ос (табл. 9), из них 3 степных (*Pterocheilus sp.*, *Pt. sibiricus*, *E. transbaicalicus*), 3 полизональных (*Ps. herrichii*, *V. germanica*, *S. crassicornis*, *A. scoticus*) один — *P. riparius* — лесной вид.

Полынно-кустарниковая петрофитная степь. Участок расположен на южном склоне горы, в растительности преобладают кизильник черноплодный монгольский (*Cotoneaster melanocarpus*), миндаль черешковый (*Amigdalus pedunculata*), карагана (*Caragana sp.*) и полынь (*Artemisia absinthium*).

По числу видов ос полынно-кустарниковая петрофитная степь является самой богатой среди исследованных степных биотопов (табл. 9). Здесь отмечено 30 видов. Хорошо представлены полизональные (*St. orenburgensis*, *Ps. herrichii*, *A. scoticus*, *E. coarctatus*, *V. germanica*, *V. vulgaris* и др., всего 16 видов), ксерофильные, мезо-ксерофильные степные (*Pt. sibiricus*, *On. eckloni*, *Eu. dantici*, *A. rufopictus*, *E. mongolicus*, *K. tauricus*, *E. tripunctatus*) и лесостепные (*St. pullus*, *O. alpinus*, *St. punctifrons*, *A. ichneumonideus*, *P. nimpha*) виды. По одному виду представлены группы пустынных (*On. turovi*)

и лесных (*P. riparius*) ос. Такой состав с преобладанием более ксерофильных видов связан с расположением петрофитной степи на солнечной экспозиции гор. Здесь имеются благоприятные условия для гнездования ос всех трех подсемейств.

Разнотравно-злаковая степь. Данный участок сложен из степного типа растительности: *Stipa baicalensis*, *S. krylovii*, *Filifolium sibiricum*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria macrantha*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stellera chamaejasme*, *Arenaria capillaris*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Serratula centauroides*, *Echinops latifolius*.

В разнотравно-злаковой степи зарегистрировано всего 6 видов (табл. 9). Из них 2 вида относятся к лесным (*E. rubrofemoratus*, *E. septentrionalis*) и 4 вида (*A. parietum*, *A. antilope*, *A. nigricornis*, *D. sylvestris*) — полизональным.

В заключение необходимо отметить, что характерной особенностью видового состава степных сообществ складчатокрылых ос является заметное присутствие ксерофильных центрально-азиатских фаунистических элементов, в частности представителей таких родов, как *Pterocheilus* и *Onychopterocheilus*, наряду с полизональными и отдельными лесными и лесостепными видами.

4.1.3. Интразональные биотопы

Из группы интразональных биотопов нами изучено 3 биотопа: осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес (местность Устын ам, южные отроги хр. Хугну Хаан); разнотравно-осоковый закустаренный луг (местность Ширээт нуур, хр. Их-Монгол); закустаренный луг (местность Увгун хийд, хр. Хугну Хаан) (рис. 31).

Осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес. Этот биотоп находится на истоке родника с преобладанием смородины двуиглистой (*Ribes diacanthum*), также встречаются ильм (*Ulmus pumila*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*), пырей (*Agropyron sp.*), осока (*Carex pediformis*, *C. duriuscula*, *Carex sp.*), миндаль черешковый (*Amigdalus pedunculata*).

Данный биотоп оказался одним из самых богатых биотопов по числу видов ос. Здесь зарегистрировано 35 видов (табл. 10). Только в данном биотопе отмечено 4 вида: *St. clypeopictus*, *Eu. quadrifasciatus*, *S. lucens* и *S. fuscipes*.



Рисунок 31. Участки интразональных биотопов: 1) осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес; 2) разнотравно-осоковый закустаренный луг; 3) закустаренный луг

В пойменный лес проникают лесные, лесостепные, степные и даже пустынные виды из сопредельных биотопов. Здесь отмечено 18 полизональных видов ос: *Ps. herrichii*, *E. punctatus*, *S. crassicornis*, *S. angustatus*, *Eu. notatus*, *Eu. quadrifasciatus*, *A. nigricornis*, *A. oviventris*, *A. parietinus*, *A. trifasciatus*, *St. orenburgensis* и др. Из лесостепных и степных групп обитают 13 видов: *Al. mandschuricus*, *Eu. dantici*, *K. tauricus*, *St. pullus*, *S. fuscipes*,

A. ichneumonideus, *A. mongolicus*, *St. punctifrons*, *St. clypeopictus*, *E. mongolicus*, *O. alpinus* и др. Остальные 4 вида относятся к лесной группе: *E. rubrofemoratus*, *S. lucens*, *D. norwegica*, *P. riparius*.

Таблица 10

Видовой состав сообществ складчатокрылых ос интразональных биотопов

Орхон-Селенгинской впадины

№	Виды	Осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес	Закустаренный луг	Разнотравно-осоковые закустаренный луг
1	<i>Di. dufourii</i>	-	+	-
2	<i>O. alpinus</i>	+	-	+
3	<i>Pt. sibiricus</i>	-	-	+
4	<i>On. eckloni</i>	-	+	-
5	<i>On. kiritshenkoi</i>	-	+	-
6	<i>On. turovi</i>	-	+	-
7	<i>St. clypeopictus</i>	+	-	-
8	<i>St. orenburgensis</i>	+	+	-
9	<i>St. pullus</i>	+	+	-
10	<i>St. punctifrons</i>	+	+	-
11	<i>Antepipona sp.</i>	-	+	-
12	<i>Al. mandschuricus</i>	+	+	-
13	<i>Ps. herrichii</i>	+	+	+
14	<i>Eu. dantici</i>	+	+	-
15	<i>Eu. notatus</i>	+	+	-
16	<i>Eu. quadrifasciatus</i>	+		-
17	<i>A. antilope</i>	-	+	-
18	<i>A. rufopictus</i>	-	+	-
19	<i>A. hangaicus</i>	-	-	+
20	<i>A. ichneumonideus</i>	+	+	-
21	<i>A. mongolicus</i>	+	+	-
22	<i>A. nigricornis</i>	+	+	-
23	<i>A. oviventris</i>	+	+	-
24	<i>A. parietinus</i>	+	+	-
25	<i>A. parietum</i>	+	+	-
26	<i>A. scoticus</i>	+	+	-
27	<i>A. trifasciatus</i>	+	+	-
28	<i>S. angustatus</i>	+	+	-
29	<i>S. crassicornis</i>	+	+	+
30	<i>S. fuscipes</i>	+	-	-
31	<i>S. lucens</i>	+	-	-
32	<i>E. affinisissimus</i>	+	+	-
33	<i>E. coarctatus</i>	+	+	-

№	Виды	Осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес	Закустаренный луг	Разнотравно-осоковые закустаренный луг
34	<i>E. mongolicus</i>	+	+	-
35	<i>E. punctatus</i>	+	+	-
36	<i>E. rubrofemoratus</i>	+	+	-
37	<i>E. septentrionalis</i>	-	+	-
38	<i>E. transbaicalicus</i>	-	-	+
39	<i>E. tripunctatus</i>	-	-	-
40	<i>K. tauricus</i>	+	+	-
41	<i>P. nimpha</i>	+	+	+
42	<i>P. riparius</i>	+	+	-
43	<i>D. norwegica</i>	+	-	+
44	<i>D. saxonica</i>	+	+	+
45	<i>D. sylvestris</i>	+	+	+
46	<i>V. germanica</i>	+	+	+
47	<i>V. rufa</i>	+	+	-
48	<i>V. vulgaris</i>	-	+	-
	<i>Всего</i>	35	38	11

Разнотравно-осоковый закустаренный луг. В растительном покрове данного биотопа доминировали кустарники (*Betula fusca*, *Salix rhamnifolia*, *Salix glauca*, *Salix ledebouriana*), из травянистых растений обычными были *Carex sp.*, *Potentilla bifurca*, *Galium verum*, *Artemisia sp.*, *Dontostemon integrifolius*, *Chenopodium acuminatum*, *Scabiosa comosa*б, *Betula fusca*, *Salix rhanifolia*, *Salix glauca*, *Salix ledebouriana*. В этом лугу зарегистрировано 11 видов ос (табл. 10). Видовой состав ос по эколого-ландшафтным группам, как и всем другим биотопам, был неоднородным. Сюда проникали ксерофильные степные виды (*E. transbaicalicus*, *Pt. sibiricus*) из соседних песчаных биотопов. Обитали представители лесных (*D. norwegica*), полизональных (*Ps. herrichii*, *V. germanica*, *S. crassicornis*, *D. saxonica*, *D. sylvestris*) и лесостепных (*O. alpinus*, *A. hangaicus*, *P. nimpha*) групп ос.

Закустаренный луг. Растительный покров данного биотопа относится к луговым степям, которые представлены *Padus asiatica*, *Salix ledebouriana*, *Betula platyphylla*, *Artemisia dracunculus*, *Heteropappus altaicus*, *Silene repens*, *Bromus inermis*, *Thalictrum minus*, *Poa pratensis*, *Dasiphora fruticosa*. Данный

биотоп оказался самым богатым в видовом отношении — 38 видов ос (табл. 10). Большинство из них обитали также в предыдущем биотопе. Однако здесь встречались ксеро-мезофильные пустынные (*On. kiritshenkoi*, *On. turovi*) и степные (*A. rufopictus*) виды. Отмечен редкий для региона полизональный вид — *Di. dufourii*. Только в данном биотопе зарегистрирована неопределенная довидовая форма — *Antepipona sp.*

4.2. Структура сообществ складчатокрылых ос модельного участка (национальный парк «Хугну-Тарна»)

В связи с тем, что большая часть территории Орхон-Селенгинской впадины расположена в пределах лесостепной и степной зон, нами для выявления особенностей структуры сообществ складчатокрылых ос был выбран модельный участок, более или менее характеризующий большую часть исследуемого района, а именно степной зоны. Аналогичные исследования по выявлению особенностей структуры сообществ общественных складчатокрылых ос в лесостепной зоне были проведены в юго-западном Забайкалье Р. Ю. Абашеевым [2007, 2012]. Наше исследование в какой-то мере дополняет его выводы и показывает в целом специфику структуры сообществ ос в лесостепной и степной зонах.

В качестве модельного участка служил национальный парк «Хугну-Тарна», расположенный в долине р. Тарнай (левый приток р. Туул) в южной оконечности хр. Хангай в районе хр. Хугну-Хан. В отличие от остальных территорий данный участок расположен в районе с несколько меньшими годовыми осадками, чем степи, расположенные севернее. Это оказало определенное влияние на видовое разнообразие сообществ. Тем не менее участок оказался интересным тем, что он находится в пределах экологического коридора, связывающего фауну и флору южных аридных территорий Центральной Азии, который позволяет проникнуть некоторым элементам пустынно-степных и пустынных зон с юга на север. На этом участке формируется своеобразный фаунистический узел из элементов

разных фауногенетических центров, обеспечивая относительно высокое экологическое разнообразие по сравнению с соседними территориями [Мониторинговое..., 2014].

На модельном участке нами выделено четыре разных по экологическим условиям биотопа — это осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес, ковыльно-черешково-миндальная кустарниковая степь, полынно-кустарниковая петрофитная степь и закустаренный луг. Ниже рассмотрим структуры сообществ складчатокрылых ос этих биотопов.

4.2.1. Сообщество ос осоково-кустарниково-ильмового пойменного леса

В таблице 11 приведены усредненные данные по структуре сообщества ос осоково-кустарниково-ильмового пойменного леса за летние месяцы (конец мая — август) 2013 и 2015 гг.

Всего зарегистрировано 29 видов. Только в данном сообществе из 4 исследованных здесь сообществ отмечены *D. saxonica*, *Eu. quadrifasciatus*, *S. angustatus*, *S. fuscipes*, *S. lucens*, *E. rubrofemoratus*, *A. parietum*, которые предпочитают различные лесные местообитания.

Таблица 11

Структура сообщества складчатокрылых ос
осоково-кустарниково-ильмового леса в пойме р. Баруун-булаг
(национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

№	Виды	Соотношение видов, %	№	Виды	Соотношение видов, %
1	<i>E. coarctatus</i>	0,22	16	<i>A. parietinus</i>	0,88
2	<i>E. punctatus</i>	4,39	17	<i>A. parietum</i>	0,22
3	<i>E. rubrofemoratus</i>	0,22	18	<i>A. scoticus</i>	1,54
4	<i>K. tauricus</i>	0,88	19	<i>A. trifasciatus</i>	0,88
5	<i>S. angustatus</i>	0,66	20	<i>St. clypeopictus</i>	0,44
6	<i>S. crassicornis</i>	0,22	21	<i>St. orenburgensis</i>	1,1
7	<i>S. fuscipes</i>	2,19	22	<i>St. pullus</i>	0,22
8	<i>S. lucens</i>	3,07	23	<i>St. punctifrons</i>	0,66
9	<i>O. alpinus</i>	0,44	24	<i>P. nimpha</i>	25,88

№	Виды	Соотношение видов, %	№	Виды	Соотношение видов, %
10	<i>Ps. herrichii</i>	5,7	25	<i>P. riparius</i>	35,09
11	<i>Al. mandshuricus</i>	0,22	26	<i>D. sylvestris</i>	10,31
12	<i>Eu. dantici</i>	2,19	27	<i>D. saxonica</i>	0,66
13	<i>Eu. notatus</i>	0,66	28	<i>V. rufa</i>	0,22
14	<i>Eu. quadrifasciatus</i>	0,22	29	<i>V. germanica</i>	0,44
15	<i>A. ichneumonideus</i>	0,22		<i>Всего</i>	100

Кроме числа видов, входящих в состав сообщества, для характеристики его видовой структуры важно определить их количественное соотношение. Соотношение разных групп доминирования складчатокрылых ос в данном сообществе показано на рис. 32.



Рисунок 32. Соотношение разных групп доминирования складчатокрылых ос в сообществе осоково-кустарниково-ильмового леса в пойме р. Баруун-булаг (национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

Как видно, в сообществе по доле участия явно преобладают доминанты (61 %). По численному соотношению видов доминантами выступают 2 вида — *P. nimpha* и *P. riparius*, на которые приходится более половины населения, при этом на *P. riparius* приходится более одной трети населения.

Субдоминантом является один вид — *D. sylvestris*, составляющий 10,3 % сообщества. Группу второстепенных видов составляют 8 форм: *E. punctatus*, *Ps. herrichii*, *A. scoticus*, *Eu. dantici*, *St. orenburgensis*, *S. fuscipes*, *S. lucens*, *St. orenburgensis*. На их долю приходится 21,1 % сообщества. Остальные 19 видов являются третьестепенными и на их долю приходится 7,7 % населения ос, из них 3 вида — *E. rubrofemoratus*, *A. parietum*, *Eu. quadrifasciatus* — представлены единичными особями.

4.2.2. Сообщество ос ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи

В таблице 12 приведены усредненные данные по структуре сообщества ос ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи за летние месяцы (конец мая — август) 2013 и 2015 гг.

Сообщество складчатокрылых ос ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи характеризуется невысоким видовым богатством ос. Всего отловлено 10 видов.

Таблица 12

Структура сообщества складчатокрылых ос
ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи
(национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

№	Виды	Соотношение видов, %
1	<i>E. coarctatus</i>	2,58
2	<i>K. tauricus</i>	2,06
3	<i>On. eckloni</i>	3,09
4	<i>Ps. herrichii</i>	11,86
5	<i>Eu. dantici</i>	1,03
6	<i>St. orenburgensis</i>	4,12
7	<i>St. pullus</i>	0,52
8	<i>P. nimpha</i>	10,31
9	<i>P. riparius</i>	63,92
10	<i>V. rufa</i>	0,52
	<i>Всего</i>	100

В этом сообществе ос абсолютным доминантом выступает один вид — *P. riparius*, на который приходится 64 % численности населения (рис. 33).

Субдоминантами являются *P. nimpha* и *Ps. herrichii*, группу второстепенных видов составляют *E. coarctatus*, *K. tauricus*, *On. eckloni*, *Eu. dantici*, *St. orenburgensis*, другие 2 вида относятся к третьестепенным. Структуру данного сообщества, судя по бедности числа видов, соотношению разных групп доминирования (явное доминирование одного вида), можно считать неустойчивой.

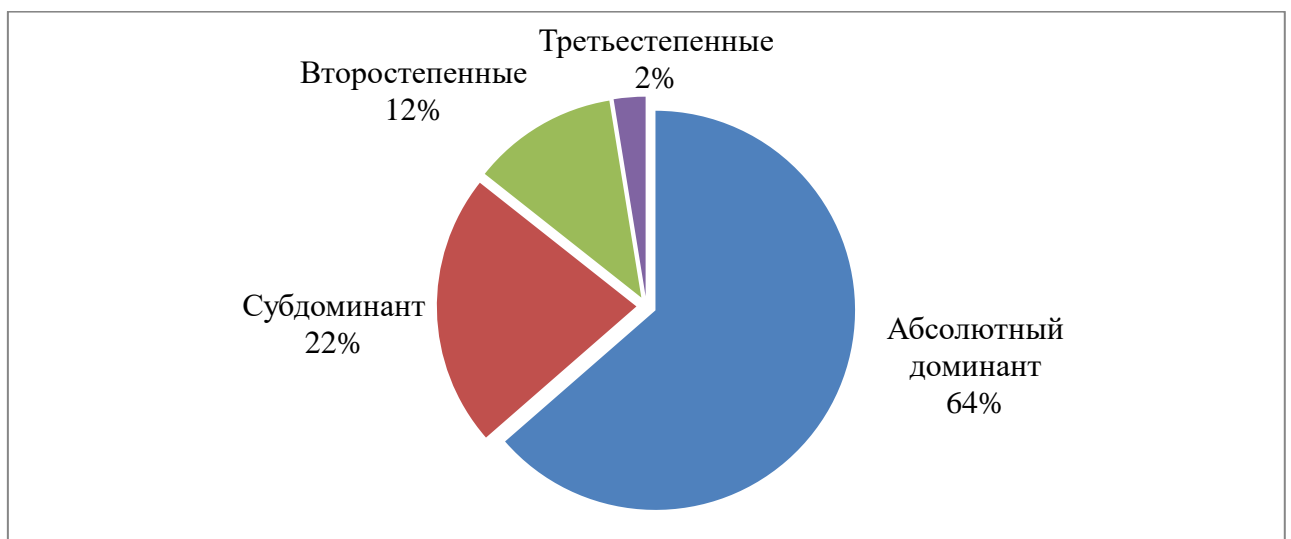


Рисунок 33. Соотношение разных групп доминирования складчатокрылых ос в сообществе ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи (национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

4.2.3. Сообщество ос полынно-кустарниковой петрофитной степи

В таблице 13 приведены усредненные данные по структуре сообщества ос полынно-кустарниковой петрофитной степи за летние месяцы (конец мая — август) 2013 и 2015 гг.

В этом сообществе отмечено 25 видов ос. Среди них зарегистрированы *A. hangaicus*, *A. oviventris*, *A. rufopictus*, *E. mongolicus*, *Pt. sibiricus* и *V. vulgaris*, которые в других биотопах нам не встречались.

Структура сообщества складчатокрылых ос полынно-кустарниковой петрофитной степи (национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

	Виды	Соотношение видов, %		Виды	Соотношение, видов, %
1	<i>E. coarctatus</i>	0,25	14	<i>A. parietinus</i>	0,25
2	<i>E. mongolicus</i>	0,5	15	<i>A. rufopictus</i>	0,25
3	<i>E. punctatus</i>	3,27	16	<i>A. scoticus</i>	0,75
4	<i>K. tauricus</i>	0,5	17	<i>A. trifasciatus</i>	0,25
5	<i>O. alpinus</i>	0,25	18	<i>St. orenburgensis</i>	1,01
6	<i>Pt. sibiricus</i>	0,25	19	<i>St. pullus</i>	2,26
7	<i>On. eckloni</i>	0,25	20	<i>St. punctifrons</i>	0,5
8	<i>On. turovi</i>	0,5	21	<i>P. nimpha</i>	32,91
9	<i>Ps. herrichii</i>	3,27	22	<i>P. riparius</i>	45,48
10	<i>Eu. dantici</i>	0,75	23	<i>D. sylvestris</i>	1,76
11	<i>Eu. notatus</i>	3,27	24	<i>V. rufa</i>	0,25
12	<i>A. ichneumonideus</i>	0,5	25	<i>V. germanica</i>	0,5
13	<i>A. oviventris</i>	0,25		<i>Всего</i>	100

Вновь в данном сообществе доминировали *P. riparius* и *P. nimpha*, доля которых достигала 78,4 % (рис. 34). В группу второстепенных видов включены *St. orenburgensis*, *D. sylvestris*, *E. punctatus*, *Eu. notatus*, *Ps. herrichii*, *St. pullus*. Остальные 17 видов являются третьестепенными.

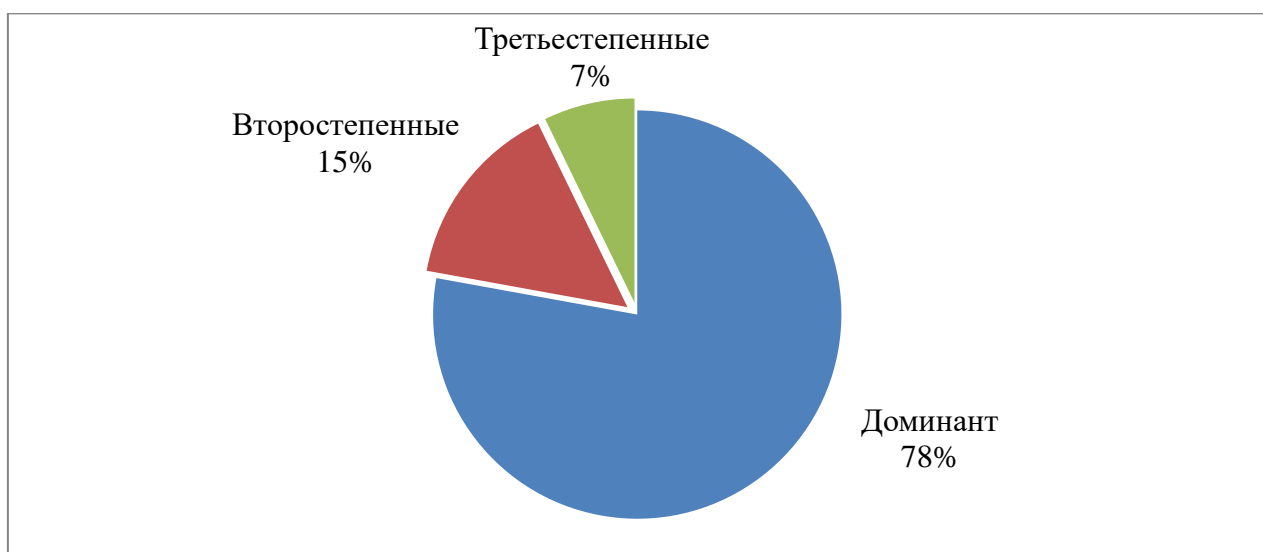


Рисунок 34. Соотношение разных групп доминирования складчатокрылых ос в сообществе полынно-кустарниковой петрофитной степи (национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

Конечно, данное сообщество складчатокрылых ос, так же как и предыдущие, никак нельзя считать устойчивым из-за резкого доминирования всего двух видов из 25.

4.2.4. Сообщество ос закустаренного луга

В таблице 14 приведены усредненные данные по структуре сообщества ос закустаренного луга за летние месяцы (конец мая — август) 2013 и 2015 гг.

Таблица 14

Структура сообщества складчатокрылых ос закустаренного луга
(национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

№	Виды	Соотношение видов, %	№	Виды	Соотношение видов, %
1	<i>E. coarctatus</i>	1,7	11	<i>A. ichneumonideus</i>	1,02
2	<i>E. punctatus</i>	1,02	12	<i>A. mongolicus</i>	0,34
3	<i>K. tauricus</i>	1,02	13	<i>A. parietinus</i>	0,34
4	<i>S. crassicornis</i>	0,34	14	<i>A. scoticus</i>	1,36
5	<i>On. eckloni</i>	0,68	15	<i>A. trifasciatus</i>	0,34
6	<i>On. turovi</i>	0,34	16	<i>St. orenburgensis</i>	0,68
7	<i>Ps. herrichii</i>	19,73	17	<i>St. punctifrons</i>	0,68
8	<i>Al. mandschuricus</i>	0,34	18	<i>P. nimpha</i>	22,45
9	<i>Eu. dantici</i>	1,02	19	<i>P. riparius</i>	40,82
10	<i>A. antilope</i>	0,34	20	<i>D. sylvestris</i>	5,44
				<i>Всего</i>	100

В данном биотопе зафиксировано 20 видов, он оказался богаче остальных. Из них *A. mongolicus* и *A. antilope* встречены только в этом биотопе.

Структура данного сообщества по соотношению групп доминирования несколько напоминала структуру населения ос ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи, но по числу видов в них отличалась. Доминантами выступали *P. nimpha* и *P. riparius*, субдоминантом — *Ps. herrichii* (рис. 35).

Группа второстепенных видов оказалась относительно богатой — *D. sylvestris*, *E. coarctatus*, *E. punctatus*, *A. ichneumonideus*, *Eu. dantici*,

K. tauricus, но самой богатой в видовом отношении явилась группа третьестепенных видов (11 видов), хотя их доля в населении была очень маленькой (5,8 %).

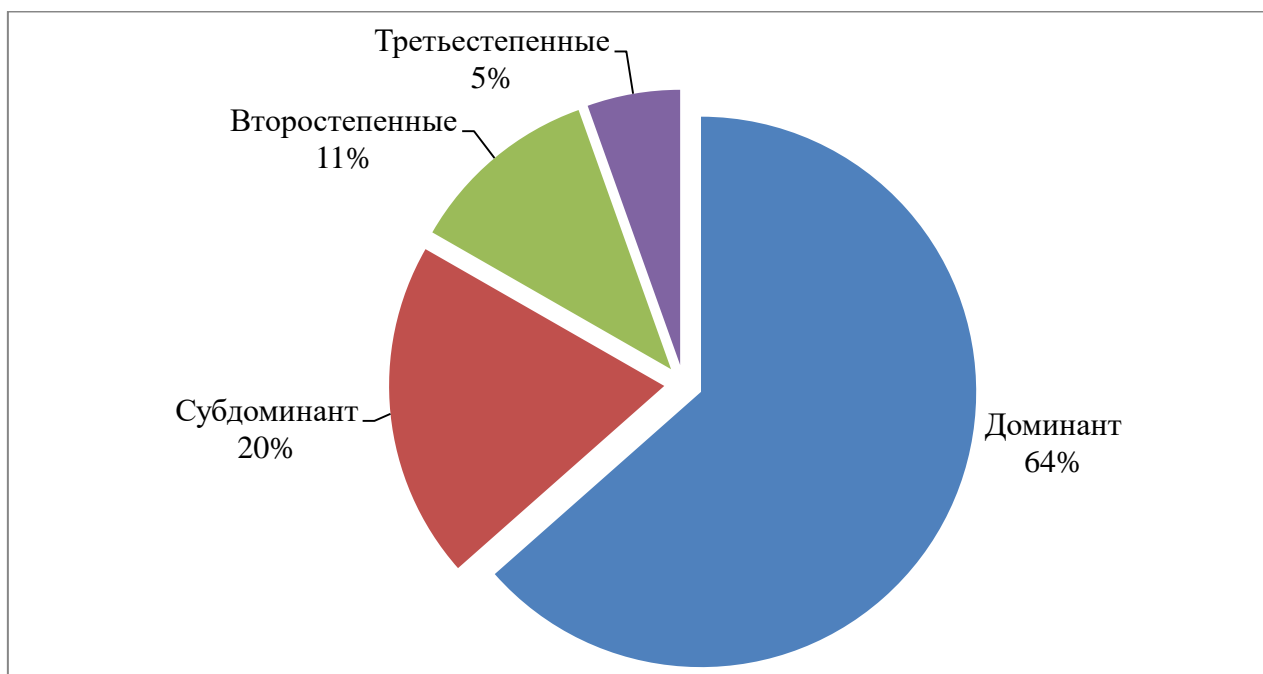


Рисунок 35. Соотношение разных групп доминирования складчатокрылых ос в сообществе закустаренного луга (национальный парк «Хугну-Тарна»), лето 2013 и 2015 гг.

