

Биология наездника *Latibulus argiolus* (Rossi)  
(Hymenoptera: Ichneumonidae), паразитоида ос-полистов  
(Hymenoptera: Vespidae: Polistes). II. Жизненный цикл  
в условиях города Донецка и поведение

Biology and behaviour of the parasitic wasp *Latibulus argiolus* (Rossi)  
(Hymenoptera: Ichneumonidae), the parasitoid of *Polistes* wasps  
(Hymenoptera: Vespidae: Polistes). II. Life cycle  
under the urban conditions of Donetsk

И.Н. ОГОЛЬ  
I.N. Ogol

Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Донецкий национальный университет», биологический факультет, ул. Щорса 46, Донецк 283050. E-mail: ylyaogol@mail.ru.  
State educational institution of higher professional education «Donetsk national university», faculty of biology, Shchors Str. 46, Donetsk 283050.

**Ключевые слова:** паразитоид, поведение, онтогенез, жизненный цикл, фенология, *Polistes*, *Latibulus*, Cryptini.

**Key words:** Parasitoid, behavior, ontogenesis, life cycle, phenology, *Polistes*, *Latibulus*, Cryptini.

**Резюме.** Приведены подробные сведения о биологии наездника *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) на территории г. Донецка. Инвазия данного паразитоида отмечена у всех трёх обитающих на исследуемой территории видов ос-полистов: *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767), *Polistes dominula* (Christ, 1791), *Polistes nimpha* (Christ, 1791). Установлено, что вышедшая из яйца личинка паразитоида активно перемещается по гнезду в поисках личинки ос-полиста, затем занимает пространство между задним концом её тела и донцем ячейки, где пребывает до окукливания хозяина, не причиняя ему заметного вреда. Далее она начинает активно питаться телом куколки, расти и развиваться. Достигнув последнего возраста и съев большую часть тела хозяина, личинка *L. argiolus* плетёт кокон под покровом кокона хозяина. Сезонный полиморфизм и жизненный цикл, в целом, подобны таковым *L. hokkaidensis* (Lee et Oh, 2006) [Makino, 1983], но за один год могут развиваться не два, а три поколения имаго: одно весенней морфы и два летней.

Одной из важнейших адаптаций *L. argiolus* к паразитированию в гнёздах ос-полистов является сопряжение наиболее уязвимых моментов жизненного цикла: откладки яиц, вылупления и миграции личинок, отрождения имаго летней морфы с тёмным временем суток, когда защитная реакция семей хозяина сильно ослаблена. Меры борьбы взрослых ос-полистов с инвазией *L. argiolus* заключались в изгнании имаго наездника, а также уничтожении личинок наездника незадолго до начала плетения ими коконов. Не отмечено случаев уничтожения осами яиц, коконов паразитоида и собственных заражённых личинок.

**Abstract.** Biology of the parasitic wasp *Latibulus argiolus* (Rossi) occurring in Donetsk city is observed. This parasitoid infested three Vespidae wasp species, *Polistes gallicus*

(Linnaeus, 1767), *Polistes dominula* (Christ, 1791) and *Polistes nimpha* (Christ, 1791). After emerging from the egg, the larva of the parasitoid searches for the larva of the *Polistes* wasp as a host; here it establishes itself between anal edge of the host larva and the bottom of the nest where it remains until pupation of the host larva. The parasitoid feeds on the pupa until the instar stage is reached, and almost completely eats the host body. Afterwards, *L. argiolus* larva weaves a cocoon under the cover of the host pupa cocoon. It was found that seasonal polymorphism and the life cycle of *L. argiolus* are similar to *L. hokkaidensis* [Makino, 1983], but differs in its three generations per year including one spring morph and two summer morphs. Integration of the most vulnerable periods of life cycle with host species, namely: egg-laying, eruption from egg and migration of larva. Imago emergence of the summer morph occurs during a dark period of the day when the host imago is inactive; this is one of the most important parasitism adaptations of *L. argiolus* in the nest of the *Polistes* wasp. *Polistes* countermeasures against *L. argiolus* invasion involve the banishment of the parasite imago and annihilation of larvae before they start to weave a cocoon. No impact by the host species on the parasitoid in the nest was observed.

## Введение

Важнейшим паразитоидом расплода европейских видов ос рода *Polistes* Latreille, 1802 является наездник *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790), который может стать основным препятствием для их разведения в целях защиты растений [Fokin, 2005]. Литературные данные о биологии *L. argiolus* скудны, фрагментарны и отчасти ошибочны. Целостная картина жизненного цикла отсутствует. Традиционно

он считается аналогичным таковому *Latibulus hokkaidensis* (Lee et Oh, 2006), у которого отмечены две морфологически дифференцированные генерации в году [Makino, 1983, 1989; Oh et al., 2012]. Имаго весенней морфы выходят из перезимовавших так называемых твёрдых коконов и заражают личинок ос-полистов