4.3. Особенности структуры сообществ складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины

Материалы, приведенные в п. 4.1 и 4.2, позволяют сформулировать некоторые закономерности в формировании структуры сообществ складчатокрылых ос Северной Монголии.

Если сравнить виды в сообществах ос в разных географических точках Орхон-Селенгинской впадины, то видно, что с севера на юг число бореальных видов имеет тенденцию к уменьшению, с юга на север, наоборот, уменьшается

количество видов аридных зон. Это естественное явление, поскольку границы ареалов некоторых видов проходят в разных частях исследованной впадины.

Большое влияние на биотопическое размещение ос оказывает сочетание древесных, кустарниковых и травянистых растений. В сообществах с участием древесных пород население складчатокрылых ос оказалось бедным в видовом отношении, а в сообществах ос кустарниковой растительности число видов этих насекомых резко возрастало (рис. 36). При этом определенную роль играло наличие источников воды в этих биотопах, осы всегда тяготели к водным источникам. Конечно, где кустарники, там часто оказывались и источники воды.

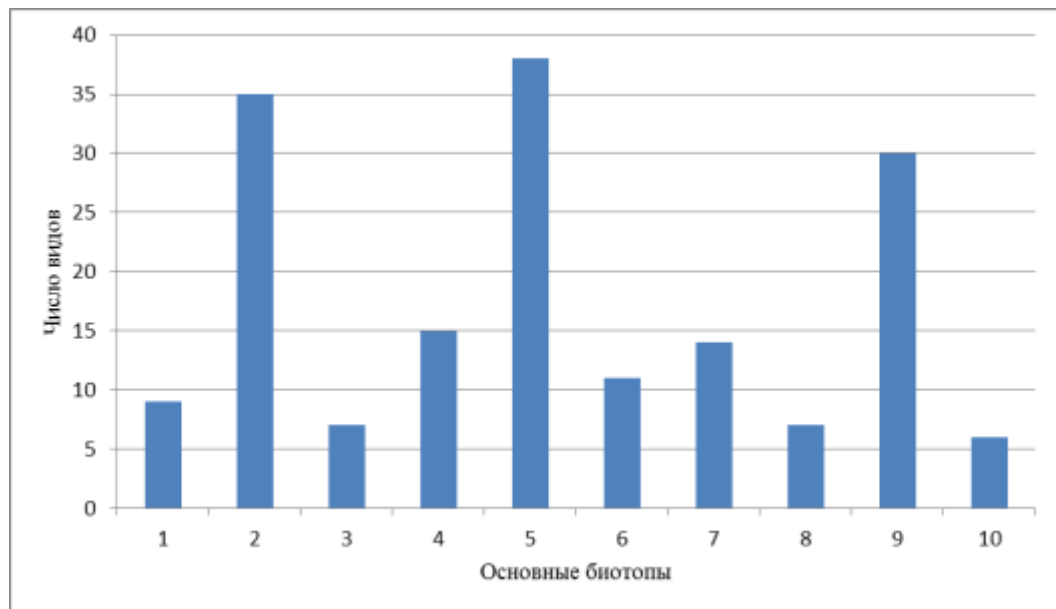


Рисунок 36. Распределение складчатокрылых ос по основным типам биотопов Орхон-Селенгинской впадины.

Обозначения: 1 — злаково-разнотравно-ивово-березовый лес; 2 — осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес; 3 — редкостойный лиственный лес; 4 — разнотравно-пястилистниково-березово-лиственный лес; 5 — закустаренный луг; 6 — разнотравно-осоковый закустаренный луг; 7 — ковыльно-черешково-миндальная кустарниковая степь; 8 — мелколистнокарагановая песчаная степь; 9 — полынно-кустарниковая петрофитная степь; 10 — разнотравно-злаковая степь

Нами было проведено сравнение видового состава сообществ ос разных биотопов (рис. 37). На дендрограмме выделяются две большие группы по

сходству видов. Первую группу составляют сообщества складчатокрылых ос древесных, древесно-кустарниковых биотопов с различным участием травянистых растений. Эти биотопы расположены в относительно влажных местах. Вторая группа объединяет степные биотопы в сухих местах. Различие между этими двумя группами по видовому составу ос оказалось разительным и составляло 98 %.

Первая группа, в свою очередь, делится на две подгруппы по сходству видового состава ос — 48 и 33 %.

В первой подгруппе объединены лесные биотопы (РЛЛ, ЗРИБЛ, РПБЛЛ, РОЗЛ). Наиболее близкими по видовому составу ос (85 %) оказались злаково-разнотравно-ивово-березовый (ЗРИБЛ) и разнотравно-пястилистниково-березово-лиственничный леса (РПБЛЛ).

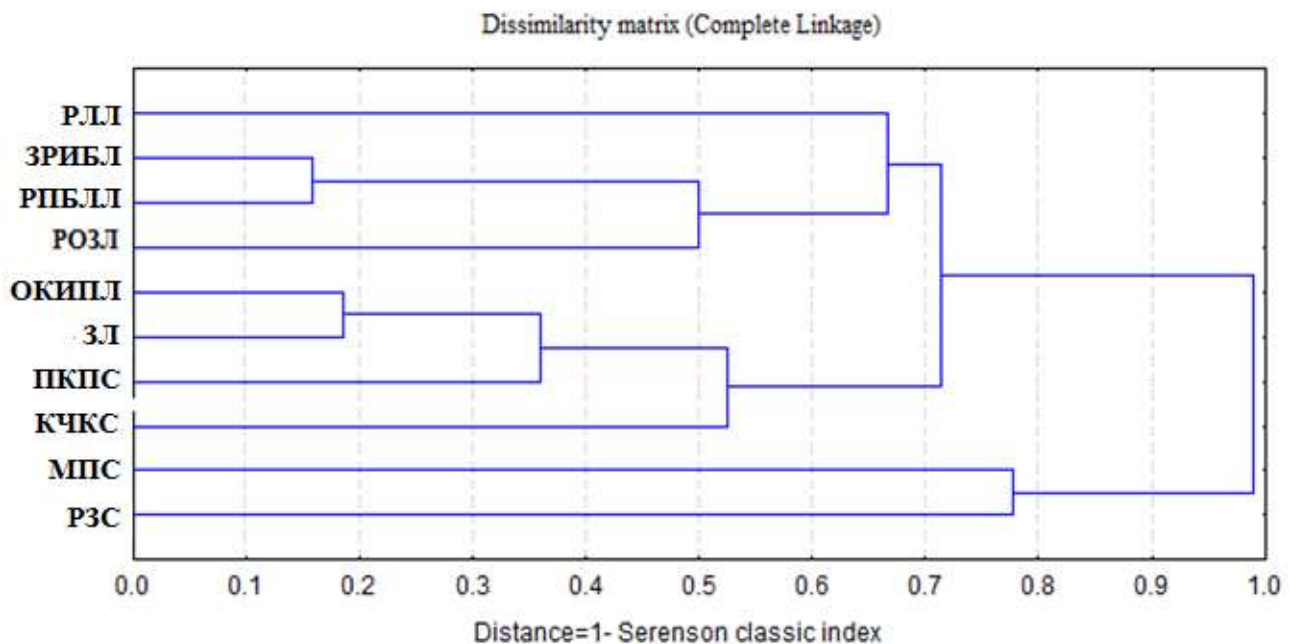


Рисунок 37. Сходство сообществ складчатокрылых ос разных биотопов Орхон-Селенгинской впадины.

Обозначения: Лесные биотопы: РЛЛ — редкостойный лиственничный лес; ЗРИБЛ — злаково-разнотравно-ивово-березовый лес; РПБЛЛ — разнотравно-пястилистниково-березово-лиственничный лес. Степные биотопы: КЧКС — ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая степь; МПС — мелколиственникарагановая песчаная степь; ПКПС — полынно-кустарниковая петрофитная степь; РЗС — разнотравно-злаковая степь.

Интразональные биотопы: ОКИПЛ — осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес; ЗЛ — закустаренный луг; РОЗЛ — разнотравно-осоковый закустаренный луг.

Вторая подгруппа включает биотопы, расположенные вблизи источника воды — осоково-кустарниково-ильмовый пойменный (ОКИПЛ), закустаренный луг (ЗЛ), с одной стороны, и степные кустарниковые биотопы (КЧКС, ПКПС) — с другой. Биотопы, расположенные вблизи источника воды — осоково-кустарниково-ильмовый пойменный лес (ОКИПЛ), закустаренный луг (ЗЛ), по составу вида складчатокрылых ос являются схожими на 82 %, что объясняется значительной долей мезофильных видов, таких как *Eu. notatus*, *E. affinis*, *A. ichneumonideus*, *A. mongolicus*, *St. clypeopictus* и *St. punctifrons*, не проникающих в другие биотопы.

Ковыльно-черешковоминдальная кустарниковая (КЧКС) и полынно-кустарниковая петрофитная степи (ПКПС), хотя их сходство с вышеперечисленными значительно меньше (53 %), оказались в данной подгруппе за счет обитания в них общих политопных видов.

Ко второй группе относятся значительно сухие степи, такие как мелколистнокарагановая песчаная (МПС) и разнотравно-злаковая (РЗС). По сравнению с другими биотопами они сформировались как одна группа из-за малого количества видов (рис. 37).

Следовательно, сравнительный анализ видового состава сообществ складчатокрылых ос еще раз показывает, что помимо типа растительности основным фактором их формирования выступает наличие источника воды. Очевидно, он является, на наш взгляд, одним из главных экологических факторов в формировании структуры ос исключительно для субаридных и аридных зон. Например, для Забайкалья, где в источнике воды нет дефицита, этот фактор уже не выступает в роли основного [Абашеев, 2012, 2013].

А теперь, рассмотрим зависимость численности видов ос от типа биотопов. Здесь прослеживается та же закономерность, что и выше, где есть источник воды, там и выше численность и биологическое разнообразие (рис. 38, 39).

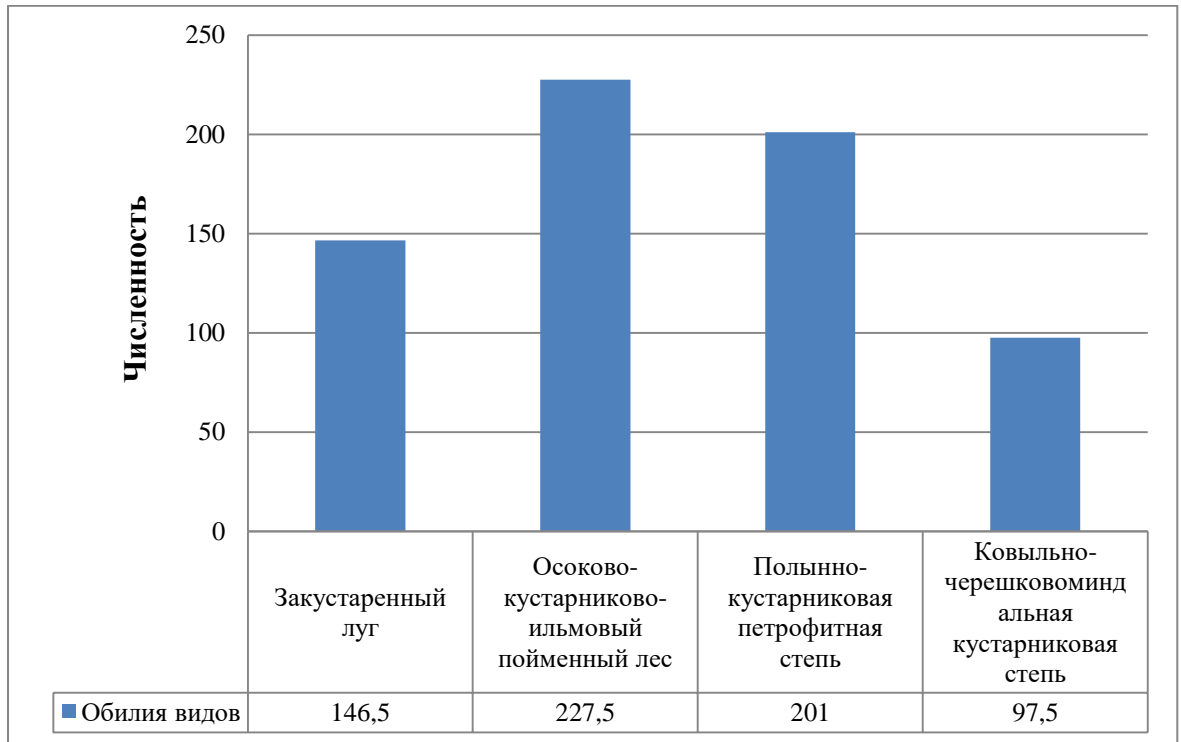


Рисунок 38. Численность складчатокрылых ос в биотопах национального парка «Хугну-Тарна»

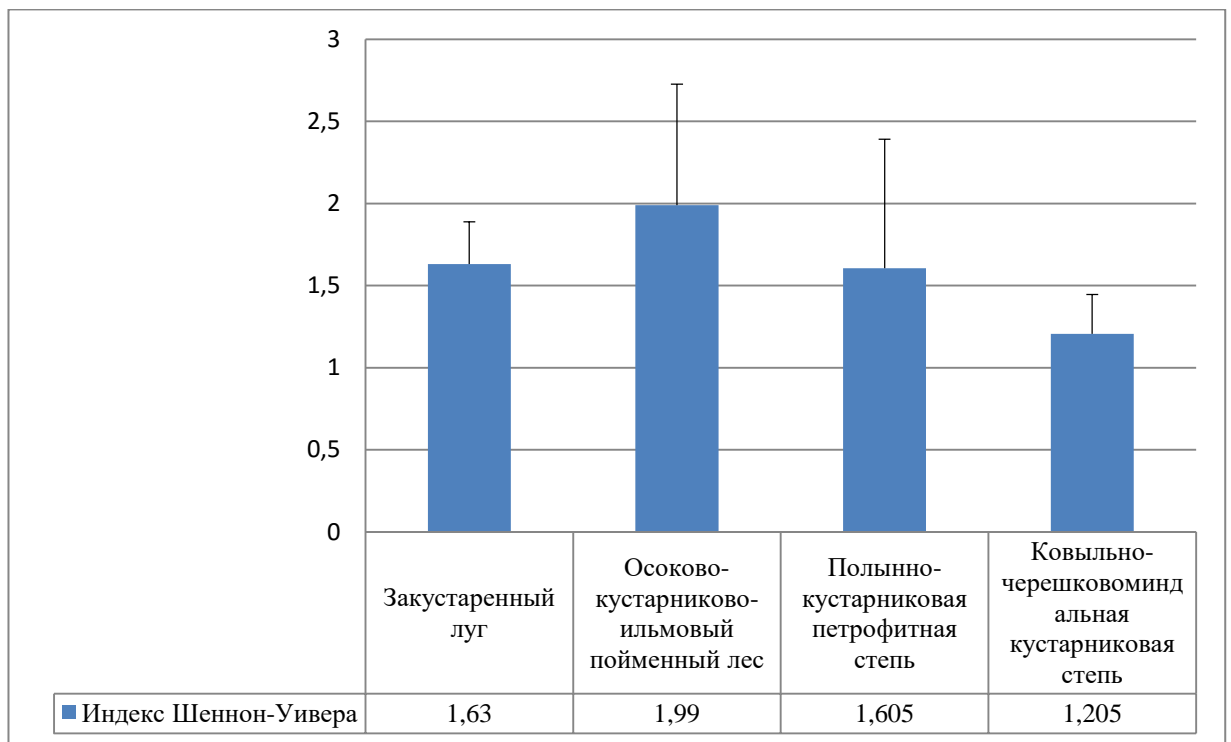


Рисунок 39. Индекс разнообразия сообществ складчатокрылых ос в биотопах национального парка «Хугну-Тарна»

Если быть точным, то наибольшим видовым разнообразием отличаются сообщества осоково-кустарниково-ильмового пойменного леса и закустаренного луга, где более влажные условия, чем в других местах обитания. Особенно общая высокая численность отмечена в поймах рек.

При этом во многих случаях численность практически всех сообществ ос Орхон-Селенгинской впадины зависит от динамики численности двух видов-доминантов, поскольку они составляют значительную, иногда более половины, долю населения. Ниже глава будет посвящена этим двум видам.

Подводя итоги изучения структуры сообществ складчатокрылых ос в Северной Монголии, можно сказать следующее. Структура сообществ этих насекомых в целом простая, в видовом отношении она бедна, ядро многих сообществ практически во всех биотопах составляют одни и те же экологически пластичные виды, при этом только два вида выступают в них в роли доминантов. В структуре сообществ складчатокрылых ос явно прослеживается экотонный характер ее формирования, проявляющийся в многообразии элементов из разных ландшафтно-экологических комплексов.

4.4. Влияние жизненного цикла доминантов на сезонную структуру населения складчатокрылых ос

Структура населения складчатокрылых ос, как уже отмечали выше, практически всех изученных нами биотопов относительно простая, в ней доминируют только два общественных вида (*P. nimpha* и *P. riparius*) (рис. 40). Поэтому динамика структуры всех сообществ ос зависит от изменения численности этих двух видов, которые в силу особенностей экологии размножаются очень быстро.

Рассмотрим данное явление более подробно на одном сообществе ос полынно-кустарниковой петрофитной степи (табл. 13). В этом сообществе, как и в других, доминантами являются те же два вида — *P. riparius* и *P. nimpha*.

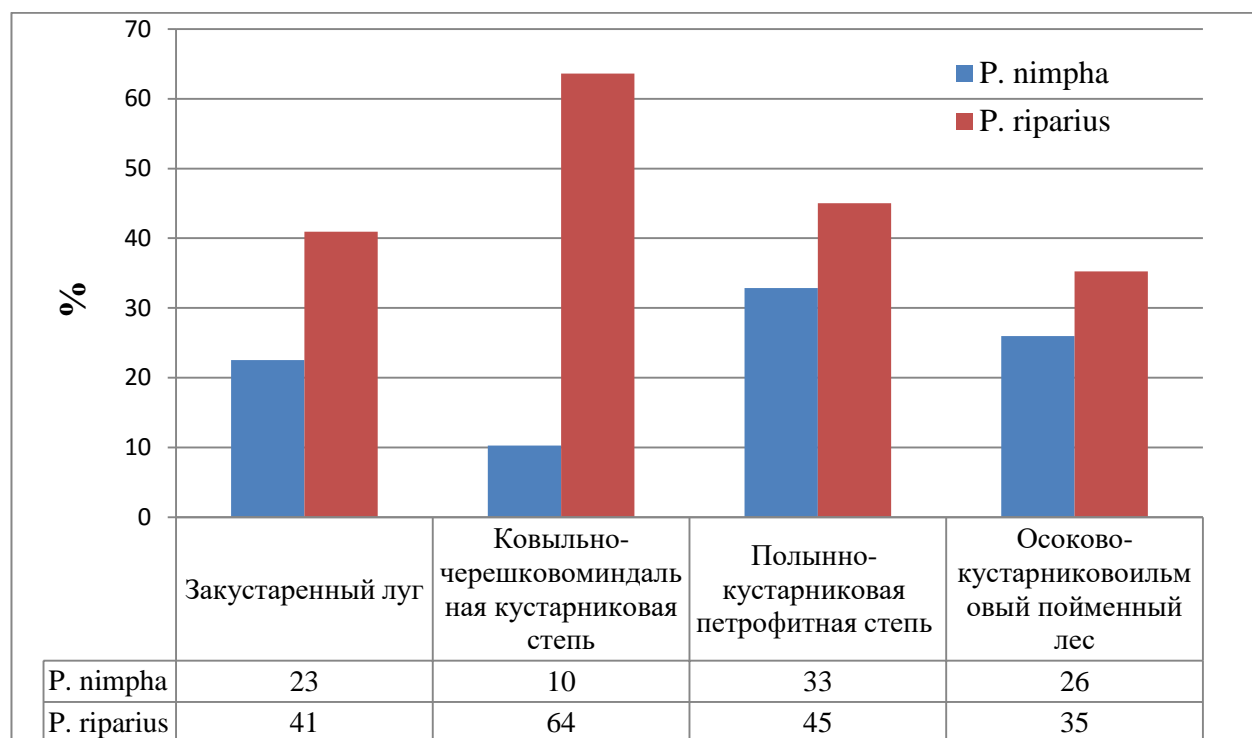


Рисунок 40. Обилие видов доминантов сообществ складчатокрылых ос в биотопах национального парка «Хугну-Тарна», лето 2013 и 2015 гг.

Жизненный цикл этих видов оказался похожим. По литературным [Evans & West-Eberhard, 1970; Русина, 2014] и по нашим данным, он включает несколько этапов. Перезимовавшие самки-основательницы весной строят гнездо в одиночку (гаплومترоз) или группой (плейрометростоз) и выращивают первое поколение рабочих особей. Они начинают фуражировку через несколько дней после вылета и продолжают ее в течение всей жизни. Через некоторое время семья, достигнув определенного развития, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). После вылета происходит их копуляция. Оплодотворенные самки в текущем году не размножаются. К концу репродуктивного сезона самцы и рабочие осы погибают, остаются зимовать самки, будущие основательницы семьи.

Отметим, что у большинства видов подсемейства *Polistinae* отсутствуют морфологические различия между самками и рабочими [Русина, 2014]. При этом самка-основательница по размерам ближе к максимуму, но не обязательно

является самой крупной в семье [West-Eberhard, 1969]. В связи с функциональными ролями самок считалось, что кастовая принадлежность самки детерминируется поведением в фазе имаго [Evans & West-Eberhard, 1970; Strassmann *et al.*, 1984; Cervo *et al.*, 2008]. Взрослые самки естественно различаются физиологически [Strambi, 1990], по продолжительности преимагинального развития [Strassmann, Orgren, 1983]. У исследованных нами *P. riparius* и *P. nimpha* репродуктивные самки и рабочие осы внешне практически не отличались, однако их поведение на гнезде было совершенно разным, по нему легко они выделялись.

Фенология и жизненный цикл *P. riparius* и *P. nimpha* в Орхон-Селенгинской впадине протекают следующим образом. Первое появление самки-основательницы отмечено в начале — середине июня в зависимости от среднесуточной температуры воздуха. Обычно лёт начинается при среднесуточной температуре воздуха чуть больше 10 °C (рис. 41, 42). Они сразу же приступают к строительству гнезд и выращивают первое поколение рабочих особей примерно в течение 30 дней. Первые рабочие особи появляются в конце июня — начале июля. С момента вылупления рабочих особей самка-основательница передает все свои заботы рабочим, сама занимается только откладыванием яиц. Численность ос растет быстро. Своего пика в Орхон-Селенгинской впадине она достигает в июле. Как видно из рис. 41, 42, на динамику численности оказывает определенное влияние температура воздуха. В условиях низких температур размножение идет несколько вяло, чем при высоких показателях. В 2015 г. численность этих видов своего пика достигла примерно на 20 дней раньше, чем в 2013 г. При этом вершины пиков численности в годы с низкой температурой оказались низкими, чем в теплые годы. Во все годы наших наблюдений у представителей *Polistes* в регионе наблюдался один пик численности, лишь иногда можно заметить небольшие колебания, как, например, еле заметный подъем *P. nimpha* в 2013 г. в начале июля, хотя пик пришелся на конец месяца.

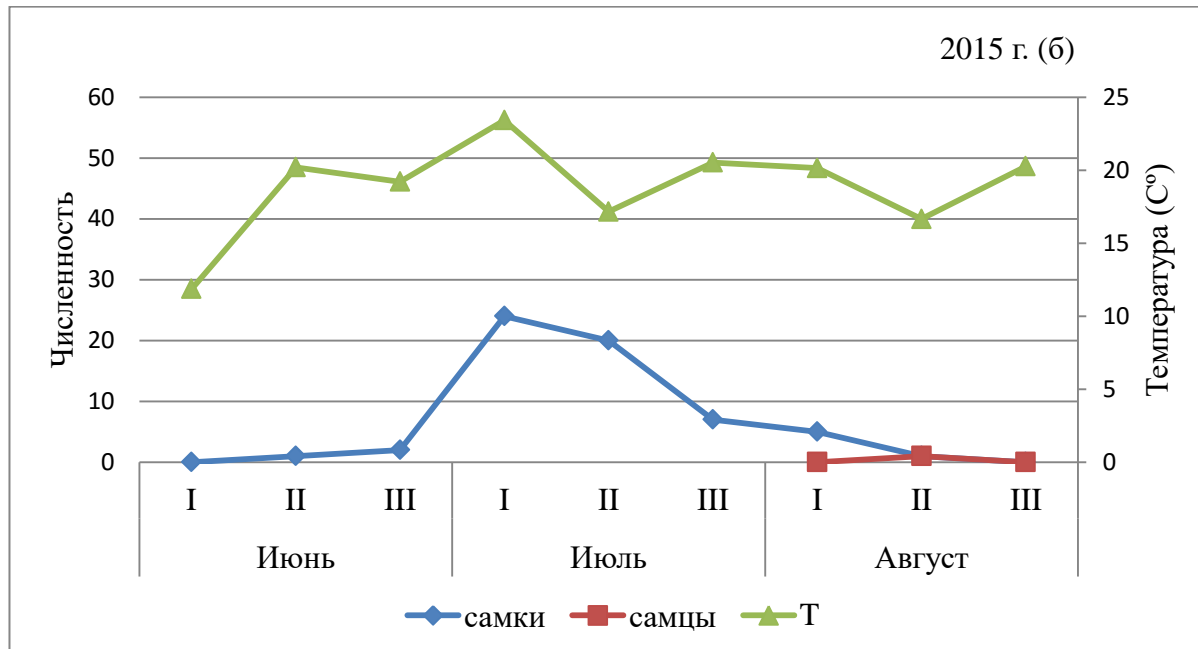
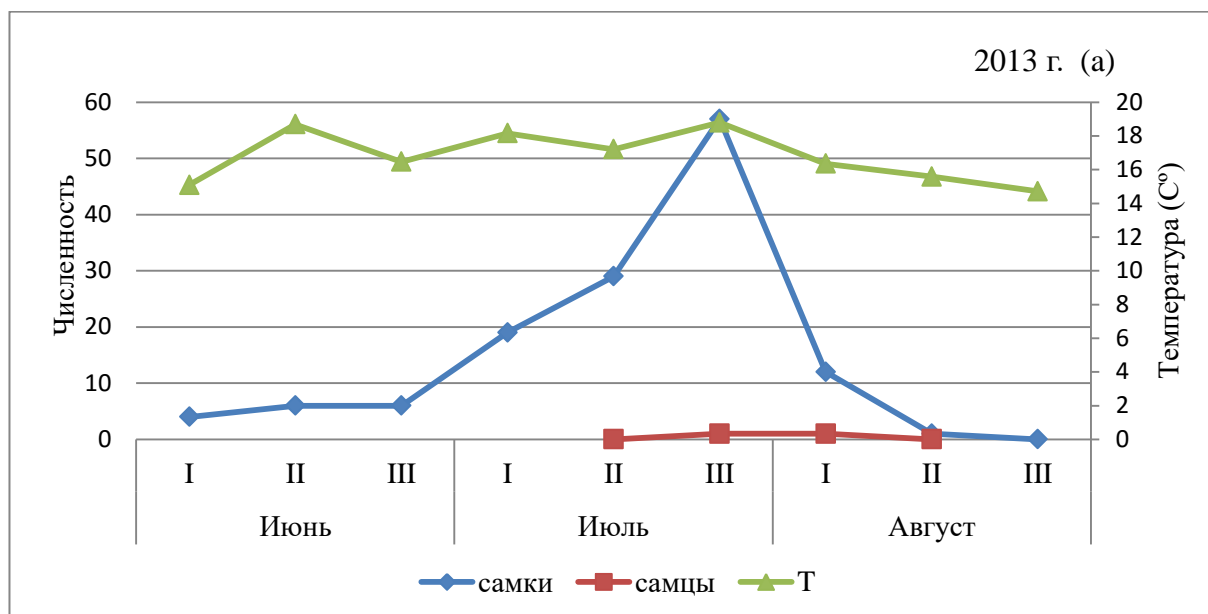


Рисунок 41. Сезонная динамика численности *Polistes riparius* в 2013 (а) и 2015 (б) в сообществе склчатокрылых ос полынно-кустарниковой петрофитной степи

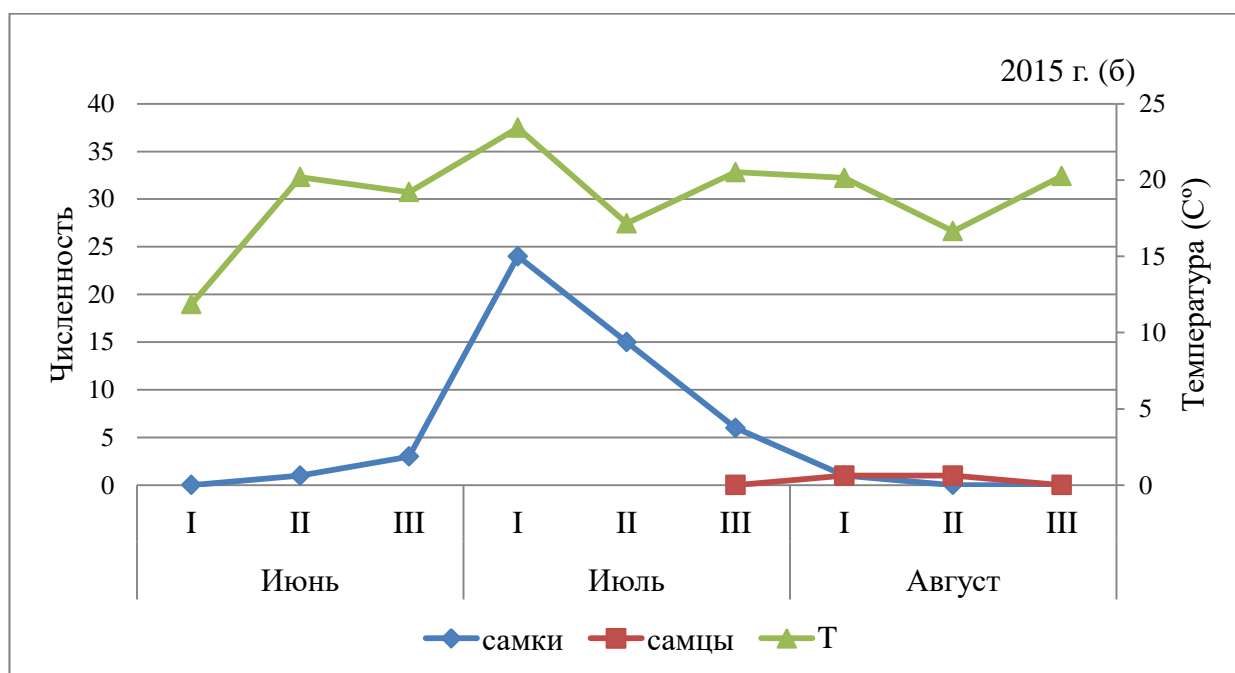
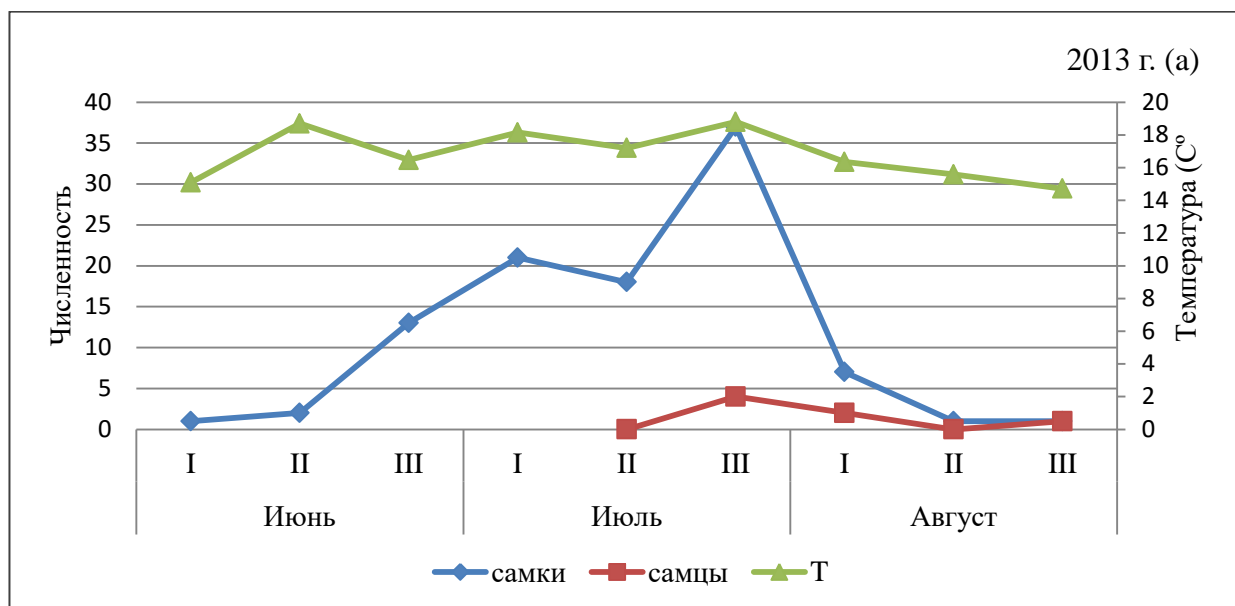


Рис. 42. Сезонная динамика численности *Polistes nimpha* в 2013 (а) и 2015 (б) в сообществе складчатокрылых ос полынно-кустарниковой петрофитной степи

По ходу движения численности рабочих ос можно сказать, что продолжительность высокого уровня продуктивности репродуктивных самок очень короткая. Численность ос, как видно на рис. 41, 42, резко поднимается и достигает своего пика, а затем также резко падает. Это свидетельствует о том, что в первые дни (может быть, 10–15 дней) самка мало откладывает яйца, поскольку ей приходится одной ухаживать за личинками, а когда приближается срок вылупления рабочих особей, она интенсивно начинает откладывать яйца, поскольку уход за последующими личинками будут осуществлять уже рабочие осы. После короткой интенсивной откладки яиц самка-основательница практически прекращает свою репродуктивную деятельность.

Данные рисунков 41 и 42 наводят еще на одну мысль. При низком температурном режиме (холодное лето) самки-основательницы более «экономно» расходуют свои репродуктивные возможности. Как у *P. riparius*, так и у *P. nimpha* наблюдаем сравнительно небольшой пик (низкий по численности ос) и плавное его снижение, т. е. у репродуктивных самок в данном случае уровень относительно активной откладки яиц сохраняется дольше, чем в условиях теплого лета. Таким образом, еще раз подтверждаем зависимость интенсивности откладки яиц от температурного режима окружающей среды (рис. 43).

В то же время наши исследования показали, что корреляционная зависимость между численностью этих ос и относительной влажностью воздуха отсутствует.

А теперь, сопоставляя динамику сообществ складчатокрылых ос, представленных в параграфе 4.2, и данные этого раздела, можно хорошо видеть исключительную роль двух доминантных видов *P. riparius* и *P. nimpha* в динамике населения ос Северной Монголии. В этом плане несколько другая картина наблюдается на прилегающей северной территории — в Юго-Западном Забайкалье. Здесь сообщества более полидоминантны, *P. riparius* и *P. nimpha* не везде входят в группу доминантов [Абашеев, 2007; 2012]. В забайкальских

сообществах складчатокрылых ос доминантами часто выступают *V. germanica*, *V. rufa*, *D. saxonica* [Абашеев, 2012], а в Монголии доля их ничтожна.

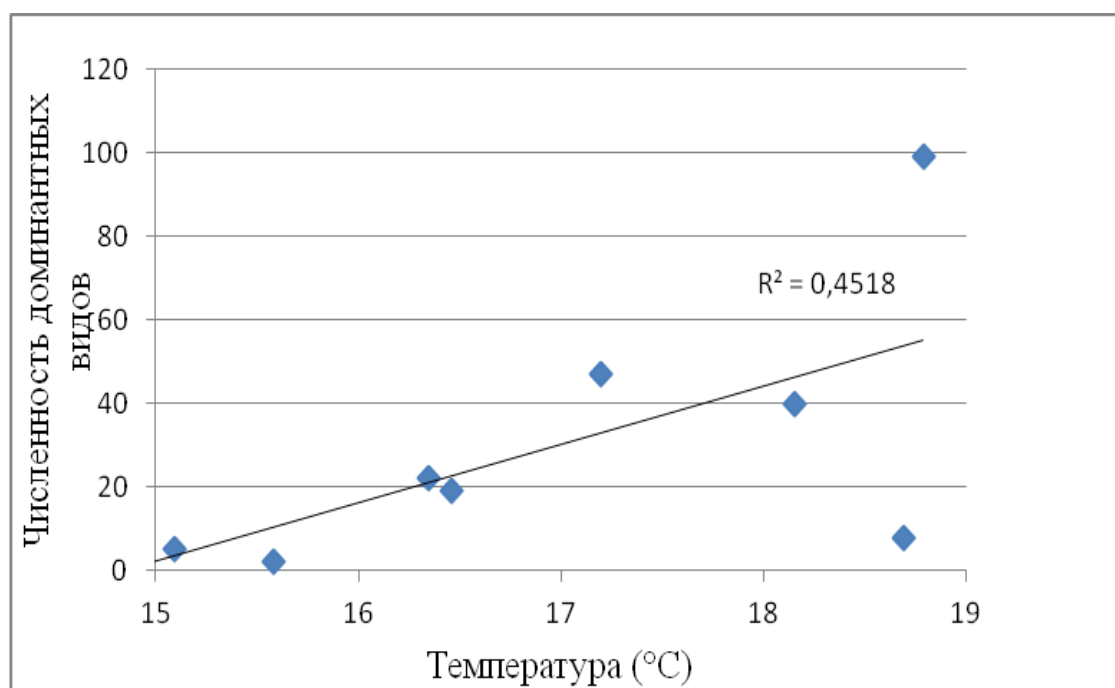


Рисунок 43. Корреляция между численностью доминантных видов и температуры воздуха

Из этого следует, что многие виды складчатокрылых ос, несмотря на широкое распространение и эвритопность, весьма чувствительны к абиотическим факторам. В целом сообщества ос в условиях Монголии имеют относительно простую структуру с заметным доминированием всего лишь двух видов, свидетельствующем о том, что среда здесь не является оптимальной для большинства видов насекомых данной группы. Прежде всего, резко континентальный климат в сочетании с высоким расположением региона (в среднем около 1000 м над ур. м.) определяет весьма неустойчивый с большими колебаниями сезонный и суточный ход температурного режима. Температура воздуха, как уже показали, в условиях Монголии существенно влияет на жизненный цикл и физиологическое состояние ос.

Г л а в а 5

ЭКОЛОГИЯ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС В УСЛОВИЯХ ОРХОН-СЕЛЕНГИНСКОЙ ВПАДИНЫ

5.1. Экологическая пластичность складчатокрылых ос в выборе местообитаний

Оценка экологической пластичности складчатокрылых ос в выборе местообитаний нами проведена по классификации, используемой для птиц [Доржиев, Сандакова, 2003], согласно которой, осы по степени разнообразия используемых биотопов разделены на 4 группы: 1) эвритопные (разнообразие освоенных видов биотопов очень велико, сравнительно немногие местообитания не использованы); 2) политопные (разнообразие биотопов достаточно велико, но на многих, даже очень распространенных, местообитаниях вид отсутствует); 3) олиготопные (разнообразие биотопов ограничено, вид занимает несколько экологически сходных местообитаний); 4) стенотопные (разнообразие биотопов минимальное, вид приурочен только немногим очень сходным местообитаниям).

Как известно из предыдущей главы (глава 4, параграф 4.1), все биотопы были объединены в 3 группы (лесные, степные и интразональные), которые включали разное число биотопов. При дифференциации видов по группам степени пластичности возникли некоторые вопросы в отношении двух первых групп, эвритопных и политопных. Здесь допущены определенные условности. При одинаковом использовании достаточно большого числа биотопов в разных ландшафтах (группах биотопов) отдельные виды отнесены к группе эвритопных, другие — к группе политопных. Здесь учитывали следующую ситуацию. Прежде всего, рассматривали экологическое разнообразие освоенных ими биотопов. Если вид обитает в разных ландшафтах и занимает экологически неодинаковые биотопы, то мы отнесли его в группу эвритопных видов даже при отсутствии его в сходных биотопах внутри этих ландшафтов,

допуская, что из-за низкой численности или по другим причинам его не отметили. Если вид занимал столько же биотопов в разных ландшафтах, как и другой, отнесенный к эвритопным видам, но обитал в физиономически (экологически) близких биотопах (например, разные кустарниковые биотопы), то мы причисляли его к политопным. Некоторые подобные случаи учитывали и в других группах.

В результате разделения видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины по степени экологической пластичности в выборе биотопов мы выявили следующую картину (табл. 15).

Таблица 15

Дифференциация видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины по степени пластичности в выборе биотопов

Группы по степени пластичности в выборе биотопов	Кол-во видов, абс/%	Виды
Эвритопная	8/16,3	<i>Ps. herrichii</i> , <i>A. scoticus</i> , <i>P. nimpha</i> , <i>P. riparius</i> , <i>D. saxonica</i> , <i>D. sylvestris</i> , <i>V. germanica</i> , <i>V. rufa</i>
Политопная	12/24,5	<i>O. alpinus</i> , <i>Eu. notatus</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>A. parietum</i> , <i>S. crassicornis</i> , <i>K. tauricus</i> , <i>D. norwegica</i> , <i>V. vulgaris</i> , <i>E. mongolicus</i> , <i>E. punctatus</i> , <i>A. oviventris</i>
Олиготопная	19/38,7	<i>On. eckloni</i> , <i>On. turovi</i> , <i>Pt. sibiricus</i> , <i>St. orenburgensis</i> , <i>St. pullus</i> , <i>St. punctifrons</i> , <i>Al. mandschuricus</i> , <i>Eu. dantici</i> , <i>A. rufopictus</i> , <i>A. ichneumonideus</i> , <i>A. mongolicus</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>S. angustatus</i> , <i>E. affinis</i> , <i>E. coarctatus</i> , <i>E. rubrofemoratus</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>E. transbaicalicus</i> , <i>A. antilope</i>
Стенотопная	10/20,4	<i>Di. dufourii</i> , <i>Pterocheilus</i> sp., <i>On. kiritshenkoi</i> , <i>St. clypeopictus</i> , <i>Antepipona</i> sp., <i>Eu. quadrifasciatus</i> , <i>A. hangaicus</i> , <i>S. fuscipes</i> , <i>S. lucens</i> , <i>E. tripunctatus</i>

Группа эвритопных видов представлена из 8 широко распространенных видов (табл. 15). В отличие от видов других групп они имеют также широкую экологическую пластичность. Большинство из этих видов (*Ps. herrichii*, *P. nimpha*, *P. riparius*, *D. saxonica*, *V. germanica*, *V. rufa*, *A. scoticus*) встречаются в

не менее 7 лесных, степных и интразональных биотопах. Вид *D. sylvestris* оказался наиболее пластичным, отмечался во всех исследованных биотопах, кроме ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи.

Группа политопных видов включает 12 видов. Они зарегистрированы во многих биотопах (не менее 4 биотопов), входящих в 2–3 разных ландшафта — лесной, степной и интразональны. Большинство видов данной группы (*O. alpinus*, *Eu. notatus*, *A. oviventris*, *A. parietinus*, *E. mongolicus*, *E. punctatus* и *V. vulgaris*) обитало в биотопах разных ландшафтов, хотя спектр занятых ими биотопов был несколько уже, чем у представителей предыдущей группы. Такие виды, как *A. nigricornis*, *S. angustatus*, *K. tauricus*, были связаны со степными и интразональными биотопами и не отмечены в лесных биотопах. Несколько видов (*A. parietum*, *D. norwegica*), занимающих древесно-кустарниковые микростации, избегали степные биотопы, но в биотопах других ландшафтов отмечались.

Группа олиготопных видов. Самая многочисленная группа — 19 видов. Из них некоторые виды — *Al. mandschuricus*, *A. mongolicus*, *S. angustatus*, *E. affinissimis* — зарегистрированы только в двух интразональных биотопах — в осоково-кустарниково-ильмовом пойменном лесу и закустаренном лугу. Также большинство видов обитает в разных комбинаториках из разных степных и интразональных биотопов, так как общее свойство этих биотопов — наличие кустарников. Например, некоторые виды, такие как *St. orenburgensis*, *St. pullus*, *Eu. dantici*, *A. trifasciatus*, *E. coarctatus*, отмечены в ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи, полынно-кустарниковой петрофитной степи и осоково-кустарниково-ильмового пойменном лесу и закустаренном лугу, а *Pt. sibiricus* встречается в мелколиственнокарагановой песчаной степи, полынно-кустарниковой петрофитной степи и разнотравно-осоковом закустаренном лугу. Вид *Pt. eckloni* отмечен в ковыльно-черешковоминдальной кустарниковой степи, полынно-кустарниковой петрофитной степи и закустаренном лугу, виды *St. punctifrons*, *A. ichneumonideus* — в полынно-кустарниковой петрофитной степи, в осоково-

кустарниково-ильмовом пойменном лесу и закустаренном лугу. Виды *Pt. turovi* и *A. rufopictus* встречаются в полынно-кустарниковой петрофитной степи и закустаренном лугу, *E. rubrofemoratus* — разнотравно-злаковой степи, осоково-кустарниково-ильмовом пойменном лесу и закустаренном лугу; *E. septentrionalis* — разнотравно-злаковой степи и закустаренном лугу; *E. transbaicalicus* — мелколистнокарагановой песчаной степи и разнотравно-осоковым закустаренном лугу.

Группа стенотопных видов. В данную группу входят 10 видов, которые приспособлены к существованию в строго определенных условиях. Так как виды *Di. dufourii*, *St. clypeopictus*, *On. kiritshenkoi*, *Antepipona sp.*, *Eu. quadrifasciatus*, *A. hangaicus*, *S. fuscipes* и *S. lucens* отмечены только в определенных интразональных биотопах. При этом *On. kiritshenkoi* является сухим степным видом, из-за редкости этого вида в других местообитаниях не отмечался. Кроме того, некоторые виды приурочены к одному ксерофильному степному биотопу. Так, *Pterocheilus sp.* — к мелколистнокарагановой песчаной степи и *E. tripunctatus* — к полынно-кустарниковой петрофитной степи.

Так, в фауне Орхон-Селенгинской впадины наиболее многочисленной оказалось олиготопная группа видов. Затем в равной степени представлены стенотопная (20 %) и политопная (25 %) группы видов, менее обильна эвриотопная группа (16 %) (рис. 44).

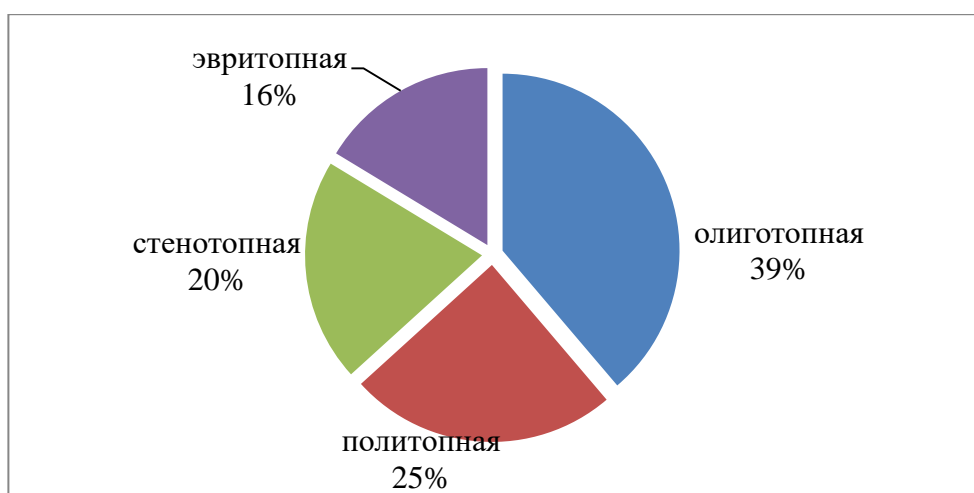


Рисунок 44. Экологическая группа складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины по степени пластичности в выборе

Таким образом, приведенный выше материал позволяет обратить внимание на следующее. Складчатокрылые осы исследуемого района в целом отличаются высокой экологической пластичностью в отношении выбора местообитаний. Чуть менее половины видов составляют группы эвритопных и политопных видов. Все они широко распространенные виды и благодаря эврибионтности, высоким адаптивным возможностям сумели освоить эту суровую, неустойчивую и разнообразную по условиям территорию.

В отношении олиготопных и стенотопных видов можно сказать, что они представляют группу хорошо приспособленных к определенным условиям обитания. В данном случае речь идет о степных и интразональных видах. У степных форм процесс адаптации проходил в условиях субаридных и аридных территорий, при их широком распространении в Центральной Азии складчатые осы оказались в их пределах. Поэтому у ос не было необходимости осваивать другие биотопы. Что касается видов интразональных экосистем, то во всех природных зонах они могут найти благоприятные условия обитания, поэтому многие из них оказались в этих двух группах.

5.2. Фенология сезонной активности

При анализе фенологических аспектов лёта складчатокрылых ос в Орхон-Селенгинской впадине нами были использованы собственные и литературные данные [Курзенко, 1977б; Gusenleitner, 1991; Eck, 1984; Giordani Soika, 1970; 1976; Virula, 1924; Kostylev, 1937, 1940 a, b].

Для каждого вида составлялись диаграммы сезонной активности за каждую декаду каждого месяца. В результате проведенных исследований были выявлены сроки лёта 42 видов семейства Vespidae в Орхон-Селенгинской впадине. В свою очередь, они были разбиты на 4 фенологические группы: 1) летняя (лёт с начала июня до конца августа); 2) позднелетняя (с начала июля до конца сентября); 3) летне-раннеосенняя (с начала июня до конца сентября); 4) полисезонная (с начала мая до конца сентября). Дифференциация видов по

фенологическим группам дана в таблице 16. В нее не вошли 8 видов, у которых по причине редкости не смогли установить точные сроки сезонной активности.

Таблица 16

Фенологические группы складчатокрылых ос

Фенологические группы (число видов)	Сроки лёта имаго	Виды
Летние (13)	Июнь — август	<i>A. ichneumonideus</i> , <i>A. nigricornis</i> , <i>A. oviventris</i> , <i>A. rufopictus</i> , <i>Eu. notatus</i> , <i>Eu. dantici</i> , <i>St. punctifrons</i> , <i>St. clypeopictus</i> , <i>E. affinissimus</i> , <i>A. hangaicus</i> , <i>St. pullus</i> , <i>On. turovi</i> , <i>On. eckloni</i>
Позднелетние (6)	Июль — сентябрь	<i>A. antilope</i> , <i>A. parietum</i> , <i>S. angustatus</i> , <i>A. mongolicus</i> , <i>S. lucens</i> , <i>Al. mandschuricus</i>
Летне-раннеосенние виды (8)	Июнь — сентябрь	<i>E. mongolicus</i> , <i>Ps. herrichii</i> , <i>A. trifasciatus</i> , <i>O. alpinus</i> , <i>S. crassicornis</i> , <i>E. punctatus</i> , <i>St. orenburgensis</i> , <i>K. tauricus</i>
Полисезонные (14)	Май — сентябрь	<i>E. coarctatus</i> , <i>E. septentrionalis</i> , <i>A. scoticus</i> , <i>A. parietinus</i> , <i>Pt. sibiricus</i> , <i>V. germanica</i> , <i>V. vulgaris</i> , <i>V. rufa</i> , <i>D. saxonica</i> , <i>D. norwegica</i> , <i>D. sylvestris</i> , <i>P. nimpha</i> , <i>P. riparius</i> , <i>E. tripunctatus</i>

Как видно, сроки лёта представителей одной группы в целом близки, хотя у отдельных видов разница в активности может достигать 20 дней. Остановимся более подробно на каждой группе.

Группа летних видов. Представители данной группы ведут одиночный образ жизни (табл. 17). Общая продолжительность их лёта равна почти 90 дням. При этом у всех видов за исключением *A. oviventris* длительность лётной активности меньше 80 дней, у некоторых не превышает 50 дней (*A. nigricornis*, *St. clypeopictus*). Причем длительность и сроки лёта самцов и самок большинства видов сильно отличаются.

У всех остальных видов данной группы начало лёта зафиксировано в июне, при этом у 3 видов — в первой декаде июня, у одного из них (*A. rufopictus*) первыми появились самцы, у другого (*A. oviventris*) — самки, а у третьего (*St. punctifrons*) — особи обоих полов. Во второй декаде июня лёт начался уже у 4 видов, и также самцы и самки у них вылетели в разное время.

Остальные виды начали отмечаться в третьей декаде июня. Таким образом, у представителей данной группы сроки начала лёта растянулись почти на 20 дней.

Окончание сроков лёта также растянуто. Первыми прекращают лёт в конце июля *A. ichneumonideus*, *St. clypeopictus*, последними в третьей декаде августа — *A. oviventris*, *Eu. dantici*, *A. hangaicus*, *On. turovi*. У всех видов разнятся сроки окончания лёта самцов и самок, у некоторых они доходят до месяца.

Таблица 17

Сроки лёта складчатокрылых ос летней фенологической группы
в Орхон-Селенгинской впадине

№	Виды	Июнь			Июль			Август		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	<i>A.ichneumonideus</i>	—	♀	♀	♀	♀	♀	—		
			—	♂	♂	♂	♂	—		
2	<i>A.nigricornis</i>						?	♀		
			—	♂	♂	♂	♂	♂	—	
3	<i>A.oviventris</i>	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	-	
			—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
4	<i>A.rufopictus</i>	-	♀	♀	♀	♀	♀	♀	-	
		♂	?							
5	<i>Eu. notatus</i>		—	♀	♀	♀	♀	♀	—	
		—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	—
6	<i>Eu. dantici</i>		-	♀	♀	♀	♀	♀	—	
		—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
7	<i>St. punctifrons</i>	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—
		♂	♂	♂	♂	—				
8	<i>St. clypeopictus</i>		—	♀	♀	♀	♀	—		
					-	♂	♂	—		
9	<i>E. affinissimus</i>		—	♀	♀	♀	♀	—		
10	<i>A. hangaicus</i>			-	♀	♀	♀	♀	♀	♀
11	<i>St. pullus</i>		—	♀	♀	♀	♀	♀	—	
			—	♂	♂	♂	♂	—		
12	<i>On. turovi</i>		—	♀	♀	♀	♀	♀	♀	
13	<i>On. eckloni</i>				-	♀	♀	♀		
		-	♂	?						

Позднелетняя группа. В эту группу входят виды, ведущие одиночный образ жизни, с очень коротким периодом лёта, всего 50–70 дней (табл. 18).

У них лёт начинается в начале июля и заканчивается в конце августа — первой декаде сентября, самки одного вида *A. parietum* еще летали во второй декаде сентября. Картина активности самцов и самок у всех видов заметно отличается. У большинства видов самцы появляются на 10–20 дней раньше самок, у *S. lucens* — примерно одновременно. Если посмотреть фенологию лета самцов и самок отдельно, то заметная разница (20 дней) в сроках наблюдается у *A. antilope*, *S. angustatus*, *Al. mandschuricus*. Из этой группы фенология лёта *A. mongolicus* из-за его редкости слабоизучена.

Таблица 18

Сроки лёта складчатокрылых ос познелетней фенологической группы
в Орхон-Селенгинской впадине

№	Виды	Июль			Август			Сентябрь		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	<i>A. antilope</i>	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—		
			—	♂	♂	♂	♂	♂	—	
2	<i>A. parietum</i>		—	♀	♀	♀	♀	♀	♀	
		—	♂	♂	♂	♂	♂	♂	—	
3	<i>S. angustatus</i>		—	♀	♀	♀	♀	—		
		♂	♂	♂	♂	—				
4	<i>Al. mandschuricus</i>		—	♀	♀	♀	♀	—		
		♂	♂	♂	?					
5	<i>A. mongolicus</i>			♀	?					
		♂	?							
6	<i>S. lucens</i>	♀	♀	♀	♀	♀	—			
		♂	♂	?						

Летне-раннеосенняя группа. Состоит из ос, ведущих одиночный образ жизни. Имаго этих ос обычно появляются во второй декаде июня (табл. 19). Лёт заканчивается в начале — середине сентября, только осы *E. mongolicus* активны до конца сентября. Таким образом, продолжительность лётного периода насекомых этой группы длится в общем 80–110 дней. Самый длительный период лета отмечается у *E. mongolicus* (110 дней), самый короткий — у *S. crassicornis* (80 дней). У многих видов этой группы самцы и самки в июне появляются почти одновременно, но окончание лёта у некоторых отличается.

Сроки лёта складчатокрылых ос летне-раннеосенней фенологической группы
в Орхон-Селенгинской впадине

№	Виды	Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
1	<i>E. mongolicus</i>	–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
2	<i>Ps. herrichii</i>	–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
			–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–
3	<i>A. trifasciatus</i>			–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–		
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–	
4	<i>O. alpinus</i>	–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–			
5	<i>S. crassicornis</i>		–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
			–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–			
6	<i>E. punctatus</i>		–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–
7	<i>St. orenburgensis</i>	–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	?				
8	<i>K. tauricus</i>	–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–			

Полисезонная группа. Группа насчитывает 13 видов (табл. 20). Большинство видов этой группы относится к общественным осам. В эту группу также входят некоторые одиночные осы (*E. septentrionalis* и *E. tripunctatus*), у которых обычно самки появляются в природе до самцов.

Осы данной группы отличаются длительным периодом лёта, начинающегося с первой-второй, иногда с третьей декады мая, и продолжающегося до конца сентября. Общая продолжительность лёта группы — 110–150 дней. Некоторые из них, такие как *V. rufa*, *V. vulgaris*, *D. norwegica*, *D. sylvestris*, не отмечены в наших сборах. Однако есть все основания полагать, что лёт этих видов, как и всех общественных ос, начинается ранней весной. Самым продолжительным периодом активности отличается *V. germanica* — 150 дней, но при этом самки встречаются с начала мая до конца второй декады июля (80 дней), самцы — с начала июля до конца сентября (90 дней), рабочие осы — с июня до конца сентября (120 дней). У всех остальных видов общественных ос также наблюдается различие в сроках

и продолжительности лёта. Картина идентичная. Обычно рабочие осы появляются примерно через 25–30 дней после начала лёта самок.

Таблица 20

Сроки лёта складчатокрылых ос полисезонной фенологической группы
в Орхон-Селенгинской впадине*

№	Виды	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			
		I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
1	<i>E. coarctatus</i>					–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	
2	<i>E. septentrionalis</i>				–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
							–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	–
3	<i>A. scoticus</i>				–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
			–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
4	<i>Pt. sibiricus</i>				–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–	
		–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	
5	<i>V. germanica</i>	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p
6	<i>P. nimpha</i>						–	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂
		–?	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
7	<i>P. riparius</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
			–?	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
8	<i>D. sylvestris</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
		–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
9	<i>D. saxonica</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
			–?	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
10	<i>D. norwegica</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
		–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
11	<i>V. rufa</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
			–?	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
12	<i>V. vulgaris</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
			–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	–
13	<i>E. tripunctatus</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
		–	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	?
14	<i>A. parietinus</i>				–	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	–
		–	?	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	?

*Обозначение: p — рабочие особи, –? — возможно, осы активны.

В нашем распоряжении осталось еще 8 видов, фенологию лёта которых не смогли установить по причине их редкости (табл. 21). Они попадались в ловушки в разное время в единичных экземплярах.

Таблица 21

Виды складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины
с неустановленными сроками лёта*

Виды	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
				?	♂	?									
<i>D. dufourii</i>						?	♀	♀	♀	?					
								?	♂	?					
<i>Antepipona sp.</i>		?	♀	?											
<i>E. rubrofemoratus</i>								?	♀	?					
								?	♂	?					
<i>Pterocheilus sp.</i>											?	♀	?		
											?	♂	?		
<i>E. transbaicalicus</i>						?	♀	♀	?						
<i>S. fuscipes</i>					?	♀	♀	♀	♀	?					
<i>On. kiritshenkoi</i>		?	♀	?											
		?	♂	?											
<i>Eu. quadrifasciatus</i>				?	♀	?									
						?	♂	?							

*Обозначение: ? — возможно, осы активны.

Таким образом, материалы по фенологии сезонной активности складчатокрылых ос в Орхон-Селенгинской впадине позволяют сказать, что активность лёта ос приурочена к поздневесенне-летне-раннеосеннему периоду, максимально продолжается у отдельных видов 120–150 дней, минимально — 50–70 дней. При этом продолжительность лёта особей разного пола одного вида заметно меньше общей продолжительности лёта вида в целом. У общественных ос лёт самок обычно начинается раньше лёта самцов, рабочие осы появляются примерно на 25–30 дней позже самок. У одиночных ос такой картины нет, у разных видов сроки лёта особей разных полов специфичны, хотя самцы почти у всех видов появляются раньше самок.

Фенология лёта у разных видов, как было показано выше, заметно различается (табл. 17–21). Лёт начинается у одних видов в первых числах мая, у

других — только в начале июля, то есть разница в сроках начала активности достигает почти двух месяцев. То же самое наблюдается по срокам окончания лета, одни прекращают лёт в конце июля, другие активны до конца сентября. На рис. 45 показана динамика количества видов, активных в разное время теплого периода года в Северной Монголии.

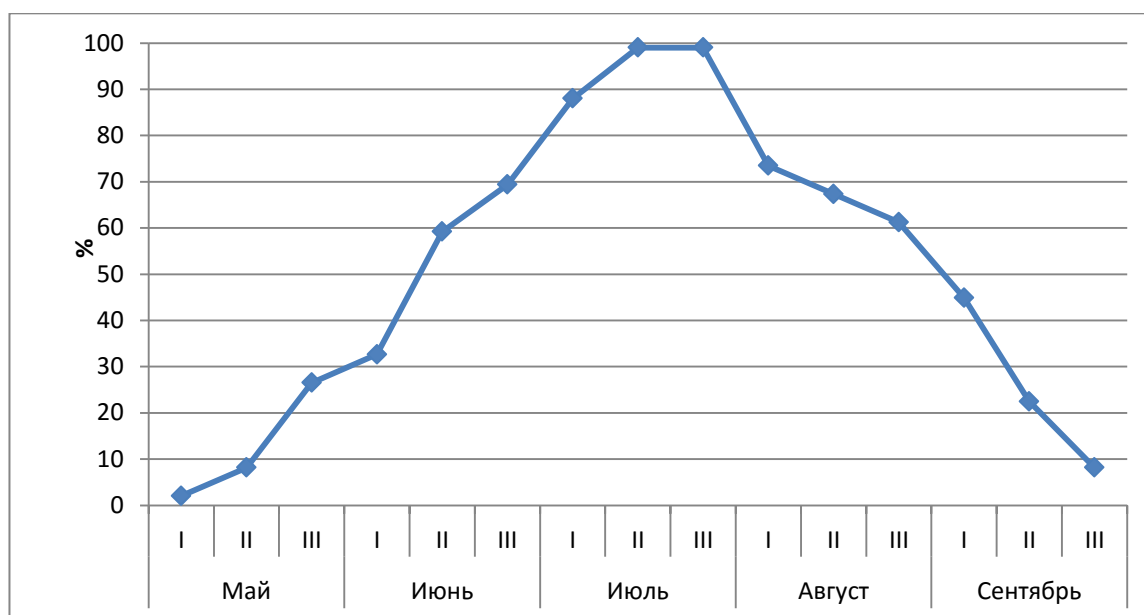


Рисунок 45. Количество (%) активных видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины (п=49 видов) в разные месяцы теплого периода года

Как видно, с начала мая до июля наблюдается постепенное увеличение доли активных видов, в июле все виды ос активны в регионе. Первыми появляются в начале мая самки *V. germanica*, со второй декады — самки *P. nimpha*, *D. sylvestris*, *D. norwegica*, в эти же сроки начинается лёт имаго одиночных ос *E. tripunctatus*, *E. coarctatus*, *Pt. sibiricus*. К концу мая вылетают представители 13 видов ос, которые составляют 21,3 % веспидофауны Северной Монголии. В июне в связи с установлением более или менее благоприятного температурного режима воздуха и почвы, наличием большого количества цветущих растений количество летающих видов ос резко возрастает; в первых числах июня начинается лёт еще 16 (26 %) видов, в середине — 29 (47,5 %), в конце месяца — 34 (55,7 %). А в середине

июля складчатокрылые осы представлены всеми видами Орхон-Селенгинской впадины. С августа начинается обратный процесс — убывание количества активных видов. В начале месяца остается 36 видов, к концу его — 30. К сентябрю лётная активность большинства видов прекращается. До конца месяца летает несколько видов: *V. germanica*, *P. nimpha*, *V. vulgaris*, *E. mongolicus*.

У общественных ос внутри одного вида фенология активности разных половых и функциональных групп, как отмечали выше, протекает по-разному (рис. 46). Для них характерно раннее появление самок, поскольку они должны дать рабочих ос и самцов. Зимуют у них, как известно, только самки, рабочие осы и самцы живут только в теплое время года. В условиях Северной Монголии самки большинства видов пробуждаются до середины мая, первые рабочие особи появляются в начале — середине июня, а самцы — в середине — конце июля. Рабочие особи и самцы многих видов отмечаются до середины сентября, а самки их исчезают раньше — в течение второй половины августа. Только самцы *V. germanica* и *P. nimpha* активны сравнительно длительное время — с середины июня до конца сентября (табл. 20).

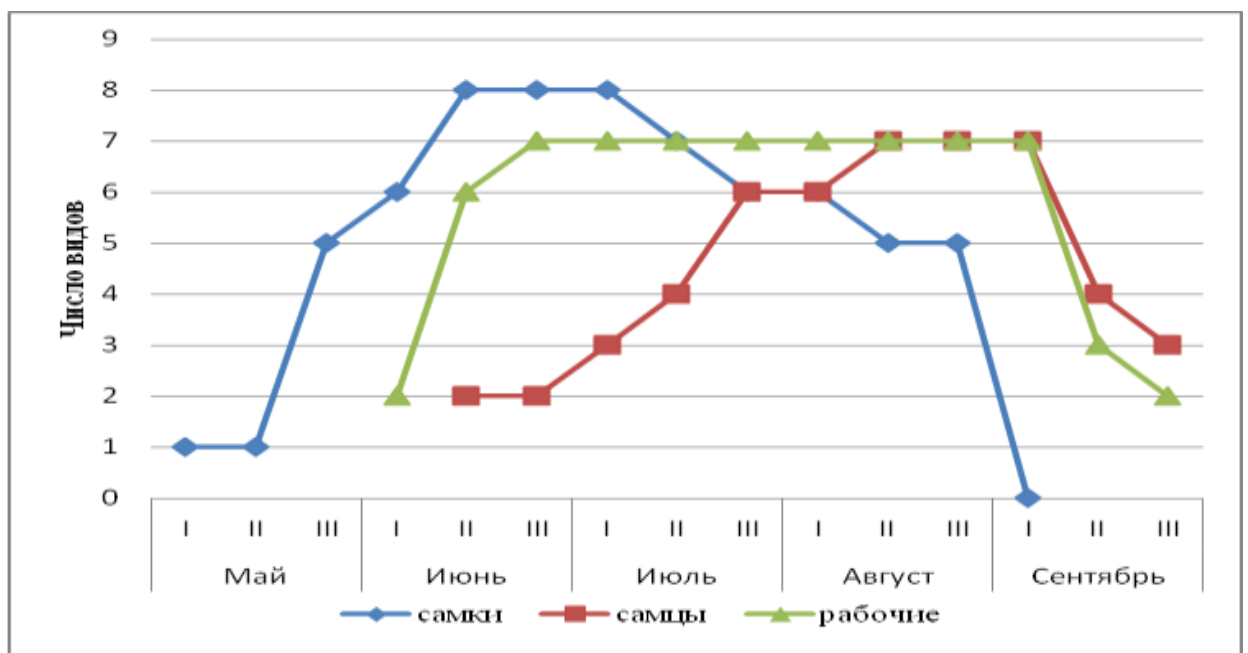


Рисунок 46. Фенология лёта самцов, самок и рабочих особей общественных складчатокрылых ос в условиях Орхон-Селенгинской впадины

Необходимо отметить, что фенология лета разных видов складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины весьма специфична, во многом зависит от особенностей биологии видов. В стадии имаго зимуют только самки общественных ос, одиночные осы проводят зимовку в стадии личинок старшего возраста. В связи с этим сроки начала лёта у них сильно отличаются. Вылет взрослых самок общественных ос начинается с установлением теплой погоды в мае. А у одиночных ос в это время продолжается развитие личинок и куколок, которое у разных видов имеет свои особенности. Поэтому появление имаго и начало их лёта происходят поздно. У большинства видов одиночных ос, возможно, сроки лёта коррелируются еще со сроками вегетации определенных видов и групп растений, а также с активностью насекомых-жертв, которые служат провизией для их личинок. В целом фенология всех организмов, помимо биологических особенностей, подчинена климатическим условиям региона, а ее колебания — локальным, а весной и осенью — часто погодным факторам.

5.3. Экология транспалеарктического вида *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) в условиях Монголии

5.3.1. Краткие сведения о *Euodynerus dantici*

Из одиночных складчатокрылых ос Монголии нам удалось более подробно изучить экологию *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790). Интерес к этому виду связан с тем, что он распространен очень широко и занимает самые разные по физико-географическим и экологическим условиям регионы. Вид имеет, очевидно, большие адаптивные возможности. Поэтому изучение экологии разных популяций в различных условиях среды позволило бы раскрыть общие и специфические механизмы их адаптации.

Eu. dantici — южнопалеарктический вид, ареал которого находится большей частью в области Древнего Средиземья. В пределах своего ареала вид имеет не менее 8 подвидов: *brachytomus* (Kostylev, 1940), ареал — Дальний

Восток России, Забайкалье, Монголия [Курзенко, 1995]; *dantici* (Rossi, 1790) — Средняя, Южная и Юго-Восточная Европа, Малая Азия, Ближний Восток (Ливан, Сирия), Кавказ, Иран, Казахстан, центральноазиатские республики бывшего СССР, Южный Урал, Китай [Курзенко, 1978], Монголия [Курзенко, 1977б]; *lagostae* (Giordani Soika, 1942) — Далматия [van der Vecht, 1972]; *nigrescens* Gusenleitner, 1979 — о-в Тайвань, о-ва Рюкю [Курзенко, 1995]; *ramiricus* Bluthgen, 1942 — Таджикистан [Курзенко, 1978]; *poggii* Giordani Soika, 1986 — Италия [Giordani Soika, 1987]; *tinctus* (Walker, 1871) — Египет [van der Vecht, 1972]; *violaceipennis* Giordani Soika, 1973 — большая часть Японии, Китай, п-ов Корея [Курзенко, 1995].

В Монголии вид представлен двумя подвидами: *Eu. d. dantici* (Rossi) и *Eu. d. brachytomus* (Kost.). Подвид *dantici* отмечен в сомонах Алтая Кобдоского аймака [Курзенко, 1977б], а на остальной территории, простирающейся к юго-востоку, — в сомоне Манхана Кобдоского аймака [Giordani Soika, 1970], в сомоне Рашант Булганского аймака и в сомоне Ханбогд Южно-Гобийского аймака — представлен подвид *brachytomus* [Buyanjargal *et al.*, 2013b]. Первоначально этот вид был описан в Италии, широко распространен от Европы до Восточной Азии [Yamane, 1990].

5.3.2. Общая характеристика жизненного цикла *Euodynerus dantici brachytomus*

Из двух обитающих в Монголии подвидов *Euodynerus dantici* нами изучен подвид *Eu. d. brachytomus*. Это моновольтинная форма. В зимнюю диапаузу впадают личинки старшего возраста. Весной личинки выходят из диапаузы, где в дальнейшем происходит их метаморфоз. Продолжительность развития самок и самцов отличается. Самцы начинают превращаться в куколку на месяц раньше, чем самки. Поэтому лёт самок происходит почти на месяц позже, чем лёт самцов. Самцы *Eu. dantici* начинают летать в середине июня, а в первой декаде августа их число уменьшается. Самки появляются в начале июля и летают до конца августа.

После вылета самок происходит их оплодотворение. Затем они ищут место для гнездования, идет строительство гнезда, далее происходит откладка яиц и закладка провизии в виде гусениц ночных чешуекрылых. Гнездо закрывается и на этом забота самки о потомстве заканчивается. Дальше самка снова делает гнездо и откладывает яйца. Общее количество кладок, отложенных одной самкой, нам не известно.

Схематически жизненный цикл *Eu. d. brachyotomus* с указанием продолжительности каждого этапа показан на рис. 47.

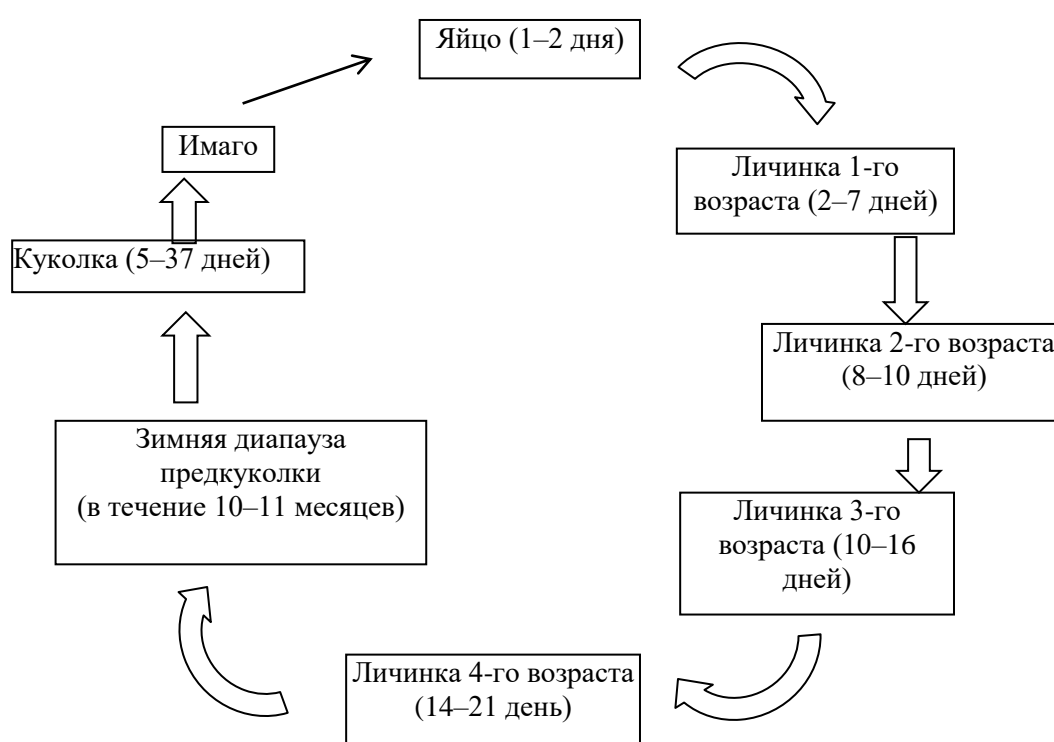


Рисунок 47. Жизненный цикл вида *Euodynerus dantici brachyotomus* (Rossi, 1790) в условиях Орхон-Селенгинской впадины

Как видно, весь жизненный цикл данной формы протекает в течение целого года. Весной самка откладывает яйца, и в течение 1–2 дней личинка вылупляется из яйца. Личиночная стадия в зависимости от разных факторов длится 35–50 суток, за это время они проходят 4 возрастные стадии. Личинки четвертого возраста в состоянии диапаузы (предкуколичная стадия) уходят на зимовку, которая длится 10–11 месяцев. С установлением теплого периода

происходит окукливание. Стадия куколки в зависимости от биологических особенностей вида и условий среды довольно сильно растягивается по времени — от нескольких дней до более месяца. Происходит вылет имаго. Они живут в течение теплого времени и потом погибают. На зимовку уходят, как отмечали выше, личинки старшего поколения. И на этом один жизненный цикл *Eu. d. brachytomus* заканчивается.

5.3.3. Биология размножения и развития *Euodynerus dantici brachytomus*

А теперь остановимся более подробно на особенностях экологии размножения и биологии развития *Eu. d. brachytomus*. Исследования проведены нами в двух микропопуляциях данной формы в предгорьях хр. Хугно-Хаан (отрог Хангайского хр.). Поселение ос было расположено в глиняных стенах двух полуразрушенных монастырей 16-го столетия Залуу-Хиид и Убгэн-Хиид, которые располагались в 2 км друг от друга. Дополнительные материалы по развитию ос от откладки яиц до вылупления имаго получены в экспериментальных условиях. Для этого мы ставили ловушки-гнезда, которые заселялись самками. Затем после завершения откладки яиц переносили их в лабораторные условия. Всего было расставлено 125 таких ловушек, в 67 из них были отложены яйца. В общей сложности под нашим наблюдением оказалось более 64 естественных и 67 искусственных гнезд, которые были перенесены в лабораторию. За обитателями экспериментальных гнезд (от яиц до куколок и вылета имаго) устанавливали постоянные наблюдения. Таким образом, сочетая природные и лабораторные наблюдения, нам удалось получить общую картину биологии размножения и развития *Eu. d. brachytomus* в условиях Монголии.

Места устройства гнезд. Поиск мест для устройства гнезд самки начинают сразу же после вылета. В местах устройства гнезд они встречаются с самцами, которые обычно вылетают раньше самок. Происходит оплодотворение. Наблюдаемые микропопуляции располагались, как уже указывали, в глиняных стенах двух полуразрушенных сооружений буддийского монастыря. Эти стены были обращены на солнечную сторону и защищены от

ветра. Осы для устройства гнезд выбирали отверстия и небольшие полости (диаметром 5–7 мм) в стенах на высоте до 80 см от земли. Здесь же мы разместили свои ловушки, которые тоже привлекали самок.

Особенности строения гнезд. Гнезда *Eu. dantici*, обследованные нами в стенах древнего монастыря, представляли собой не всегда правильную цилиндрическую постройку длиной 50–80 мм и диаметром 5–7 мм, состоящую из последовательного ряда подготовленных ячеек, разделенных поперечными глиняными перегородками. Подобные гнезда представители данного вида строят в других регионах [Iwata, 1976; Фатерыга, 2012]. Самки *Eu. dantici* охотно заселяют старые гнезда своего вида после вылета молодых ос даже при обилии мест для их устройства. Они также могут использовать заброшенные гнезда и ячейки других видов ос и пчел. Известно заселение ими гнезд *Hoplitis tridentata* и *Megachile sp.* (Hymenoptera, Megachilidae) в Крыму [Фатерыга, 2012], *Rhygchium haemorrhoidale* (Hymenoptera, Vespidae) в Японии [Iwata, 1938b].

Гнезда этих ос, также как и других одиночных ос, имеют определенную конструкцию, в них выделяется несколько отделов, которые выполняют разную функцию. Общее строение гнезда *Eu. dantici* показано на рис. 48. Как видно, в полном варианте гнездо имеет семь конструктивных образований, строение и функцию каждого из них рассмотрим ниже. Количественные параметры этих частей даны в табл. 22.

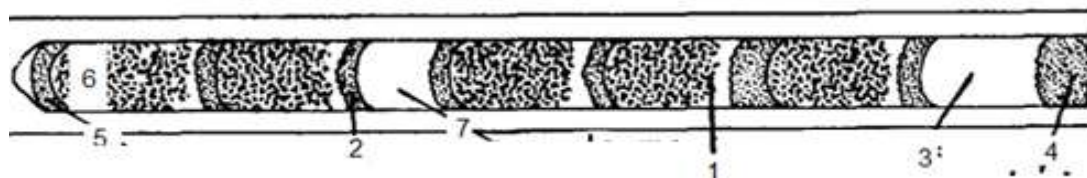


Рисунок 48. Общее строение гнезда одиночных ос.

Обозначения: 1 — продуктивные ячейки (**cell/cells**) — с потомством и его добычей; 2 — межъячейковые перегородки (изготовлены из глины для разграничения ячеек); 3 — вестибюльные камеры (**v**) (камеры, граничащие с входным отверстием и глиняной крышечкой); 4 — пробка (**clp**) — глиняная крышка (изготовлена из глины для закупоривания входного отверстия); 5 — предварительная заглушка (**pp**) (закладывается с обратной стороны первой ячейки, иногда на некотором расстоянии от стенки); 6 — задняя камера (**e. space**) (образуется при закладывании

предварительной заглушки на некотором расстоянии); 7 — интеркалярные ячейки (*intc*) (пустые ячейки между продуктивными ячейками)

Таблица 22

Размеры разных частей гнезд *Eu. d. brachytomus*
в Орхон-Селенгинской впадине

Переменные	п	Пределы	Среднее±SD
Толщина предварительной заглушки (мм)	27	0,35–4,2	1,6±0,9
Длина задней камеры (мм)	23	4,5–96	45,3±33,9
Число продуктивных ячеек в гнезде	54	1,0–6,0	3,2±1,6
Толщина межъячейковой перегородки (мм)	52	1,0–4,1	2,3±0,9
Длина интеркалярной ячейки (мм)	5	13,6–32,1	23,8±7,5
Длина вестибюльной камеры (мм)	54	5,2–121,9	52,6±31,5
Толщина конечной пробки (мм)	47	1,1–6,4	3,4±1,3

* Толщина самой конечной пробки, если гнездо имеет 2 или 3 ряда.

Заглушка предварительная (*pp*) встречается во многих гнездах. Она располагается в конце гнезда или на некотором расстоянии от него. Некоторые самки делают ее в своих гнездах, не имея явных причин. Вероятнее всего, как отмечает Krombein [1967], самки делают ее при неудовлетворительных состояниях стенок полости гнезда, в том числе его конца. Средняя толщина предварительной заглушки составляет 1,62 мм. Если эта заглушка сделана на некотором расстоянии от внутреннего конца, то в конце гнезда остается пустое пространство (задняя камера) (*e. space*). Ширина задней камеры составляет 4,5–96 мм.

Продуктивные ячейки (*cell/cells*). Гнездо *Eu. dantici* в Монголии состоит от одной до шести продуктивных ячеек (рис. 49). В некоторых других частях ареала максимальное количество ячеек больше, в Крыму доходит, например, до 8 [Фатерыга, 2012], а в Японии — до 9 [Iwata, 1938b].

Интеркалярные ячейки (*intc*). По нашим данным, интеркалярные (пустые) ячейки имеются не во всех гнездах *Eu. dantici*. Из 67 исследованных нами гнезд они найдены в пяти. А. В. Фатерыга в Крыму их не отмечал вообще [Фатерыга, 2012]. Возникновение пустых ячеек может быть связано, по мнению Ф. Спрэдбери [Spradbery, 1973], с защитой яиц хозяином от гнездовых

паразитов. К. В. Кромбейн [Krombein, 1967] предполагает, что они являются остаточным явлением эволюционного прошлого этих насекомых, когда осы делали только одну ячейку с защитной вестибулярной камерой. При переходе на многоячеестое гнездо в некоторых случаях проявляются действия исторической памяти.

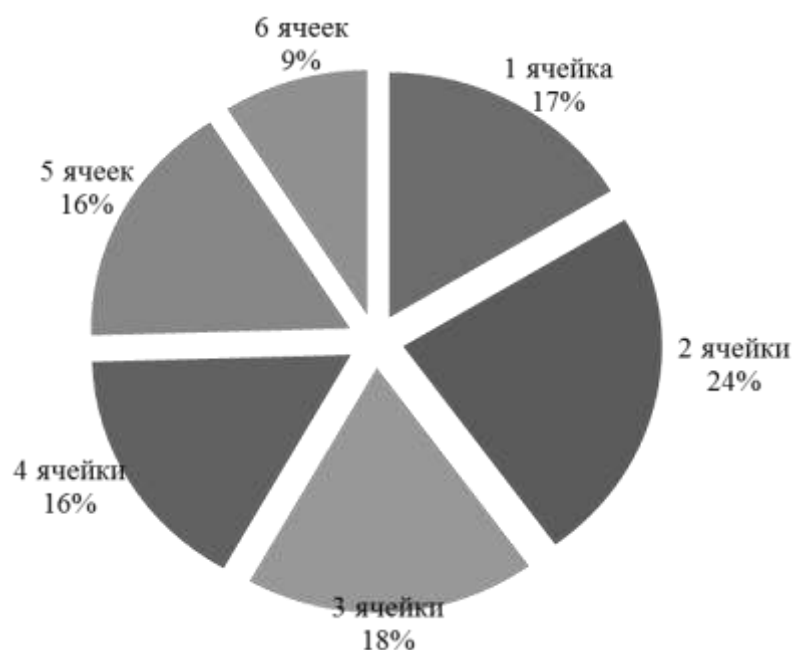


Рисунок 49. Соотношение разного количества продуктивных ячеек в гнездах *Eu. d. brachytomus* в Орхон-Селенгинской впадине

Межъячейковые перегородки. Как уже отмечали, межъячейковые перегородки осы делают из глины (в монастыре строили из желтой глины), они отделяют ячейки друг от друга. Самка строит эти перегородки с помощью головы. Перегородки бывают разной толщины (1,0–4,1 мм), с одной стороны имеют шероховатую, выпуклую форму, а с другой — гладкую, вогнутую. Купер [Cooper, 1957] установил, что голова личинки направлена к выпуклой стороне перегородки, то есть в сторону выхода. Такое расположение личинок и кокона мы фиксировали во всех гнездах, находящихся под нашим наблюдением. Это облегчает выход из гнезда новорожденного имаго головой вперед.

Межъячейковые перегородки выполняют несколько функций. Во-первых, они защищают потомство от нападения паразитов и хищников. Во-вторых, отделяют каждую личинку и ее провизию, тем самым обеспечивают нормальные условия ее развития, в том числе исключая каннибализм между личинками.

Вестибюльная камера (*v*), граничащая с входным отверстием и конечной пробкой, защищает потомство от нападения паразитов и хищников. Вестибюльная камера иногда делится, в свою очередь, на несколько камер. Нами найдено 10 гнезд *Eu. dantici*, которые состояли из двух камер. Гнезда из нескольких вестибюльных камер отмечены у некоторых других видов одиночных ос [Krombein, 1967; Фатерыга, 2012]. Средняя длина вестибюльных ячеек составляет 52,6 мм (табл. 17), закрываются они конечной пробкой.

Конечная пробка (*cp*) изготовлена из глины для закупоривания входного отверстия. Для конечной пробки используется та же глина, которая была использована в межъячейковых перегородках. Однако конечная пробка толще (1,1–6,4 мм, чаще 3–4 мм), чем межъячейковые перегородки, потому что ее функция — защита гнезда от проникновения.

Таковы в общих чертах строение и функция разных частей гнезда. Однако общая конструкция сооружений не всегда четко соблюдается. Иногда отмечаются нестандартно построенные гнезда. Например, в двух гнездах мы нашли только одну ячейку, содержащую личинку с провизией (вероятно, проявление реликтового гнезда). Встречаются также пустые гнезда, но закрытые конечной пробкой (таких гнезд отмечено 11), в некоторых из них были незавершенные межъячейковые перегородки. В свое время Кромбейн [1967] указывал на такие аномальные гнезда, объяснял их появление дефицитом мест для строительства гнезд, что таким поведением они предварительно занимают участки. Трудно с этим согласиться, поскольку в природе самки практически не испытывают недостатка мест. По нашему мнению, пустые гнезда, закрытые пробкой, появляются не в результате дефицита мест, а в силу неготовности самкой откладывать яйца. Созревание

яиц у нее, очевидно, происходит до и во время строительства гнезда, но к концу его по каким-то причинам самка оказывается не готовой к откладке (возможно, яйца еще не созрели), и поэтому она инстинктивно завершает свое сооружение, закрыв его конечной пробкой.

Вариации в строении гнезд *Eu. dantici*. Мы уже отметили, что некоторые части (или конструктивные образования) в разных гнездах могут иметь свои особенности. Прежде всего, это последовательность расположения и количество заглушек, камер и ячеек. Учет и анализ этих особенностей в строении гнезд позволили нам выделить 16 различных структур гнезд.

Рисунки их даны в приложении 2. Частота встречаемости гнезд разных типов строений была неодинаковой (табл. 23).

Таблица 23

Разные вариации в строении гнезд *Eu. dantici* и частота их встречаемости в Орхон-Селенгинской впадине

№	Строение гнезда	Число гнезд	№	Строение гнезда	Число гнезд
1	cell/cells+ cv+1clp	12	9	pp+cell/cells+dv+1clp	2
2	e.space+pp+cell/cells+cv+1clp	9	10	cell/cells+dv+1clp	2
3	e.space+pp+cell/cells+cv+2clp	5	11	without cell partition+1clp	2
4	pp+ cell/cells+cv+1clp	4	12	pp+cell/cells+dv+2clp	1
5	e.space+pp+cell/cells+dv+1clp	4	13	e.space+pp+e.space+pp+cell/cells+cv+2clp	1
6	cell/cells+cv+2clp	4	14	pp+cell/cells+cv+3clp	1
7	pp+e.space+pp+e.space+cell/cells+cv+1clp	4	15	cell/cells+intc+cell/cells+dv+2clp	1
8	cell/cells+intc+cell/cells+cv+1clp	3	16	e.space+pp+cell/cells+intc+cell/cells+cv+2clp	1

Примечание: e.space — задняя камера, pp — предварительная заглушка, cell/cells — продуктивные ячейки, intc — интеркалярные ячейки, v — вестибюльная камера: cv — общий вестибюль, dv — разделенный вестибюль, clp — конечная пробка

Наиболее часто встречались гнезда типов № 1 и 2, содержащие 1–6 ячеек с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки, но без предварительной заглушки и интеркалярной ячейки (рис. 50). Но они абсолютно не доминировали. Некоторые другие типы гнезд тоже были нередкими. Исходя из частоты встречаемости разных типов гнезд, можно видеть, что явно доминирующего типа гнезд, очевидно, нет. Поэтому тип постройки этих ос в указанных пределах не является детерминированным. Он может меняться в силу разных причин.



Рисунок 50. Наиболее распространенный тип гнезда *Eu. dantici*
в Орхон-Селенгинской впадине

Откладка яиц. Складчатокрылые осы откладывают яйца в верхней части ячейки на подвешивающихся нитях. По мнению некоторых авторов [Evans & West-Eberhard, 1970; Cooper, 1953; Iwata, 1938b, 1976], функциональное назначение этой подвешивающейся нити состоит в поддержке яиц над кормом — парализованными гусеницами. Эти нити идентичны клеящим веществам, которые используются другими осами для подключения яйца к добыче [Krombein, 1967].

Длина яйца монгольских популяций *Eu. dantici* составляет $\approx 2,8$ мм, ширина — 1 мм, оно имеет овальную форму ($n=3$). По исследованию К. Ивата, в Японии длина яйца *Eu. dantici* составила 2,6–2,8 мм, ширина — 1–1,1 мм [Iwata, 1938b].

Провизии. Для кормления личинок *Eu. dantici* используют гусениц ночных чешуекрылых. Самка находит свою жертву, парализует ее и приносит в гнездо

(рис. 51). Иногда жертва не переносит дозы введенного яда, погибает. В таких случаях самка выбрасывает ее из гнезда.



Рисунок 51. *Eu. dantici* (Rossi) с добычей (гусеница совки)

В гнездах, находящихся под нашим наблюдением в монастыре, находили личинок совок семейства Noctuidae. Это отнюдь не означает, что *Eu. dantici* в отношении выбора провизий узкоспециализированное насекомое. Как показывают наблюдения в других частях ареала, выбор жертв несколько шире. Так, в Японии они охотятся на гусениц Pyraliidae и Tortricidae [Iwata, 1938b, 1976; Itino, 1992], в Европе их жертвами становятся личинки разных видов Tortricidae [Blüthgen, 1961]. Конечно, не исключается, что у *Eu. dantici* имеются региональные предпочтения в выборе добычи [O'Neill, 2001].

Для кормления одной личинки осы расходуется различное количество жертв. Мы находили в Монголии в одной ячейке от 1 до 11 гусениц совок семейства Noctuidae, в Японии [Iwata, 1938b; Itino, 1992] встречали 19–50 гусениц огневкообразных. Такая большая разница, по-видимому, связана с размерами гусениц разных групп, гусеницы совок явно крупнее огневкообразных.

Известно, что количество корма в ячейках влияет на пол будущего насекомого. Чем больше корма, тем выше вероятность появления самки [O'Neill, 2001]. Здесь количество провизии зависит и от объема ячейки: в больших ячейках, как правило, бывает больше пищи.

В наших наблюдениях из 45 личинок *Eu. dantici*, которые успешно превратились во взрослое насекомое, 25 (55,5 %) были самцами и 20 (44,5 %) самками. При этом самки почти всегда развивались в наиболее крупных и богатых провизией первых и вторых ячейках с конца гнезда, а самцы — в последних ячейках. Отмечен единичный случай развития самца в конечной ячейке. Случай появления самца в конечной ячейке Кромбейн [Krombein, 1967] по наблюдениям в других регионах объясняет неудачным оплодотворением яйца, либо захватом гнезда другой самкой после заполнения первой ячейки.

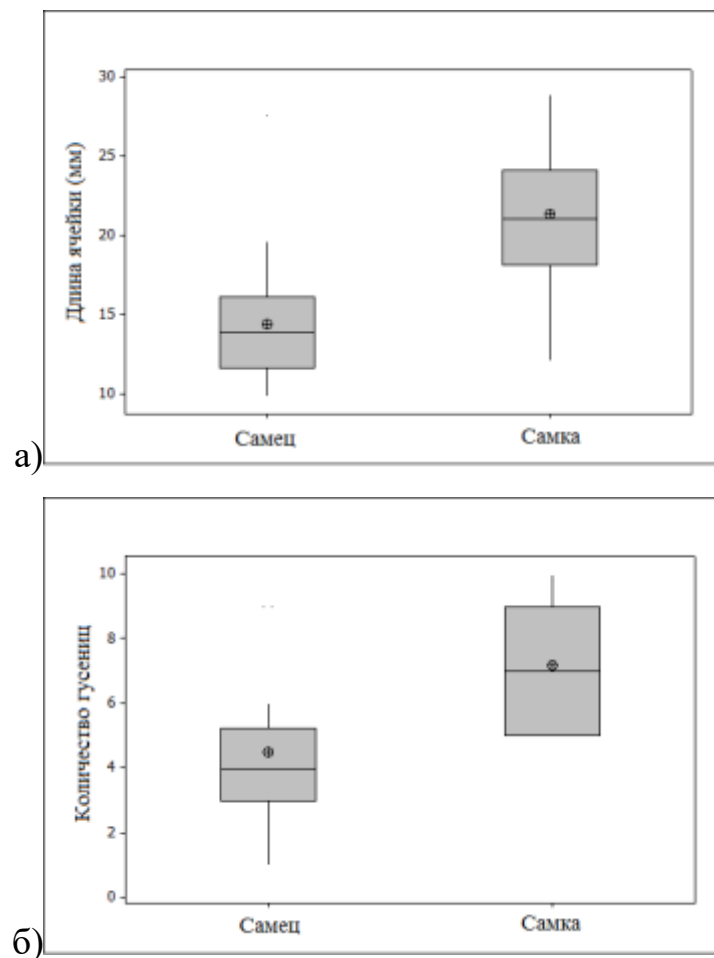


Рисунок 52. Соотношение длины ячейки и пола ос (а)
и количества гусениц и пола ос (б)

Вышесказанное о влиянии размеров ячейки и величины провизии на пол потомства *Eu. dantici* подтверждают наши материалы, приведенные на рис. 52. Статистически данные различия длины и ширины ячеек, где развивались самки и самцы ($t=5,52$, $p=0,00$, $df=37$), и количества провизии в этих ячейках ($t=3,90$, $p=0,001$; $df=30$) оказались достоверными. Таким образом, предполагается, что взрослые самки инстинктивно или под давлением определенных факторов регулируют половое соотношение популяций, как и многие другие перепончатокрылые. В конечном итоге от такого поведения самок может зависеть динамика их численности.

Личиночная стадия. Личинки *Eu. dantici* в условиях Северной Монголии проходит 4 возрастные стадии. Они отличаются по размерам и внешним признакам (табл. 24, рис. 53).

Таблица 24

Возрастные отличия личинок *Eu. dantici* Орхон-Селенгинской впадины

Возрастные стадии	Размеры, мм		Внешние признаки
	длина	ширина	
1	2,8–3,5	0,7–1,3	Личинка красного цвета, неразвита головная капсула
2	3,6–8,0	около 3,0	Окраска светлая. Головная капсула более или менее заметна, брюшные сегменты нечетко разграничены
3	8,1–11,4	4,0–4,45	Окраска светлая. Головная капсула и брюшные сегменты хорошо выделяются, они имеют продольную борозду
4 (перед началом диапаузы)	Ср. 13,15	5,0	Окраска светлая, но не прозрачная. Кожный покров тугий, мелкоморщинистый. Тело несколько приплюснуто, перетяжка между сегментами хорошо выражена, передний конец согнут вниз и назад

Личинки 1-го и 2-го возраста вырастают в течение 7–9 дней, а личинки 3-го и 4-го возрастов — 10–16 дней. Через 14 дней после своего вылупления личинка съедает всю добычу. Затем личинка убирает накопленные фекальные отходы, превращается в полный или неполный кокон и впадает в диапаузу.

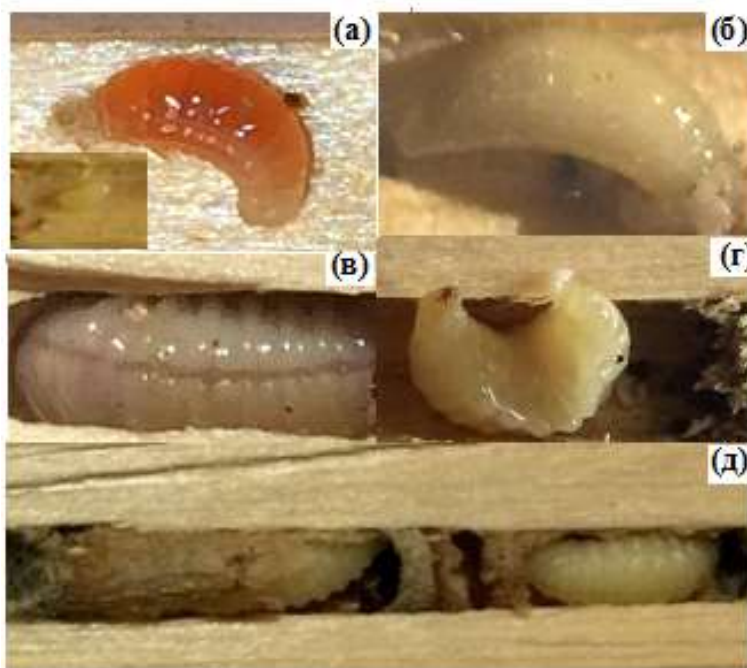


Рисунок 53. Развитие личинки *Eu. dantici*: (а) 1-й возраст личинки; (б) 2-й возраст личинки; (в) 3-й возраст личинки; (г) 4-й возраст личинки; (д) личинка в диапаузе

Кокон, как правило, тонкий, беловато-желтого или коричневого цвета. Он прочно прикреплен к клеточной стенке. В лабораторных условиях при температуре 28 °С и 30%-ной влажности от процесса откладки яйца до впадения личинки в диапаузу проходит 20–24 дня.

Куколка появляется через 26 дней. Во время окукливания становятся пигментированными сначала сложные глаза, затем все тело. Этот процесс идет в следующем порядке: сначала пигментируется верхняя часть груди, затем верхняя часть второго брюшного сегмента и далее остальные брюшные сегменты. В это же время принимают пигменты ноги, ротовой аппарат и усики. Желтые участки кутикулы до завершения черной пигментации тела имеют серовато-белый оттенок. Затем они становятся ярко-желтыми. После этого экзувий куколки постепенно сходит начиная с ног и головной капсулы, далее по направлению к брюшку. Когда все ноги освобождаются, начинает чернеть основание крыла. Когда заканчивается линька, крылья нового имаго

раскрываются. Сначала крылья имеют бело-прозрачный оттенок, вены не различаются, а через несколько часов они становятся различимыми (рис. 54).

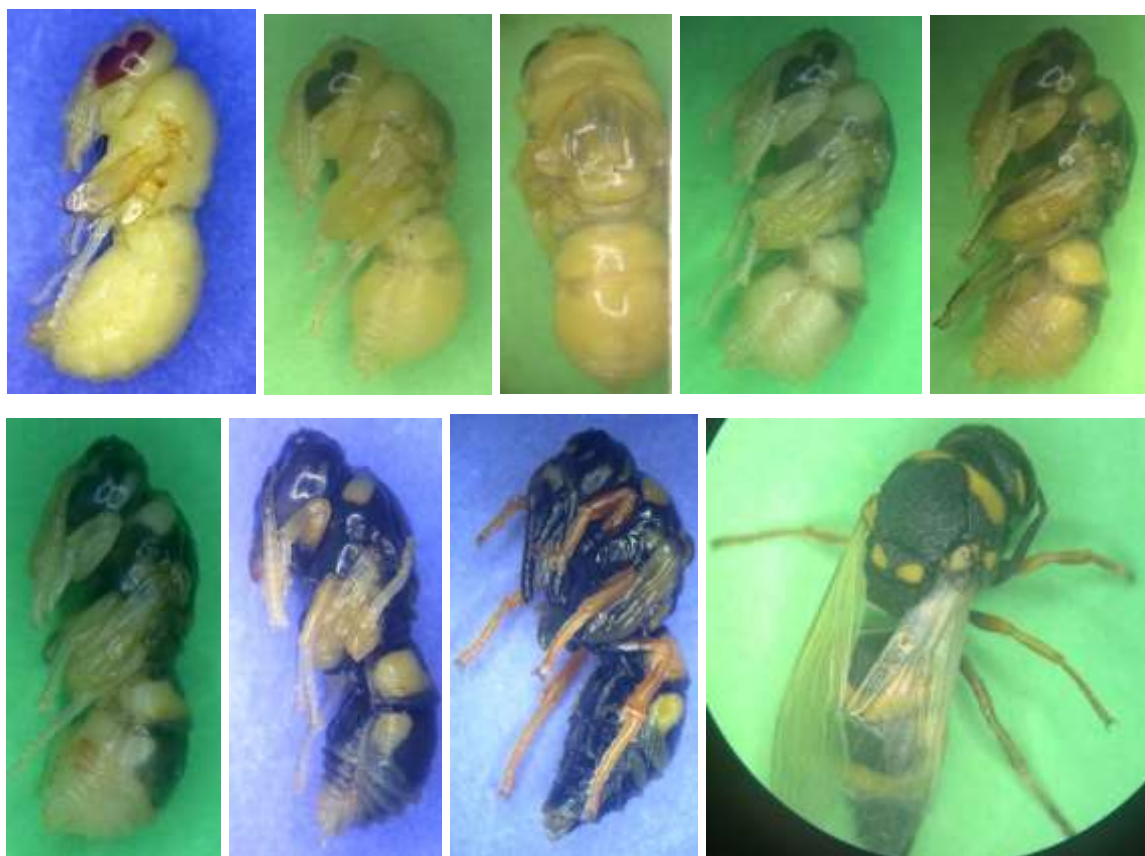


Рисунок 54. Пигментация в фазе куколки и новое имаго

Нам удалось проследить отдельно развитие самок и самцов в куколке. Выявили, что продолжительность развития зависит от пола, превращение самок идет медленнее, чем самцов (табл. 25). Самцы начинают превращаться в куколку на месяц раньше, чем самки.

Имаго. Молодая взрослая оса высвобождается из куколки в течение нескольких часов. Затем прогрызает глиняную перегородку и выходит наружу. Еще немного времени она остается у входа, расправляет крылья, чистится, медленно передвигается. Затем происходит полет.

Морфологические изменения в фазе куколки (посуточно)

Показатель	Среднее		min-max		Т-критерия		
	самца	самки	самца	самки	t-значение	p-значение	df (степень свободы)
Промежутки времени (день)							
Личинки — Куколка (после диапаузы)	33,2	46,7	32–40	39–66	6,9	0,01	23
Куколка — начало пигментации	5,6	9,3	1–9	7–11	6,1	0,01	33
Начало пигментации — ее завершение	2,2	2,9	1–9	2–4	2,0	0,05	35
Завершение пигментации — высвобождение ног	2,0	1,9	1–4	1–4		Незначительно	
Высвобождение ног — высвобождение крыльев — имаго	1,7	2,3	1–4	1–4		Незначительно	
Всего:	61,0	44,5	37–61	53–66	9,5	0	41

Таким образом, жизненный цикл *Eu. dantici* в условиях Монголии охватывает целый год. Наиболее длительный период занимает зимняя диапауза и развитие личинки. Отмечены как индивидуальные, так и региональные особенности. Например, среди региональных особенностей есть различия в использовании провизий, количестве возрастных групп личинок. Последнее является одним из заметных отличий общего характера. Обычно у личинок представителей ос, в том числе у складчатокрылых ос, бывает пять возрастных групп [Cooper, 1953; Edwards, 1980; Cowan, 1991], у *Eu. dantici* нами выявлено 4 возрастные группы. Возможно, есть различия, которые связаны с суровыми условиями региона, или эти различия возникли в результате использования разных методов при выделении возрастов у личинок. Это требует дальнейшего исследования.

В целом биология размножения и развития *Eu. dantici*, благодаря исследованиям его в разных частях ареала (Япония, Монголия и Крым),

оказалась хорошо изученной. Биология других видов *Eumeninginae*, за исключением *Ancistrocerus antilope* [Cooper, 1953, 1966; Spradbery, 1973], оказалась недостаточно изученной не только в Монголии, но и в других регионах.

5.3.4. Поведение в период размножения

Поведение ос в период размножения весьма разнообразно. Элементы его несут разную функцию. Нами выделены некоторые основные элементы поведения самок *Eu. dantici*, отмеченные во время наблюдений за ними на стационаре.

Предполетное тестирование температуры воздуха вне гнезда. Утром до формирования благоприятных температурных условий среды для полета (10:00–11:00) самка находится в глубине гнезда. Для проверки уровня наружной температуры самка время от времени подходит к выходу. Высунув голову наружу, она некоторое время «измеряет» температуру. При нормальной температуре самка выходит наружу, согревается на солнце, затем улетает. Может и сразу же улететь, но иногда несогревшаяся особь падает на землю. Если обнаруживает, что холодно, самка вновь уходит в глубь гнезда.

Солнечные ванны. Довольно обычное явление, его можно наблюдать в любое время суток. Это поведение, как отметили, часто наблюдается перед полетом. Без согревания насекомое не способно к свободному полету. Солнечные ванны в зависимости от показаний температуры воздуха могут продолжаться от нескольких минут до 20–40 минут. В холодную и ветреную погоду частота приема солнечных ванн осами увеличивается. Для этого они стараются выбирать наиболее подходящие, хорошо прогреваемые места. Во время процедуры приема солнечных ванн оса время от времени меняет положение тела, подставляя то одну, то другую сторону лучам солнца.

Полет. Как акт двигательной активности он может иметь разные цели: брачный полет для поиска партнера, поиск пищи, гусениц для провизии, полет за строительным материалом и т. д. Опишем некоторые из них.

а) фуражирный полет. Самка вылетает из гнезда в поисках провизии. Если цель достигнута (поймана гусеница), то обратный путь в гнездо сопровождается четким и громким шумом крыльев. Добыча располагается вдоль тела самки. Временной отрезок пути зависит от расстояния, характера добычи, занимает порой довольно много времени — до 25–50 минут. Если расстояние большое, оса по пути несколько раз отдыхает, иногда вынуждена останавливаться, чтобы поправить жертву и удобно перехватить ее;

б) полет за стройматериалами. Стройматериал (глина) необходим для запечатывания дыры входа/выхода либо для строительства межъячейковых перегородок. Расстояние полета в поисках стройматериала от гнезда может быть различным. В нашем случае самки забирали его всего лишь в 2,5–4 метрах от гнезда. Обычно они отыскивают удобное место и несколько раз подряд носят его оттуда. Иногда одно и то же место используется несколькими самками. Кусочки глины они переносят во рту.

с) другие полеты, различные по цели. Есть ориентировочные полеты — самка облетает территорию вокруг гнезда. При встрече незнакомого объекта осы стараются его обследовать, летают вокруг, иногда садятся на него. Полеты, связанные с питанием, довольно обширные. Разные по назначению полеты чередуются в течение дня.

Поведение при входе в гнездо. Самка входит в гнездо обычно головой вперед, иногда задним ходом. Во время заготовки провизии самка заходит головой вперед, держа между ногами жертву, оставляет ее на заранее намеченном месте, затем выходит из гнезда, поворачивается задом и в таком положении возвращается к жертве, задними ногами ее подправляет. В результате жертва ложится вдоль гнезда и обычно не касается перегородок. Следующих гусениц кладет тоже аккуратно. Задним ходом самки заходят в гнездо во время откладки яиц. При плохих погодных условиях (низкие температуры, осадки, атмосферные давления и т. п.) и на ночевку самки также заходят в гнездо брюшком. Ночуют они в гнезде головой к выходу.

Чистка гнезда. Перед строительством гнезда в любом случае самка чистит место. При использовании старого гнезда самка выносит оттуда остатки недозревших особей, высохших гусениц и т. д. Она работает довольно энергично, иногда выкапывает нору до 0,5 см в течение 15–20 минут. После каждого акта выноса мусора она тщательно чистит свои лапки, затем опять заходит в полость.

Отдых. Осы, как любое другое животное, время от времени отдыхают. Отдыхающие осы садятся где-нибудь, чаще около гнезда, и пребывают в неподвижном состоянии некоторое время. Отдыхают они и во время фуражирования гусениц для будущих личинок. Во время отдыха самка иногда отпускает пораженную жертву и сидит рядом.

Поведение при залетах в чужие гнезда. Самки иногда по ошибке или преднамеренно посещают чужие гнезда. Такие посещения не бывают долгими, они сразу же вылетают оттуда. В одном случае самка зашла в чужое гнездо с провизией, она сразу же оставила жертву и вылетела оттуда. В данном случае было явно ошибочное посещение, поэтому от неожиданности она бросила свою жертву.

Поиск новых мест для строительства гнезд. После запечатывания гнезда самка тут же недалеко от него начинает поиск нового места для гнездования. На такие поиски уходит примерно до 3 часов. Они обследуют различные пустоты, некоторые из них изучают более тщательно, даже пытаются начать строительство. После таких поисков одно из пустот становится новым местом для строительства гнезда. При повторном размножении самки обычно быстро находят гнездовые места, поскольку готовность их к откладке яиц находится на пределе. Самки, приступающие к размножению впервые (например, весной), места для устройства гнезд ищут дольше, созревание яиц у них находится в процессе, поэтому они не торопятся.

Стычки с самцом. Во время строения гнезда самку постоянно беспокоят самцы. Оплодотворенная самка их ухаживание воспринимает недружелюбно, демонстрирует агрессивное поведение или улетает прочь. Единожды

оплодотворенная самка, по-видимому, не нуждается в повторном оплодотворении, той спермы хватает на сезон размножения [Брайен, 1986].

Агрессивное поведение. Такое поведение часто проявляется при случае попадания в гнездо другого насекомого, в том числе осы-блестянки огненной, которая является гнездовым паразитоидом. При появлении гнездового паразитоида около гнезда самка сразу же становится агрессивной и старается ужалить его. При удачном нападении паразит умирает. Его смерть наступает в течение 30 минут.

Нередки случаи драк между двумя самками за овладение гнездовым местом. Они схватываются и стараются укусить друг друга. Обычно такие схватки заканчиваются очень быстро. Обе самки разъединяются и улетают в разные стороны. Они не преследуют друг друга.

5.3.5. Двигательная и суточная активность самки во время размножения

Двигательную активность самки *Eu. dantici* нам удалось хронометрировать во время строительства гнезда. Как видно из данных табл. 26, в течение строительства гнезд самки в общей сложности находятся вне и внутри его примерно одинаковое время. Время одноразового нахождения самок внутри гнезда или снаружи зависит от вида деятельности. По продолжительности оно может быть очень разным, все зависит от вида деятельности. Самки некоторое время отводят на отдых, относительно короткий.

Суточная активность самки во время размножения. Суточная активность самки *Eu. dantici* делится на две части — ночевка в гнезде и дневная активность. Поэтому соотношение времени, затраченное на ночевку и дневную активность, зависит от продолжительности светового дня. В конце июня и первой половине июля в связи с максимальными значениями продолжительности светового дня и увеличением температуры среды дневная

активность ос увеличивается. В этот период дневная активность этих насекомых в зависимости от погоды продолжается до 10–12 часов.

Таблица 26

Поведение самки *Eu. dantici* во время строительства гнезда
и его хронометрирование

Поведенческие акты	п	Среднее	Пределы
Нахождение внутри гнезда	516	0:04:02	0:00:01 — 1:31:25
Нахождение вне гнезда	490	0:14:22	0:00:01 — 2:31:40
Провиантирование	81	0:32:13	0:03:40 — 1:46:50
Нахождение внутри гнезда с жертвой	81	0:01:20	0:00:15 — 0:08:10
Время полета за забором глины	29	0:02:23	0:00:15 — 0:11:10
Нахождение внутри гнезда с глиной	23	0:04:22	0:00:05 — 0:39:00
Отдых внутри гнезда	85	0:01:48	0:00:01 — 0:33:50
Нахождение в гнезде вперед брюшком	72	0:03:26	0:00:05 — 0:26:25

Ниже на рисунке 55 показана дневная активность самок четырех гнезд в разную погоду.

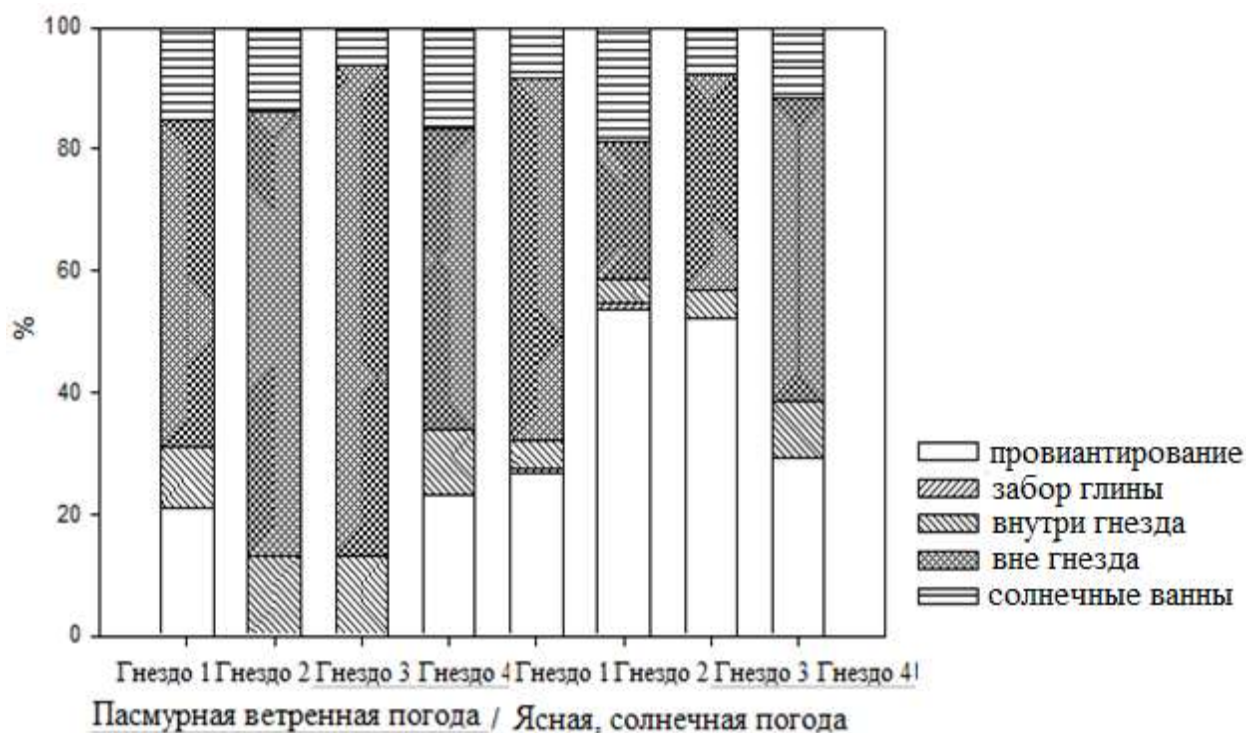


Рисунок 55. Суточная активность *Euodynerus dantici* (Rossi)
в условиях Орхон-Селенгинской впадины

Как видно, погода заметно влияет на активность ос. В солнечную погоду самки много времени тратят на провиантирование, эффективность добычи провизии высокая. В пасмурную погоду они охотятся мало, хотя могут долго находиться вне гнезда, увеличивается время нахождения в гнезде. Во время дождя они практически не покидают гнездо. Если нет дождя, то самки в любую другую погоду определенное время уделяют принятию солнечных ванн, заодно они отдыхают.

5.3.6. Гнездовые паразитоиды *Euodynerus dantici*

Смертность потомства *Eu. dantici* во многом зависит от степени паразитирования на них гнездовых паразитоидов. В микропопуляциях, находящихся под нашим наблюдением, смертность гнезд *Eu. dantici* от них доходила до 71 % (из 156 гнезд с потомством выжило 45).

В условиях Северной Монголии основным гнездовым паразитоидом *Eu. dantici* является оса-блестянка огненная *Chrysis ignita* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera, Chrysididae). Она вообще считается доминирующим паразитоидом у одиночных ос и пчел.

Откладка яиц в чужое гнездо осой-блестянкой происходит следующим образом. Оса-блестянка находит место гнездования хозяев. Заметив самку *Eu. dantici*, садится неподалеку и следит за ее действиями, определяя ее гнездо. Хозяин обычно занят своей заботой, покидает свое гнездо. В его отсутствие самка *Chrysis ignita* залетает в гнездо и проверяет условия откладки своих яиц, т. е. наличие яиц хозяина. Если условия позволяют, она откладывает там свои яйца. Личинки этого паразита вылупляются из яйца очень быстро, в течение 24 часов [Spradbery, 1973]. Личинки 1-го возраста имеют небольшой, но сильный мандибул, и благодаря этому они уничтожают яйца или вылупляющиеся личинки *E. dantici*. После этого они начинают питаться гусеницами, которые были приготовлены для личинок *Eu. dantici* [Spradbery, 1973; наши наблюдения].

Открыв зараженное гнездо *Eu. dantici* на 11-й день после его закупорки, мы нашли в нем личинок *Chrysis ignita* в диапаузе. Развитие их до имаго происходит быстрее, чем *Eu. dantici*, поэтому результативность уничтожения яиц и личинок хозяев у личинок *Chrysis ignita* высокая. Практически все зараженные гнезда *Eu. dantici* погибают.



Рисунок 56. Самец *Euodynerus dantici* (Rossi) (слева)

и *Chrysis ignita* (Linnaeus) (справа)

6 августа 2014 г. в месте гнездования (в нац. парке Хугну-тарна)

Помимо *Chrysis ignita* гнездовыми паразитами *Eu. dantici* в других регионах являются личинки представителей данного рода: *Ch. germane*, *Ch. succincta*, *Ch. sexdentata* [Амолин, 2009].

Таким образом, гнездовой паразитизм, несомненно, оказывает существенное влияние на эффективность размножения *Eu. dantici*. Нет сомнения, что в отдельных случаях при массовом паразитизме осы-блестянки способны сильно подорвать популяцию хозяев.

Итак, результаты наших исследований экологии слабоизученного вида *Eu. dantici* в Монголии и сравнение их с данными из других регионов, хотя по этому виду имеются материалы только из крайних западных и восточных частей ареала — Японии [Iwata, 1938b] и Крыма [Фатерыга, 2012], выявили заметные различия и четкую географическую специфику разных популяций (табл. 27).

Таблица 27

Сравнительные результаты исследования биологии гнездования
в различных популяциях *Euodynerus dantici* (Rossi) Палеарктики

Переменные	Районы (источники)		
	В Японии (Iwata, 1938b)	В Крыму (Фатерыга, 2012)	В Монголии (Buyanjargal & Abasheev, 2015)
Число рассмотренных гнезд	15	29	67
Нахождение гнезд	в стеблях тростника и бамбука (покинутое гнездо веспиды <i>Rhychium haemorrhoidale</i>)	в стеблях тростника и покинутых гнездах пчел-мегахилид (<i>Megachile sp.</i> , <i>Hoplitis tridentata</i>)	в полости глиняных стен и сосновых ульях Фабр
Количество ячеек	1–9	1–8	1–6
Диаметр полости (мм)	6–7	6–10	5–7
Провизии	Pyralidae, Tortricidae	–	Noctuidae
Количество провизии в ячейки	19–50	–	1–11
Период вылета из гнезд	конец мая — начало июня	–	середина июня — начало июля
Гнездовой паразит	нет	нет	<i>Chrysis ignita</i>

Эти различия, несомненно, демонстрируют высокую экологическую пластичность данного вида, благодаря которой ему удалось освоить различные по своим экологическим условиям местообитания в самых разных географических районах и природных зонах Южной Палеарктики. Внутривидовая адаптивная радиация *Eu. dantici* имеет широкое направление, начиная от сухих аридных территорий до влажных субтропических зон.

Подобная высокая экологическая пластичность, вероятно, характерна и для других представителей одиночных складчатокрылых ос, имеющих обширный ареал. Это свидетельствует о том, что историческая родина формирования многих одиночных складчатокрылых ос характеризовалась неоднородными и, возможно, неустойчивыми экологическими условиями. Это способствовало развитию у них преадаптационных признаков, которые впоследствии помогли освоению новых экологических ниш и расширению ареалов.

ВЫВОДЫ

1. Обобщение имеющихся материалов по складчатокрылым осам (Vespidae) Монголии позволило установить на территории страны обитание 100 видов (в том числе 9 новых для региона видов), относящихся 26 родам и 4 подсемействам. В Северной Монголии в пределах Орхон-Селенгинской впадины отмечен 61 вид складчатокрылых ос из 17 родов, принадлежащих к 3 подсемействам

2. Структура фауны складчатокрылых ос Орхон-Селенгинской впадины, основного района исследований в Северной Монголии, гетерогенна, она сформирована в основном из палеарктических видов, имеющих разные центры и условия развития, при этом доля субэндемиков и эндемиков в ней небольшая.

3. Особое географическое положение Монголии, ее зонально-ландшафтные и экологические особенности являются основной преградой, определяющей границы ареалов многих видов складчатокрылых ос. Северная Монголия вместе с Забайкальем выступает как один из важных фаунистических рубежей Северной Палеарктики.

4. Структура сообществ складчатокрылых ос в общем простая, в видовом отношении она бедна, ядро ее практически во всех биотопах составляют одни и те же экологически пластичные виды, при этом доминантами выступают только два общественных вида *Polistes nimpha* и *P. riparius*. В структуре сообществ складчатокрылых ос явно прослеживается экотонный характер ее формирования, проявляющийся в многообразии элементов из разных ландшафтно-экологических комплексов.

5. Складчатокрылые осы Северной Монголии в силу особых климатических условий отличаются высокой экологической пластичностью. Благодаря эврибионтности, высоким адаптивным возможностям они сумели освоить эту суровую, неустойчивую и разнообразную по условиям территорию.

Тем не менее фенология сезонной активности разных видов складчатокрылых ос показывает их видоспецифичность, она определяется их

биологическими особенностями и подчинена климатическим условиям региона, ее колебания — локальным, а в переходные сезоны года — часто погодным факторам.

6. *Euodynerus dantici* в условиях Монголии демонстрировал высокую экологическую пластичность. Сравнение его биологии с популяциями из других регионов выявило заметные различия и четкую географическую специфику экологии разных популяций. Это свидетельствует о том, что историческая родина формирования *Eu. dantici*, также как и многих других одиночных складчатокрылых ос с широкими ареалами, характеризовалась неоднородными и, возможно, неустойчивыми экологическими условиями. В этой среде, вероятно, у них зародились преадаптационные признаки, которые впоследствии способствовали освоению новых экологических ниш и расширению ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абашеев, Р. Ю. О структуре сообществ общественных ос (HYMENOPTERA, VESPIDAE) в Юго-Западном Забайкалье / Р. Ю. Абашеев // Вестник Бурятского государственного университета. — 2007. — Вып. 3. — С. 192–196.
2. Абашеев, Р. Ю. Эколого-биологические особенности ос-полист (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) в Юго-Западном Забайкалье / Р. Ю. Абашеев // Вестник Бурятского госуниверситета. — 2010. — Вып. 4. — С. 159–162.
3. Абашеев, Р. Ю. Общественные складчатокрылые осы в Юго-Западном Забайкалье / Р. Ю. Абашеев; отв. ред. Ц. З. Доржиев. — Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2012. — 98 с.
4. Абашеев, Р. Ю. Некоторые эколого-этологические особенности ос-полист (Vespidae, Polistinae) в условиях Забайкалья / Р. Ю. Абашеев // Чтения памяти А. И. Куренцова. — 2013. — Вып. 24. — С. 127–134.
5. Абашеев, Р. Ю. Складчатокрылые осы (*Hymenoptera, Vespidae*) Монголии / Р. Ю. Абашеев, Б. Буянжаргал // Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция: материалы VI Международной конференции молодых ученых, посвященной 150-летию со дня рождения известного ботаника В. И. Липского (Одесса, 13–17 мая 2013 г.). — Одесса: Печатный дом, 2013а. — С. 68–70.
6. Абашеев, Р. Ю. Новые данные о распространении одиночных складчатокрылых ос (*Vespidae, Eumeninae*) в Монголии / Р. Ю. Абашеев, Б. Буянжаргал // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы : материалы III Всероссийской конференции молодых ученых (Улан-Удэ, 16–21 сентября 2013 г.). — Улан-Удэ, 2013б. — С. 123–124.
7. Абашеев, Р. Ю. Новые данные о распространении и особенностях экологии малоизученной осы *Eumenes transbaicalicus* Kurzenko, 1984 (Hymenoptera, Vespidae) в Забайкалье и Монголии / Р. Ю. Абашеев,

Б. Буянжаргал, С. А. Холбоева // Вестник Бурятского государственного университета. — 2015а. — Вып. 4. — С. 99–103.

8. Абашеев, Р. Ю. К фауне одиночных складчатокрылых ос (*Vespidae*, *Eumeninae*: *Eumenes* Latreille, 1802; *Katamenes* Meado-Waldo, 1910) Монголии / Р. Ю. Абашеев, Б. Буянжаргал // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. — 2015б. — Вып. 16. — С. 277–283.

9. Алисов, Б. П. Климатические области зарубежных стран / Б. П. Алисов. — Москва, 1950. — 310 с.

10. Амолин, А. В. Эколого-фаунистический обзор ос подсемейства *Eumeninae* (Hymenoptera: *Vespidae*) Юго-Восточной Украины / А. В. Амолин. — Донецьк : Изд-во ДонНУ, 2009. — С. 94–95.

11. Антропов, А. В. Общественные осы (Insecta, Hymenoptera, *Vespidae*) Как потенциальные объекты медицинской дезинсекции. Общие сведения о фауне и биологии / А. В. Антропов, Н. А. Хрусталева // Рэт-инфо. — 2002. № 4. — С. 1–10.

12. Антропов, А. В. Видовой состав, особенности биологии и распространение в России общественных ос (Insecta: Hymenoptera: *Vespidae*), представляющих потенциальную опасность. Ч. 1. Подсемейство *Polistinae* (Род *Polistes* Latreille, 1802) *Vespinae* (род шершни *Vespa* Linnaeus, 1758) / А. В. Антропов, Н. А. Хрусталева // Вопросы прикладной энтомологии. — Пест-менеджмент. — 2009а. — Вып. 1–2. — С. 54–61.

13. Антропов, А. В. Видовой состав, особенности биологии и распространение в России общественных ос (Insecta: Hymenoptera: *Vespidae*), представляющих потенциальную опасность. Ч. 2. Подсемейство *Vespinae* (род шершни *Vespa* Linnaeus, 1758) / А. В. Антропов, Н. А. Хрусталева // Вопросы прикладной энтомологии. — Пест-менеджмент. — 2009б. — Вып. 3. — С. 34–39.

14. Баасан, Т. Пески Монголии / Т. Баасан. — Улан-Батор, 2003. — 523 с.

15. Бадарч, Н. Облачное географическое расположение в Монголии / Б. Бадарч // Проблемы географии Монголии. — 1969. — Вып. 1. — С. 33–38 (на монг.).
16. Баясгалан, М. Мониторинговое исследование засухи в Монголии : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / М. Баясгалан. — Улан-Батор, 2005. — 26 с. (на монг.).
17. Баясгалан, Д. Карта растительности степи Центральной Монголии, 1: 200 000, Институт Гео-экологии МАН, 2012.
18. Бельшев, Б. Ф. География стрекоз (Odonata) бореального фаунистического царства / Б. Ф. Бельшев, А. Ю. Харитонов. — Новосибирск : Наука, 1981. — 280 с.
19. Брайен, М. Общественные насекомые. Экология и поведение / М. Брайен; под ред. Г. М. Длусского. — Москва : Мир, 1986. — 400 с.
20. Буянжаргал, Б. Складчатокрылые осы (Hymenoptera, Vespidae) Национального парка «Хогно-Тарна», Монголия / Б. Буянжаргал, Р. Ю. Абашеев, А. Хауленбек // Особо охраняемые природные территории в сохранении природно-культурного наследия Забайкалья и Монголии : труды национального парка «Алханай». — Улан-Удэ, 2014. — Вып. 2. — С. 49–55.
21. Герасимов, И. П. Основные черты природы Монгольской Народной Республики / И. П. Герасимов, Е. М. Лавренко // Известия АН СССР. Сер. Геогр. — 1952. — Вып. 1. — С. 27–48.
22. Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых Европейской части СССР. — Ленинград : Наука, 1984. — С. 3–20.
23. Доржиев Ц. З. Байкальская Сибирь как один из важнейших орнитогеографических рубежей Северной Палеарктики / Ц. З. Доржиев // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : материалы I Международной орнитологической конференции. — Улан-Удэ, 2000. — С. 50–52.

24. Доржиев, Ц. З. Экологический анализ фауны и населения синантропных птиц (на примере г. Улан-Удэ) / Ц. З. Доржиев, С. Л. Сандакова // Байкальский экологический вестник. — Улан-Удэ : Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2003. — Вып. 3. — С. 97–117.

25. Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А. Ф. Емельянов // Энтомолог. обзор. — 1974. — Т. 53, вып. 3. — С. 497–522.

26. Иванов, С. П. Биология гнездования *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Известия Харьковского энтомологического общества. — 2004. — V. 11, № 1–2. — С. 154–163.

27. Исаченко, А. Г. Ландшафты СССР / А. Г. Исаченко. — Ленинград : Изд.-во Ленингр. ун-та, 1985. — 320 с.

28. Кержнер, И. М. К истории изучения энтомофауны Монгольской Народной Республики / И. М. Кержнер // Насекомые Монголии. — 1972. — Вып. 1. — С. 57–112.

29. Кипятков, В. Е. Мир общественных насекомых / В. Е. Кипятков. — Ленинград : Изд-во ЛУ, 1991. — 399 с.

30. Костылев, Ю. А. Научные результаты Якутской экспедиции Академии наук СССР. Материалы к познанию фауны одиночных ос (Vespoidea, Eumeninae) Якутии / Ю. А. Костылев // Тр. ЗИН АН СССР. — 1932. — Т. I. — С. 143–147.

31. Костылев, Ю. А. Новые и малоизвестные среднеазиатские виды сем. Vespidae (Hym.) / Ю. А. Костылев // Сб. тр. гос. Зоомузея МГУ. — 1935а. — № 1. — С. 117–146.

32. Костылев, Ю. А. Материалы к познанию фауны Masaridae (Hymen.) Палеарктики / Ю. А. Костылев // Сб. тр. гос. Зоомузея МГУ. — 1935б. — № 2. — С. 85–147.

33. Костылев, Ю. А. Несколько новых и малоизвестных видов сем. Vespidae (Hym.) / Ю. А. Костылев // Сб. тр. гос. Зоомузея МГУ. — 1937. — № 3. — С. 221–226.

34. Костылев, Ю. А. Материалы к познанию инсектофауны Алтая сем. Vespidae (Hym.) / Ю. А. Костылев // Сб. тр. гос. Зоомузея МГУ. — 1938. — Т. I. — С. 301–314.

35. Костылев, Ю. А. Новые виды родов *Eumenes* Latr. и *Labus* Sauss. из юго-западной Азии / Ю. А. Костылев // Сб. тр. гос. Зоомузея МГУ. — 1939. — V. 5. — С. 161–168.

36. Курзенко, Н. В. К изучению фауны складчатокрылых ос трибы Eumenini (Hymenoptera, Diptoptera) Советского Союза / Н. В. Курзенко // Материалы студенческой научной конференции, посвященной XXIV съезду КПСС. — Алма-Ата, 1971. — С. 115–116.

37. Курзенко, Н. В. Новые виды одиночных складчатокрылых ос (Hymenoptera, Eumenidae) из юго-восточного Казахстана / Н. В. Курзенко // Зоологический журнал. — 1974. — Т. 53, № 8. — С. 1265–1267.

38. Курзенко, Н. В. Новые виды одиночных складчатокрылых ос (Hymenoptera, Eumenidae) фауны СССР / Н. В. Курзенко // Энтомологическое обозрение. — 1976. — Т. 55. — Вып. 2. — С. 434–437.

39. Курзенко, Н. В. Новый род одиночных складчатокрылых ос (Hymenoptera, Eumenidae) из юго-восточного Казахстана / Н. В. Курзенко // Зоологический журнал. — 1977а. — Т. 56, № 6. — С. 957–958.

40. Курзенко, Н. В. Одиночные складчатокрылые осы (Hymenoptera, Eumenidae) Монгольской Народной Республики и сопредельных территорий Китая и Южной Сибири / Н. В. Курзенко // Насекомые Монголии. — Вып. 5. — Ленинград : Наука. Ленинградское отделение, 1977б. — С. 537–582.

41. Курзенко, Н. В. Обзор одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР. Роды *Paravespa* Rad., *Paragymnomerus* Bluethg., *Tropidodynerus* Bluethg., *Gymnomerus* Bluethg. и

Odynerus Latr. / Н. В. Курзенко // Энтомологическое обозрение. — 1977в. — Т. 56, вып.3. — С. 676–690.

42. Курзенко, Н. В. Одиночные складчатокрылые осы семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.00.09 / Николай Владимирович Курзенко. — Владивосток, 1978. — С. 45–187.

43. Курзенко, Н. В. Новый вид одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) из восточных Каракумов / Н. В. Курзенко // Труды Всесоюзного энтомологического общества. — 1979. — Т. 61. — С. 171–172.

44. Курзенко, Н. В. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) / Н. В. Курзенко // Параллелизм и направленность эволюции насекомых. — Владивосток, 1980. — С. 88–114.

45. Курзенко, Н. В. Обзор родов одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР / Н. В. Курзенко // Перепончатокрылые Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 81–112.

46. Курзенко, Н. В. *Vespula germanica* (Fabricius, 1793), *Ancistrocerus antilope* (Panzer, 1798) / Н. В. Курзенко // Ареалы насекомых европейской части СССР. — Ленинград, 1982. — С. 22, 24.

47. Курзенко, Н. В. Новый и малоизвестные виды рода *Eumenes* Latr. (Hymenoptera, Eumenidae) из южных районов Восточной Сибири и Дальнего Востока / Н. В. Курзенко // Систематика насекомых Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984а. — С. 116–119.

48. Курзенко, Н. В. *Rhynchium* Spin. — новый для фауны СССР род одиночных складчатокрылых ос (Hymenoptera, Eumenidae) / Н. В. Курзенко // Систематика насекомых Дальнего Востока. — Владивосток, 1984б. — С. 120–121.

49. Курзенко, Н. В. Редкие виды ос-эвменид (Hymenoptera, Eumenidae) / Н. В. Курзенко // Редкие животные Казахстана (Материалы ко второму изданию Красной книги Казахской ССР). — Алма-Ата, 1986. — С. 239–241.
50. Курзенко, Н. В. К вопросу о таксономическом статусе и классификации *Onychopterocheilus* Bluthgen (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) / Н. В. Курзенко // Систематика насекомых и клещей, 1988. — Т. 70. — С. 87–100.
51. Курзенко, Н. В. Семейство Vespidae / Н. В. Курзенко // Насекомые Хинганского заповедника. — Владивосток : ДО БПИ РАН, 1992. — Вып. 2. — С. 251–254.
52. Курзенко, Н. В. Семейство Vespidae — складчатокрылые осы / Н. В. Курзенко // Определитель насекомых Дальнего Востока России / под ред. П. А. Лера. — Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. — Ч. 1. — Санкт-Петербург : Наука, 1995. — С. 264–324.
53. Курзенко, Н. В. Одиночные складчатокрылые осы рода *Onychopterocheilus* Bluthgen 1955 (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) фауны России и сопредельных стран. Подрод *Onychopterocheilus* s. str. / Н. В. Курзенко // Труды Русского энтомологического общества. — 2004. — Т. 75, №1. — С. 242–252.
54. Курзенко, Н. В. Семейство Vespidae — складчатокрылые осы / Н. В. Курзенко; под ред. А. С. Лелея // Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России.— Т. I. Перепончатокрылые. — Владивосток : Дальнаука, 2012. — С. 415–423 с.
55. Любарский, Е. Л. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций / Е. Л. Любарский // Структура ценопопуляций. — Казань : Изд-во КГУ, 1975. — С. 3–16.
56. Мониторинговое исследование зоны степей в Центральной Монголии / А. Хауланбек [и др.]. — Улан-Батор : Изд-во ИГАНМ, 2014. — 180 с. (на монг.).

57. Мурзаев, Э. М. Монгольская народная республика: физико-географическое описание / Э. М. Мурзаев. — 2-е изд., доп. — Москва : Географгиз, 1952. — 471 с.
58. Мягмаржав, Б. Гидрология Монголии / Б. Мягмаржав, Г. Даваа. — Улан-Батор, 1999. — 153 с.
59. Национальный атлас Монгольской Народной Республики. — Улан-Батор, 2009.
60. Русина, Л. Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) : диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук : 03.02.05 / Лидия Юрьевна Русина. — Санкт-Петербург, 2014. — 373 с.
61. Сергеев, М. Г. Классификация ареалов кузнечиковых и саранчовых Сибири и сопредельных территорий / М. Г. Сергеев // Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиоценозами. — 1981. — С. 116–143.
62. Сергеев, М. Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии / М. Г. Сергеев. — Новосибирск, 1986. — С. 39–89.
63. Тобиас, В. И. Надсемейство Vespoidea — складчатокрылые осы. — Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые / В. И. Тобиас. — Москва : Наука, 1981. — Т. 3, вып. 1. — С. 147–152.
64. Фасулати, К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных / К. К. Фасулати. — Москва : Высшая школа, 1971. — Т.2. — 424 с.
65. Фатерыга, А. В. Биология гнездования осы *Katamenes flavigularis* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму / А. В. Фатерыга, С. П. Иванов // Vestnik zoologii. — 2009. — V. 43, №4. — С. 321–330.
66. Фатерыга, А. В. Спектр добычи одиночных ос-энтомофагов из подсемейства Eumeninae (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму / А. В. Фатерыга // Бюллетень Никитского ботанического сада. — 2011. — Вып. 103. — С. 125–132.

67. Фатерыга, А. В. Ландшафтное распределение одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Крыма / А. В. Фатерыга // Труды Русского энтомологического общества. — 2010. — Т. 81, № 2. — С. 74–82.
68. Фатерыга, А. В. Гнездование осы *Gymnomerus leavipes* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму / А. В. Фатерыга // Vestnik zoologii. — 2012a. — V. 46, № 3. — С. 229–238.
69. Фатерыга, А. В. Видовой состав и питание на цветках складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) арборетума Никитского ботанического сада и природного заповедника «Мыс Мартьян» / А. В. Фатерыга // Бюл. гос. Никит. ботан. сада. — 2012б. — Вып. 105. — С. 108–114.
70. Хобракова, Л. Ц. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Бурятии / Л. Ц. Хобракова, В. Г. Шиленков, Р. Ю. Дудко. — Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2014. — 379 с.
71. Шиленков, В. Г. Значение байкальского фаунистического рубежа на примере распространения жуков-жужелиц / В. Г. Шиленков // Проблемы экологии : материалы конференции. — Иркутск, 1999. — Ч. 1. — С. 87–88.
72. Шиленков, В. Г. Значение байкальского фаунистического рубежа на примере ареалов жуков-жужелиц / В. Г. Шиленков // Проблемы систематики, экологии и токсикологии беспозвоночных. — Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2000. — С. 58–66.
73. Экосистемы бассейна Селенги / П. Д. Гунин [и др.] // Биологические ресурсы и природные условия Монголии. — Москва : Наука, 2005. — 359 с.
74. Юнатов, А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики / А. А. Юнатов // Труды Монгольской комиссии АН СССР. — Москва, 1950. — Вып. 39.
75. Abasheev, R. Yu. Records of social vespid wasps (Hymenoptera, Mongolia) from Mongolia / R.Yu. Abasheev, S. Yamane, B. Buyanjargal, U. Aibek // Jpn. J. syst. Ent. 2016 (in press).

76. Akre, R. D. Biology and pest status of venomous wasps / R. D. Akre, H. G. Davis // *Annu. Rev. Entomol.* — 1978. — V. 23. — P. 215–238.
77. Archer, M. E. Key to the world species of the Vespinae (Hymenoptera): Part I. Keys, checklist and distribution / M. E. Archer; Academic Board Research Committee of the University College of Ripon & York St. John, 1989. — 41 p.
78. Archer, M. E. Taxonomy distribution and nesting biology of the species of the Genera *Provespa* (Ashmead) and *Vespa* (Linneaus) (Hymenoptera Vespidae) / M. E. Archer // *Entomologist's monthly magazine.* — 2008b. — V. 144. — P. 69–101.
79. Archer, M. E. Taxonomy, distribution and nesting biology of species of the genus *Dolichovespula* (Hymenoptera, Vespidae) / M. E. Archer // *Entomological Science.* — 2006. — V. 9, № 3. — P. 281–293.
80. Archer, M. E. Taxonomy, distribution and nesting biology of the species of the genus *Vespula* or the *Vespula rufa* species group (Hymenoptera) / M. E. Archer // *Entomologist's monthly magazine.* — 2007. — V.143. — P. 35–48.
81. Archer, M. E. Taxonomy, distribution and nesting biology of the species of the genus *Paravespula* or the *Vespula vulgaris* species group (Hymenoptera: Vespidae) / M. E. Archer // *Entomologist's monthly magazine.* — 2008a. — V. 144. — P. 5–29.
82. Archer, M. E. Three new species of *Dolichovespula* (Hym., Vespidae) from China / M. E. Archer // *Entomologist's monthly magazine.* — 1987. — V. 123. — P. 27–32.
83. Birula, A. Uber dei Russischen wesen und ihre geographische Verbreitung (Dritter Beitrag) / A. Birula // *Annairedu Musee Zoologique de l'Academie des sciences de l' URSS.* — 1930. — V. 31, № 2. — 291–333.
84. Birula, A. Ueber die russischen Wespen und ihre geographische Verbreitung / A. Birula // *Arch. Naturgesch. (Abt. A).* — 1924 [1925]. — V. 90, № 12. — P. 88–102.

85. Blüthgen, P. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera) / P. Blüthgen // Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. — 1961. — V. 2. — P. 1–252.
86. Budreine, A. Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania / A. Budreine // Acta Zoologica Lituanica. — 2003. — V. 13, № 3. — P. 306–310.
87. Budriene, A. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting Trap-Nests in Lithuania: Nesting cavity choice and niche overlap / A. Budriene, E. Budrus, A. Nevronyte // Latvijas Entomonogs. — 2004. — V. 41. — P. 19–31.
88. Buyanjargal, B. Biology of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) with some examples of Mongolian species / B. Buyanjargal // Социально-экологические проблемы Байкальского региона : материалы II Межвузовской научно-практической конференции студентов и аспирантов. — Улан-Удэ, 2013с. — Вып. 1. — С. 45–46.
89. Buyanjargal, B. Distribution of potter wasps (Vespidae, Eumeninae) in Mongolia / B. Buyanjargal, R. Yu. Abasheev, A. Haulanbek // Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. — 2013b. — V. 4. — P. 84–90.
90. Buyanjargal, B. Eusocial and solitary vespoid wasps (Hymenoptera: Vespidae) of Mongolia / B. Buyanjargal, R. Yu. Abasheev, Ch. Gantigmaa // Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. — 2013a. — V. 4. — P. 90–94.
91. Buyanjargal, B. Nesting Biology and Behavior of *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in Central Mongolia / B. Buyanjargal, R. Yu. Abasheev // Mongolian Journal of Biological Science. — 2015. — V. 13, № 1–2. — P. 25–33.
92. Carpenter J. M. Checklist of the species in the subfamily *Vespininae* (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) / J. M. Carpenter, J. Kojima // Nat. Hist. Bull. Ibaraki Univ. — 1997. — V. 1. — P. 51–92.
93. Carpenter, J. M. A character analysis of the North American potter / J. M. Carpenter, J. M. Cumming // Journal of Natural History. — 1985. — V. 19. — P. 877–916.

94. Carpenter, J. M. A synonymic generic checklist of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) / J. M. Carpenter // *Psyche*. — 1986. — V. 93. — P. 61–90.
95. Carpenter, J. M. Checklist of species of the subfamily Masarinae (Hymenoptera: Vespidae) / J. M. Carpenter // *American Museum Novitates*. — 2001. — V. 3325. — P. 1–40.
96. Carpenter, J. M. On «Molecular Phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the Evolution of Sociality in Wasps» / J. M. Carpenter // *American Museum of Natural History*. — 2003. — V. 3389. — P. 1–20.
97. Carpenter, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae / J. M. Carpenter // *The Social Biology of Wasps* / eds. K. G. Ross, and R. W. Matthews. — Ithaca, New York : Cornell University Press, 1991. — P. 7–32.
98. Carpenter, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera) / J. K. Carpenter // *Systematic Entomology*. — 1981. — V. 7. — P. 11–38.
99. Carpenter, J. M. The Phylogenetic System of the Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespidae) / J. M. Carpenter // *Journal of the New York Entomological Society*. — 1988. — V. 96, № 2. — P. 140–175.
100. Carpenter, J. M. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini) / J. M. Carpenter // *Am. Mus. Novitat.* — 1996. — V. 3188. — P. 1–39.
101. Castro, L. New and noteworthy records of vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae) from Palearctic region (II) / L. Castro, L. Dvorak // *Boletin Sociedad Entomologica Aragonesa*. — 2009. — V. 44. — P. 295–304.
102. Castro, L. New and noteworthy records of vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae) from Palearctic region (III) / L. Castro, L. Dvorak // *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae (Brno)*. — 2010. — V. 95, № 2. — P. 37–53.
103. Cervo, R. Associative Foundation and Nesting Sites in *Polistes nimpha* / R. Cervo, S. Turillazzi // *Natur wissenschaften*. — 1985. — V. 72. — P. 48–49.

104. Cervo, R. On status badges and quality signals in the paper wasp *Polistes dominulus*: body size, facial colour patterns and hierarchical rank / R. Cervo, L. Dapporto, L. Beani, J. E. Strassmann, S. Turillazzi // Proc. R. Soc. B. — 2008. — V. 275. — P. 1189–1196.

105. Cervo, R. *Polistes* wasps and their social parasites: an overview / R. Cervo // Ann. Zool. Fennici. — 2006. — V. 43. — P. 531–549.

106. Chao, A. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data / A. Chao, R. L. Chazdon, R. K. Colwell, T. J. Shen // Ecology Letters. — 2005. — V. 8. — P. 148–159.

107. Clapperton, B. K. Abundance of wasps and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in northland, New Zealand / B. K. Clapperton // New Zealand Journal of Ecology. — 1999. — V. 23, № 1. — P. 11–19.

108. Coope, G. R. Climatic interpretation of Late Weichselian Coleoptera from the British Isles / G. R. Coope // Rev. de geographie physique et de geologie dynamique. — 1970. — V.12. — P. 149–155.

109. Coope, G. R. Fossil Coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic changes during the Devensian (Last) cold stage / G. R. Coope // Phil. trans. R. Soc. Lond. — 1977. — V. 280. — P. 313–337.

110. Cooper, K. W. Biology of Eumeninae wasps. I. The ecology, predation, nesting and competition of *Ancistrocerus antilope* (Panzer) / K. W. Cooper // Transactions of the American Entomological Society. — 1953. — V. 79, № 1. — P. 13–35.

111. Cooper, K. W. Biology of Eumeninae wasps. VII. Ruptorovi, the number of moults in development, and method of exit from masoned nests / K. W. Cooper // Psyche. — 1966. — V.73. — P. 238–250.

112. Cooper, K. W. Biology of eumenine wasps. V. Digital communication in wasps / K. W. Cooper // The Journal of Experimental Zoology. — 1957. — V. 134. — P. 469–513.

113. Cowan, D. P. The solitary and presocial Vespidae / D. P. Cowan; eds. K. G. Ross, and R. W. Matthews // *The Social Biology of Wasps*. — Ithaca, New York : Cornell University Press, 1991. — P. 33–69.

114. Dubatolov, V. V. Subspecies of *Vespa crabro* in two different papers by Birula in 1925 / V. V. Dubatolov, J. Kojima, J. M. Carpenter, A. Lvovsky // *Entomological Science*. — 2003. — V. 6. — P. 215–216.

115. Dubatolov, V. V. New data on distribution of social wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistenae, Vespinae) in the Asian Russia and North China / V. V. Dubatolov, A. N. Streltsov, E. I. Malikova // *Animal World of the Far East*. — 2002. — V. 4. — P. 117–122.

116. Dubatolov, V. V. New data on distribution of social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Vespinae) in the Russian Far East / V. V. Dubatolov, E. V. Novomodnyi // *Animal World of the Far East*. — 2005. — V. 5. — P. 157–160.

117. Dubatolov, V. V. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae, Vespinae) of Siberia in the collection of Siberian Zoological Museum / V. V. Dubatolov // *Far Eastern Entomologist*. — 1998. — V.57. — P. 1–11.

118. Dubatolov, V. V. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae, Vespinae) of the Bastak nature reserve (Jewish autonomous province, Amur basin) / V. V. Dubatolov // *Amurian zoological journal*. — 2001. — V. III, № 1. P. 60–63.

119. Dubatolov, V. V. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae, Vespinae) of the Bolshekhkhtsirsky nature reserve (The Khabarovsk suburbs), with notes on their distribution in the lower Amur / V. V. Dubatolov, A. M. Dolgikh // *Amurian zoological journal*. — 2009. — V. I, № 1. — P. 76–82.

120. Dubatolov, V. V. Social wasps of the subfamily Vespinae (Hymenoptera, Vespidae) of the Kyrghyz Republic / V. V. Dubatolov, D. A. Milko // *Entomological Science*. — 2004. — V.7. — P. 63–71.

121. Dubatolov, V. V. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae, Vespinae) of the Bastak Nature Reserve (Jewish Autonomous province, Amur

basin) / V. V. Dubatolov // Amurian zoological journal. — 2011. — V. 3, № 1. — P. 60–63.

122. Dvorak, L. New and noteworthy records of vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae) from the Palaearctic region / L. Dvorak, L. Castro // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. — 2007. — V. 47. — P. 229–236.

123. Ebrahimi, E. Catalog of the vespid wasps of Iran (Hymenoptera, Vespidae) / E. Ebrahimi, J. Carpenter // Zootaxa. — 2008. — V. 1785. — P. 1–42.

124. Eck, R. Morphologisch-zoogeographische Untersuchungen zur Populationsgliederung und Ausbreitungsgeschichte von *Dolichovespula sylvestris* und *Dolichovespula asiatica* (Insecta, Hymenoptera: Vespidae) / R. Eck // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden. — 1992. — V. 54, № 8. — P. 141–172.

125. Eck, R. Probleme der Statusbestimmung im Artbereich Morphologisch-zoogeographische Untersuchung an *Dolichovespula media* und *Dolichovespula maculate* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae) / R. Eck // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierkd. Dresden. — 1988. — V. 51, № 7. — P. 3–141.

126. Eck, R. Vespinae (Insecta: Hymenoptera) aus der Mongolei (Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, Nr. 125) / R. Eck // Erforsch. biol. Ress. MVR, Halie (Saale). — 1984. — V. 4. — P. 71–73.

127. Eck, R. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula norwegica* (Hymenoptera, Vespidae) / R. Eck // Entomologische abhandlungen. — 1981. — V. 44, № 7. — P. 133–152.

128. Eck, R. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) / R. Eck // Entomologische abhandlungen. — 1983. — V. 46, № 8. — P. 151–176.

129. Edwards, R. Social wasps. Their biology and control / R. Edwards. — East Grinstead : Rentokil Ltd, 1980. — 398 p.

130. Evans, H. E. The evolution of social life in wasps / H. E. Evans // Proc. 10th Int. Congr. Ent. — 1958. — V. 2. — P. 449–457.

131. Evans, H. E. *The Wasps* / H. E. Evans, M. J. West-Eberhard. USA: The University of Michigan Press, 1970. — 24–39 p.

132. Fateryga, A. V. Nesting and Biology of *Jucancistrocerus caspicus* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) / A. V. Fateryga, A. V. Amolin // *Entomological Review*. — 2013. — V. 94, № 1. — P. 73–78.

133. Fateryga, A. V. Nesting Biology of *Odynerus albopictus calcaratus* (Morawitz, 1885) and *Odynerus femoratus* de Saussure, 1856 (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) / A. V. Fateryga // *Journal of Insects*. — 2013. — V.1. — P. 1–8.

134. Fateryga, A. V. Trophic relations between vespid wasps (Hymenoptera, Vespidae) and flowering plants in the Crimea / A. V. Fateryga // *Entomological Review*. — 2010. — V. 90, № 6. — P. 698–705.

135. Garsete-Barrett, B. R. Biological observations on the genus *Ceramiopsis* Zavattari (Insecta: Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) / B. R. Garsete-Barrett, C. H. Klassen Dück // *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Parag.* — 2010. — V. 16, № 1. — P. 8–17.

136. Gess, S. K. Pollen wasps and flowers in Southern Africa / S. K. Gess, F. W. Gess // *SANBI Biodiversity*. — 2010. — V. 18. — 147 p.

137. Gess, S. K. *The Pollen Wasps. Ecology and Natural History of the Masarinae* / S. K. Gess. — London : Harvard University Press, 1996. — 340 p.

138. Giordani Soika, A. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolie. 223. Vespidae und Eumenidae (Hymenoptera) / A. Giordani Soika // *Annales historic-naturales musei nationalis hungarici*. — 1970. — V. 62. — P. 325–333.

139. Giordani Soika, A. Eumenid Palearctici o poco noti / A. Giordani Soika // *Boll. Mus. civ. Stor. natur. Venezia*. — 1987. — V. 36. — P. 117–214.

140. Giordani Soika, A. Revision degli *Eumenes* appartenenti al sottogenere *Katamenes* M. W. (Hymenoptera, Vespidae) / A. Giordani Soika // *Boll. Soc. ent. ital.* — 1949. — V. 79. — P. 40–47.

141. Giordani Soika, A. Vespidi ed Eumenidi (Hymenoptera) raccolti in Mongolia dal Dr. Z. Kaszab / A. Giordani Soika // Acta zoologica Academiae scientiarum hungaricae. — 1976. — V. 22, № 3–4. — P. 271–276.

142. Gould, W. P. Polistes Wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agents for lepidopterous cabbage pests / W. P. Gould, R. L. Jeane // Environmental Entomology. — 1984. — V. 13, № 1. — P. 150–156.

143. Gusenleitner J. Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen *Antepipona*-Arten (Hymenoptera, Eumenidae) / J. Gusenleitner // Ann. Naturhist. Mus. Wien. — 1986. — V. 88, № 89. — P. 565–577.

144. Gusenleitner J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 8: Die Gattungen *Odynerus* Latreille 1802, *Gymnomerus* Bluthgen 1938, *Paragymnomerus* Bluthgen 1938 und *Tropidodynerus* Bluthgen 1939 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1998a. — V. 30, № 1. — P. 163–181.

145. Gusenleitner J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 9: Die Gattung *Pseudepipona* Saussure / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1998b. — V. 30, № 2. — P. 487–495.

146. Gusenleitner J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 2: Die Gattungen *Pterocheilus* Klug 1805, *Onychopterocheilus* Bluthgen 1955, *Hemipterochilus* Ferton 1909 und *Cephalochilus* Bluthgen 1939 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1994. — V. 26, № 2. — P. 823–839.

147. Gusenleitner J. Two new species of Palaearctic *Antepipona* (Hymenoptera: Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2004. — V. 36, № 2. — P. 1083–1087.

148. Gusenleitner J. Zwei neue Arten der gattung *Onychopterocheilus* Bluthgen 1955 aus China (Hymenoptera: Vespoidea, Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2005. — V. 37, № 1. — P. 175–179.

149. Gusenleitner, J. Bemerkenswertes über Faltenwespen VIII / J. Gusenleitner // Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen. — 1985. — V.34. — P. 105–110.

150. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 14: Der Gattungsschlüssel und die bisher in dieser Reiche nicht behandelten Gattungen und Arten / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2000. — V. 32, № 1. — P. 43–65.

151. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 3: Die Gattung *Antepipona* Saussure 1855 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1995a. — V. 27, № 1. — P. 183–189.

152. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 11: Die Gattungen *Discoelius* Latreille 1809, *Eumenes* Latreille 1802, *Katamenes* Meade-Waldo 1910, *Delta* Saussure 1855, *Ischnogastroides* Magretti 1884 und *Pareumenes* Saussure 1855 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1999b. — V. 31, № 2. — P. 561–584.

153. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 12. Die Gattung *Symmorphus* WESMAEL 1836 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1999c. — V. 31, № 2. — P. 585–592.

154. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 4: Die Gattung *Ancistrocerus* Wesmael 1836 mit einem Nachtrag zum. Teil 1: Die Gattung *Leptochilus* Saussure / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1995b. — V. 27, № 2. — P. 753–775.

155. Gusenleitner, J. Drei neue paläarktische Eumeniden-Arten (Hymenoptera, Vespoidea) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1993. — V. 25, № 1. — P. 43–50.

156. Gusenleitner, J. Eine neue *Eumenes*-Art aus dem Iran (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2006. — V. 38, № 2. — P. 1361–1363.

157. Gusenleitner, J. Eine neue *Leptochilus*-Art aus China (Hymenoptera: Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2001b. — V. 33, № 1. — P. 239–241.

158. Gusenleitner, J. Eine neue *Stenodynerus*-Art aus Kirgisien (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2008. — V. 40, № 2. — P. 1491–1493.
159. Gusenleitner, J. Neue Eumeniden-Arten aus dem paläarktischen Asien und Nordafrika (Hymenoptera, Vespoidea, Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1999a. — V. 31, № 1. — P. 421–426.
160. Gusenleitner, J. Über die Arten der Gattung *Masaris* FABRICIUS 1793 aus Zentralasien (Hymenoptera, Vespoidea, Masaridae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2002a. — V. 34, № 1. — P. 321–333.
161. Gusenleitner, J. Über *Eumeniden*-Arten aus Jordanien (Hymenoptera, Vespoidea, Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2001a. — V. 33, № 1. — P. 233–238.
162. Gusenleitner, J. Über *Stenodynerus*-Arten aus Asien (Hymenoptera, Vespoidea, Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2001c. — V. 33, № 2. — P. 651–665
163. Gusenleitner, J. Über Vespidae aus Pakistan (Hymenoptera: Vespidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2007. — V. 39, № 2. — P. 969–972.
164. Gusenleitner, J. Übersicht über derzeit bekannten westpaläarktischen Arten der Gattung *Eumenes* Latr. / J. Gusenleitner // Boll. Mus. Civ. St. Nat. Venezia. — 1972. — V. 12–13. — P. 67–117.
165. Gusenleitner, J. Vespoidea (Hymenoptera) aus der Mongolei und der sovietuniun / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1991. — V. 23, № 2. — P. 631–641.
166. Gusenleitner, J. Zwei neue Subspezies der Art *Euodynerus* (*Pareuodynerus*) *quadrifasciatus* (Fabricius, 1793) (Hymenoptera, Eumenidae) / J. Gusenleitner // *Entomofauna* Zeitschrift für entomologie. — 1984. — V. 5, № 14. — P. 165–169.
167. Gusenleitner, J. Zwei neue *Symmorphus*-Arten aus China (Hymenoptera: Eumenidae) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 2002b. — V. 34, № 1. — P. 345–348.

168. Gusenleitner, J. Über Eumenidae aus Nepal (Hymenoptera, Vespoidea) / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1987. — V. 19, № 1. — P. 255–270.
169. Gusenleitner, J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera). Teil 6. Die Gattungen *Euodynerus* DALLA TORRE 1904, *Syneuodynerus* BLÜTHGEN 1951 und *Chlorodynerus* BLÜTHGEN 1951 / J. Gusenleitner // Linzer biol. Beitr. — 1997. — V. 29, № 1. — P. 117–135.
170. Haddad, H. J. New data on Vespid wasp fauna of Jordan (Hymenoptera, Vespidae) / H. J. Haddad, L. Dvorak, H. Mdanat, A. Batayanah // Linzer biol. Beitr. — 2007. — V. 39, № 1. — P. 137–142.
171. Harris, R. J. Prey diets and population densities of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in scrubland pasture / R. J. Harris, E. H. Oliver // New Zealand Journal of Ecology. — 1993. — V. 17, № 1. — P. 5–12.
172. Hines, H. M. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps / H. M. Hines, J. H. Hunt, T. K. O'Connor, J. J. Gillespie, S. A. Cameron // PNAS. — 2007. — V. 104, № 7. — P. 3295–3299.
173. Hunt, J. H. Vespid Wasps Eat Pollen (Hymenoptera: Vespidae) / J. H. Hunt, P. A. Brown, K. M. Sago, J. A. Kerner // Journal of the Kansas Entomological Society. — 1991. — V. 64, № 2. — P. 127–130.
174. Itino, T. Differential diet breadths and species coexistence in leafroller-hunting eumenid wasps / T. Itino // Researches on Population Ecology. — 1992. — V. 34, № 1. — P. 203–211.
175. Iwata, K. Evolution of Instinct: Comparative Ethology of Hymenoptera / K. Iwata. — New Delhi : Amerind Publishing Company, 1976. — 529 p.
176. Iwata, K. Habits of eight species of Eumeninae (*Rhygchium*, *Lionotus* and *Symmorphus*) in Japan / K. Iwata // Mushi. — 1938b. — V. 11. — P. 110–132.
177. Iwata, K. Habits of four species of *Odynerus* (*Ancistrocerus*) in Japan / K. Iwata // Tenthredo. — 1938a. — V. 2, № 1. — P. 19–32.
178. Jeanne, R. L. Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps / R. L. Jeanne // Genes, behaviors and evolution of social insects /

T. Kikuchi, N. Azuma, S. Higashi (eds). — Sapporo : Hokkaido University Press, 2003. — P. 80–110.

179. Kim, J. K. A Revision of *Eumenes* Latreille (Hymenoptera: Vespidae) from the Far East Asia, with descriptions of one new species and One new subspecies / J. K. Kim, S. Yamane // Entomological science. — 2001. — V. 4, № 2. — P. 139–155.

180. Kim, J. K. Revision of the genus *Stenodynerus* Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) in the Far East, with Descriptions of a new species and a new subspecies from Taiwan / J. K. Kim, S. Yamane // Jpn. J. syst. Ent. — 2004. — V.10, № 2. — P. 235–264.

181. Kim, J. K. Taxonomic review of the genus *Ancistrocerus* Wesmael (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Far East, with a description of a new species from Korea / J. K. Kim, S. Yamane // Animal cells and systems. — 2009. — V.13. — P. 31–47.

182. Kim, J. K. Taxonomic review of the genus *Euodynerus* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) in the Korean Peninsula / J. K. Kim // Anim. Syst. Evol. Divers. — 2012. — V. 28, No. 3. — P.161–167.

183. Kim, J. K. Taxonomic review of the genus *Symmorphus* Wesmael (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from the Far East / J. K. Kim, S. G. Lee // Entomological Research. — 2006. — V. 36, № 1. — P. 27–41.

184. Kim, J. K. Taxonomic review on the Far Eastern species of the genus *Discoelius* Latreille (Hymenoptera: Eumeninae, Vespidae) / J. K. Kim // Entomological Research. — 2005. — V. 35, № 2. — P.111–116.

185. Kojima, J. Lectotype designation of four species and one form of the paper wasp genus *Polistes* Latreille, 1802, described from Japan, with notes on the scientific names of Japanese *Polistes* (Insecta: Hymenoptera; Vespidae, Polistinae) / J. Kojima, Y. Hagiwara // Natural History Bulletin of Ibaraki University. — 1998. — V.2. — P. 247–262.

186. Kostylev, G. Especies nuevas et peu connues de Vespides, d' Eumenides et de Masarides palearctiques (Hymenoptera) / G. Kostylev / Bull. Soc. Nat. Moscou. S. Biol. — 1940a. — V. 49, № 3–4. — P.137–154.

187. Kostylev, G. Especies nuevas et peu connues de Vespides, d' Eumenides et de Masarides palearctiques (Hymenoptera) / G. Kostylev / Bull. Soc. Nat. Moscou S. Biol. — 1940b. — V. 49, № 4–5. — P. 24–42.

188. Kostylev, G. Materialien zur kenttnis der Vespiden Fauna Armeniens / G. Kostylev // Revue Russe d'Entom. — 1929. — V. 23, № 1–2. — P. 76–82.

189. Kostylev, G. Zur Kenntnis der Gattung Masaris F. / G. Kostylev // Entomolog. Mitteilungen. — 1925. — V. 14, № 2. — P. 150–163.

190. Krombein, K. V. Trap-nesting Wasps and Bees: Life Histories, Nests and Associates. — Washington : Smithsonian Press, 1967. — 570 p.

191. Kurzenko N. V. Data to the fauna of the Aculeata of the Ussuri area (Hymenoptera: Sapygidae, Pompilidae, Vespidae) / N. V. Kurzenko, A. S. Lelej, A. Taeger // Biet. Ent. — 1995. — V. 45, № 2. — P. 299–305.

192. Lee, T. S. Using vespoid wasps to control injurious caterpillars in cotton fields / T. S. Lee // Proc. Chin. Acad. Sci. : US. Nat. Acad. Sci. Joint Symp. Biol. Beijing : Control Ins., 1984. — P. 368–372.

193. Lindroth, C. H. Movements and changes of area at the climatic limit of terrestrial animal species / C. H. Lindroth // Zool.papers in honour of Bertil Hanstroms sitxsty fifth birthday. — Lund, 1956. — P. 226–230.

194. Magurran, A. E. Measuring biological diversity / A. E. Magurran. — Wiley Blackwell, 2004. — P. 106–108.

195. Mahmood, Kh. To the knowledge of Vespidae (Hymenoptera) of Pakistan / Kh. Mahmood, M. Ullah, A. Aziz, S. A. Hasan, M. Inayatullah // Zootaxa. — 2012. — V. 3318. — P. 26–50.

196. Matsuura, M. Biology of the Vespine Wasps / M. Matsuura, S. Yamane. — Berlin: Springer-Verlag, 1990. — 323 p.

197. Matsuura, M. *Vespa* and *Provespa* / M. Matsuura // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). — Ithaca : Cornell University Press, 1991. — P. 232–262.
198. Mauss, V. Mating, Nesting and Flower Association of the East Mediterranean Pollen Wasp *Ceramius bureschi* in Greece (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) / V. Mauss, A. Müller, R. Prosi // Entomol Gener. — 2006. — V. 29, № 1. — P. 001–026.
199. Moericke, V. Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blattläusen, insbesondere der Pfirsichblattlaus, *Myzodes persicae* (Sulz.) / V. Moericke // Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. — 1951. — V. 3. — P. 23–24.
200. Morawitz, F. Eumenidarum species novae / F. Morawitz // Hor. Soc. ent. Ross. — 1885. — V. 19. — P. 135–181.
201. Morawitz, F. Insecta, cl. G. N. Potanin in China et in Mongolia novissime lecta. IV. Hymenoptera aculeata / F. Morawitz // Hor. Soc. ent. Ross. — 1889. — V. 23. — P. 112–168.
202. Mortari, M. R. Comparative toxic effects of the venom from three wasp species of genus *Polybia* (Hymenoptera, Vespidae) / M. R. Mortari, A. O. Siqueira Cunha, L. de Oliveira, E. A. Gelfuso, E. B. Vieira, W. F. dos Santos // Journal of Biological Science. — 2005. — V. 5, № 5. — P. 449–454.
203. Neumeyer, R. A new species of the paper wasp genus *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Europe revealed by morphometrics and molecular analyses / R. Neumeyer, R. H. Baur, G. D. Guex, C. Praz // ZooKeys. — 2014. — V. 400. — P. 67–118.
204. Neumeyer, R. New data on the distribution of *Polistes bischoffi* Weyrauch, 1937 and *Polistes helveticus* Neumeyer, 2014, a synonym of *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 n. stat. (Hymenoptera: Vespidae) / R. Neumeyer, B. Gereys, L. Castro // Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.). — 2015. — V. 57. — P. 205–216.
205. O'Neill, K. N. Solitary Wasps: Behavior and Natural History / K. N. O'Neill. — Ithaca and London : Cornell University Press, 2001. — 416 p.

206. Oehlke, J. Beitrag zur Kenntnis der Faltenwespen — Fauna von Kyrgyzstan (Hymenoptera, Vespidae & Eumenidae) / J. Oehlke // Linzer biol. Beitr. — 2012. — V. 44. — № 1. — P. 595–600.

207. Pickett, K. M. Systematics of *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae), with a phylogenetic consideration of Hamilton's haplodiploidy hypothesis / K. M. Pickett, J. M. Carpenter, W. C. Wheeler // *Annales Zoologici Fennici*. — 2006. — V. 43. — P. 390–406.

208. Pickett, K. Simultaneous Analysis and the Origin of Eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera) / K. Pickett, J. Carpenter // *Arthropod Systematics & Phylogeny*. — 2010. — V. 68, № 1. — P. 3–33.

209. Pickett, K. M. Phylogenetic analysis of the New world *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) using morphology and molecules / K. M. Pickett, J. W. Wenzel // *J. Kansas Entomol. Soc.* — 2004. — V. 77. — P. 742–760.

210. Reeve, H. K. *Polistes* / H. K. Reeve // *The Social Biology of Wasps* / Eds. K. G. Ross, R. W. Matthews. — New York : Cornell University Press, 1991. — P. 99–148.

211. Richards, O. W. A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera: Vespoidea) / O. W. Richards. — London : British Museum of Natural History, 1962. — 294 p.

212. Richter, M. R. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior / M. R. Richter // *Annu. Rev. Entomol.* — 2000. — V. 45. — P. 121–150.

213. Schljachtenok, A. S. Zur Kenntnis der Eumenidae Weißrusslands (Belorußlands) (Hymenoptera Aculeata, Eumenidae) / A. S. Schljachtenok, J. Gusenleitner // *Linzer biol. Beitr.* — 1996. — V. 28, № 1. — P. 57–64.

214. Schmitz, J. Molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps / J. Schmitz, R. F. A. Moritz // *Molecular phylogenetics and evolution*. — 1998. — V. 9, № 2. — P. 183–191.

215. Spradbery, J. Ph. *Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Social and Solitary Wasps* / J. Ph. Spradbery. — Seattle : University of Washington Press, 1973. — P. 70–75.

216. Strambi, A. Physiology and Reproduction in Social Wasps / A. Strambi // Social insects: An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction / Wolf Engels. — Berlin : Springer Berlin Heidelberg, 1990. — P. 59–72.

217. Strassmann, J. E. Behavioral castes in the social wasps, *Polistes exclamans* / J. E. Strassmann, D. C. Meyer, R. L. Matlock // Sociobiology. — 1984. — V. 8. — P. 211–224.

218. Strassmann, J. E. Nest architecture and brood development times in the paper wasp *Polistes exclamans* (Hymenoptera, Vespidae) / J. E. Strassmann, M. C. F. Orgren // Psyche. — 1983. — V. 90. — P. 237–248.

219. Sühs, R. B. Pollen vector wasps (Hymenoptera, Vespidae) of *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brazil / R. B. Sühs, A. Somavilla, J. Putzke, A. Köhler // Brazilian Journal of Biosciences. — 2009. — V. 7, № 2. — P. 138–143.

220. Tan, J. Species checklist of Vespidae (Hymenoptera) from Mt. Qinling with a key to genera / J. Tan // Chinese scientific papers online. — 2010. — P. 1–20. [abst. in English]

221. Townes, H. A Light-weight Malaise trap / H. Townes // Ent. News. — 1972. — V.83. — P. 239–247.

222. Tuzun, A. Studies on Eumenidae of Aegean region (Insecta: Hymenoptera) / A. Tuzun, N. Bagriacik, Y. Gulmez, M. A. Kirpik // Entomofauna Zeitschrift Fur Entomologie. — 2000. — V. 2116. — P. 197–212.

223. Van der Vecht, J. Palaeartic Eumenidae / J. van der Vecht, F. C. J. Fischer // Hymenopterorum catalogus. — 1972. — V. 8. — P. 1–199.

224. West-Eberhard, M. J. The social biology of polistine wasps / M. J. West-Eberhard // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan. — 1969. — V. 140. — P. 1–101.

225. West-Eberhard, M. J. The Vespidae wasps (Vespidae) / M. J. West-Eberhard, M. J. Carpenter, P. E. Hanson // The Hymenoptera of Costa Rica. London : Natural history museum, 1995. — P. 561–587.

226. Yamane, S. A new species and new synonymy in the subgenus *Polistes* of Eastern Asia (Hymenoptera, Vespidae) / S. Yamane // Kontyu. — 1987. — V. 55, № 2. — P. 215–219.
227. Yamane, S. A Revision of the Japanese *Eumenidae* (Hymenoptera, Vespoidea) / S. Yamane // Insecta Matsumurana. Series Entomology. — 1990. — V. 43. — 189 p.
228. Yamane, S. A tentative revision of the subgenus *paravespula* of Eastern Asia (Hymenoptera: Vespidae) / S. Yamane, R. E. Wagner, So. Yamane // Insecta Matsumurana. — 1980. — V. 19. — C. 1–46.
229. Yamane, S. Preliminary observations on the life history of two polistine wasps, *Polistes snelleni* and *P. biglumis* in Sapporo, Northern Japan / S. Yamane // Journal of the faculty of Science Hokkaido University. VI Zoology. — 1969. — V. 17, № 1. — P. 78–105.
230. Yanagava, Y. Cutaneous hemorrhage or necrosis findings after *Vespa mandarinia* (wasp) stings may predict the occurrence of multiple organ injury: A case report and review of literature / Y. Yanagava, K. Morita, T. Sugiura, Y. Okada // Clinical Toxicology. — 2007. — V. 45. — P. 803–807.
231. Yildirim, E. Contribution to the knowledge of the Vespidae (Hymenoptera, Aculeata) of Turkey, with a checklist of the Turkish species / E. Yildirim, J. Gusenleitner // Turk. J. Zool. — 2012. — V. 36, № 3. — P. 361–374.
232. Yildirim, E. Distributional checklist of the species of the family Vespidae (Insecta: Hymenoptera; Aculeata) of Turkey / E. Yildirim, J. Kojima // Natural History Bulletin of Ibaraki University. — 1999. — V. 3. — P. 19–50.
233. Yoon, T. J. Taxonomy of *Eumenes punctatus*-complex (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Korea with DNA barcoding and key to Far Eastern species of the genus *Eumenes* Latreille, 1802 / T. J. Yoon, J. K. Kim // Zootaxa. — 2014. — V. 3893, № 2. — P. 232–242.
234. You, J. Two new species of the genus *Ancistrocerus* Wesmael (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) from China, with a key to the Oriental species / Ju You, Bin Chen, Ting-jing Li // ZooKeys. — 2013. — V. 303. — P. 77–86.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СПИСОК СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС
(HYMENOPTERA, VESPIDAE) МОНГОЛИИ

Подсемейство (4)	Род (26)	Вид (100)	Распространение видов в Монголии показано на рисунках	
Masa rinae	Celonites	<i>Celonites kozlovi</i> Kostylev, 1935	*	
	Quartinia	<i>Quartinia mongolica</i> Morawitz, 1889	*	
Eumeninae	Discoelius	<i>Discoelius dufourii</i> Lepeletier, 1841	Рис. 8	
	Gymnomerus	<i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837)	Рис. 8	
	Odynerus		<i>Odynerus alpinus</i> Schulthess, 1897	Рис. 9
			<i>Odynerus cuneiformis</i> Kostylev, 1940	Рис. 9
			<i>Odynerus simillimus</i> Morawitz, 1867	Рис. 9
			<i>Odynerus spinipes</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 9
	Pterocheilus		<i>Pterocheilus auriantius</i> Kostylev, 1940	Рис. 10
			<i>Pterocheilus heptneri</i> Kostylev, 1940	Рис. 10
			<i>Pterocheilus mandibularis</i> Morawitz, 1889	Рис. 10
			<i>Pterocheilus napalkovi</i> Kurzenko, 1977	Рис. 10
			<i>Pterocheilus phaleratus kaszabi</i> Giordani Soika, 1970	Рис. 10
			<i>Pterocheilus quaesitus</i> (Morawitz, 1895)	Рис. 10
			<i>Pterocheilus sibiricus</i> (Morawitz, 1867)	Рис. 10
		<i>Pterocheilus sp.</i>	Рис. 10	
	Onychopterocheilus		<i>Onychopterocheilus dementievi</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 11
			<i>Onychopterocheilus eckloni</i> (Morawitz, 1885)	Рис. 11
			<i>Onychopterocheilus kiritshenkoi</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 11
			<i>Onychopterocheilus pallasii</i> (Klug, 1805)	Рис. 11
			<i>Onychopterocheilus turovi</i> (Kostylev, 1937)	Рис. 11
			<i>Onychopterocheilus uralensis</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 11
	Leptocheilus	<i>Leptocheilus sp.</i>	Рис. 8	
	Stenancistrocerus	<i>Stenancistrocerus transcaspicus</i> (Kostylev, 1935)	Рис. 8	
	Eustenancistrocerus	<i>Eustenancistrocerus askhabadensis</i> (Radoszkowski, 1886)	Рис. 8	
Jucancistrocerus	<i>Jucancistrocerus atrofasciatus</i> (Morawitz, 1885)	Рис. 8		
Stenodynerus	<i>Stenodynerus clypeopictus</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 12		

Подсемейство (4)	Род (26)	Вид (100)	Распространение видов в Монголии показано на рисунках
		<i>Stenodynerus kaszabi</i> Giordani Soika, 1976	Рис. 12
		<i>Stenodynerus nudus</i> (Morawitz, 1889)	Рис. 12
		<i>Stenodynerus orenburgensis</i> (Andre, 1884)	Рис. 12
		<i>Stenodynerus pullus</i> Gusenleitner, 1981	Рис. 12
		<i>Stenodynerus punctifrons</i> (Thomson, 1874)	Рис. 12
	Antepipona	<i>Antepipona orbitalis balioni</i> (Morawitz, 1867)	Рис. 13
		<i>Antepipona varentzowi</i> (Morawitz, 1895)	Рис. 13
		<i>Antepipona sp.</i>	Рис. 13
	Parodontodynerus	<i>Parodontodynerus laudatus</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 8
	Allodynerus	<i>Allodynerus mandschuricus</i> Blüthgen, 1953	Рис. 8
	Pseudepipona	<i>Pseudepipona augusta</i> (Morawitz, 1867)	Рис. 14
		<i>Pseudepipona herrichii</i> (Saussure, 1856)	Рис. 14
		<i>Pseudepipona herzi kozlovi</i> (Kostylev, 1937)	Рис. 14
		<i>Pseudepipona kozhevnikovi</i> (Kostylev, 1927)	Рис. 14
		<i>Pseudepipona przewalskyi</i> (Morawitz, 1885)	Рис. 14
	Euodynerus	<i>Euodynerus caspicus</i> (Morawitz, 1873)	Рис. 15
		<i>Euodynerus curictensis</i> Blüthgen, 1940	Рис. 15
		<i>Euodynerus dantici</i> (Rossi, 1790)	Рис. 15
		<i>Euodynerus notatus</i> (Jurine, 1807)	Рис. 15
		<i>Euodynerus quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793)	Рис. 15
		<i>Euodynerus rufinus</i> Blüthgen, 1942	Рис. 15
	Ancistrocerus	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus hangaicus</i> Kurzenko, 1977	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus ichneumonideus</i> (Ratzeburg, 1844)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus mongolicus</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus oviventris</i> (Wesmael, 1836)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Linnaeus, 1761)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus parietum</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus raddei</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus rufopictus</i> (Kostylev, 1940)	Рис. 16
		<i>Ancistrocerus scoticus</i> (Curtis, 1826)	Рис. 16
<i>Ancistrocerus tenellus</i> (Kostylev, 1935)		Рис. 16	

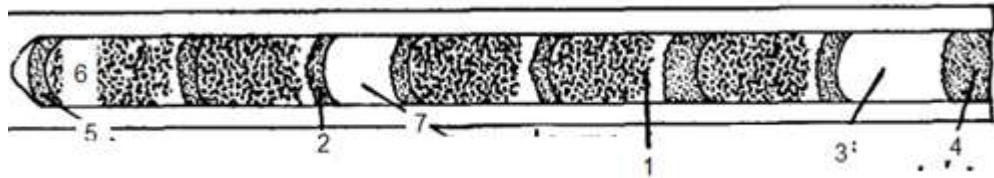
Подсемейство (4)	Род (26)	Вид (100)	Распространение видов в Монголии показано на рисунках
		<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Müller, 1776)	Рис. 16
	Symmorphus	<i>Symmorphus angustatus</i> (Zetterstedt, 1838)	Рис. 9
		<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Linnaeus, 1761)	Рис. 9
		<i>Symmorphus crassicornis</i> (Panzer, 1798)	Рис. 9
		<i>Symmorphus fuscipes</i> (Herrich-Schaeffer, 1838)	Рис. 9
		<i>Symmorphus lucens</i> (Kostylev, 1938)	Рис. 9
	Eumenes	<i>Eumenes affinissimus</i> Saussure, 1852	Рис. 17
		<i>Eumenes coarctatus</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 17
		<i>Eumenes jarkandensis</i> Blüthgen, 1938	Рис. 17
		<i>Eumenes mediterraneus</i> Kriechbaumer, 1879	Рис. 17
		<i>Eumenes mongolicus</i> Morawitz, 1889	Рис. 17
		<i>Eumenes papillarius</i> (Christ, 1791)	Рис. 17
		<i>Eumenes pedunculatus</i> (Panzer, 1799)	Рис. 17
		<i>Eumenes punctatus</i> Saussure, 1852	Рис. 17
		<i>Eumenes rubrofemoratus</i> Giordani Soika, 1941	Рис. 17
		<i>Eumenes septentrionalis</i> Giordani Soika, 1940	Рис. 17
		<i>Eumenes transbaicalicus</i> Kurzenko, 1984	Рис. 17
		<i>Eumenes tripunctatus</i> (Christ, 1791)	Рис. 17
	Ischnogasteroides	<i>Ischnogasteroides picteti tenius</i> (Morawitz, 1888)	Рис. 8
	Katamenes	<i>Katamenes tauricus</i> (de Saussure, 1855)	Рис. 13
<i>Katamenes radoszkovskii</i> (Blüthgen, 1962)		Рис. 13	
Polistinae	Polistes	<i>Polistes albells</i> Giordani Soika, 1976	Рис. 18
		<i>Polistes biglumis</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 18
		<i>Polistes chinensis antennalis</i> Purez, 1905	Рис. 18
		<i>Polistes dominulus</i> (Christ, 1791)	Рис. 18
		<i>Polistes gallicus</i> (Linnaeus, 1767)	Рис. 18
		<i>Polistes nimpha</i> (Christ, 1791)	Рис. 18
		<i>Polistes riparius</i> Yamane & Yamane, 1987	Рис. 18
		<i>Polistes snelleni</i> Saussure, 1862	Рис. 18
Vespinae	Dolichovespula	<i>Dolichovespula adulterina</i> (du Buysson, 1905)	Рис. 19
		<i>Dolichovespula intermedia</i> (Birula, 1930)	Рис. 19
		<i>Dolichovespula media</i> (Retzius, 1783)	Рис. 19
		<i>Dolichovespula norwegica</i> (Fabricius, 1781)	Рис. 19
		<i>Dolichovespula saxonica</i> (Fabricius, 1793)	Рис. 19
		<i>Dolichovespula sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	Рис. 19

Подсемейство (4)	Род (26)	Вид (100)	Распространение видов в Монголии показано на рисунках
	<i>Vespa</i>	<i>Vespa crabro</i> Linnaeus, 1758	Рис. 20
	<i>Vespula</i>	<i>Vespula austriaca</i> (Panzer, 1799)	Рис. 20
		<i>Vespula germanica</i> (Fabricius, 1793)	Рис. 20
		<i>Vespula rufa</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 20
		<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	Рис. 20

Обозначение: * — Виды отмечены только в Кобдоском аймаке (Западная Монголия)

РАЗНООБРАЗИЕ СТРОЕНИЯ ГНЕЗД ОДИНОЧНЫХ СКЛАДЧАТОКРЫЛЫХ ОС

I. Общее строение гнезда одиночных ос.



Обозначения: 1 — продуктивные ячейки — с потомством и его добычей; 2 — межъячейковые перегородки (изготовлены из глины для разграничения ячеек); 3 — вестибульные камеры (камеры, граничащие с входным отверстием и глиняной крышечкой); 4 — пробка — глиняная крышка (изготовлена из глины для закупоривания входного отверстия); 5 — предварительная заглушка (закладывается с обратной стороны первой ячейки, иногда на некотором расстоянии от стенки); 6 — Задняя камера (образуется при закладывании предварительной заглушки на некотором расстоянии); 7 — интеркалярные ячейки (пустые ячейки между продуктивными ячейками).

II. Разнообразие строений гнезд *Euodynerus dantici* (Rossi, 1790) в Орхон-Селенгинской впадине

1. Гнездо состоит из продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки, но без предварительной заглушки и интеркалярной ячейки.



2. Гнездо состоит из задней камеры, предварительной заглушки, продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



3. Гнездо состоит из задней камеры, предварительной заглушки, продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с двойными рядами конечной пробки.



4. Гнездо состоит из предварительной заглушки, продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



5. Гнездо состоит из задней камеры, предварительной заглушки, продуктивных ячеек с разделенной вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



6. Гнездо состоит из продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



7. Гнездо состоит из трех рядов предварительной заглушки, двух задних камер, продуктивных ячеек и общей вестибулярной камерой с одним рядом конечной пробки.



8. Гнездо состоит из продуктивных ячеек, интеркалярной ячейки с общей вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



9. Гнездо состоит из предварительной заглушки, продуктивных ячеек с разделенной вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



10. Гнездо состоит из продуктивных ячеек с разделенной вестибулярной камерой и с одним рядом конечной пробки.



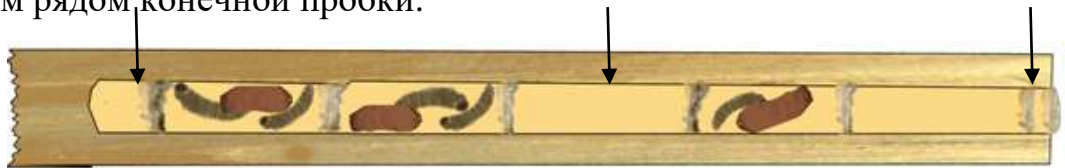
11. В гнезде не имеется межъячейковых перегородок, и закрывается оно одним рядом конечной пробки.



12. Гнездо состоит из предварительной заглушки, продуктивных ячеек с разделенной вестибулярной камерой и с двойными рядами конечной пробки.



13. Гнездо состоит из задней камеры, предварительной заглушки, продуктивных ячеек с интеркалярной ячейкой, общей вестибулярной камерой и с двойным рядом конечной пробки.



14. Гнездо состоит из предварительной заглушки, продуктивных ячеек с общей вестибулярной камерой и с тремя рядами конечной пробки.



15. Гнездо состоит из продуктивных ячеек с интеркалярной ячейкой, с разделенной вестибулярной камерой и с двойными рядами конечной пробки.



16. Гнездо состоит из задней камеры, предварительной заглушки, продуктивных ячеек с интеркалярной ячейкой, общей вестибулярной камерой и с двойными рядами конечной пробки.

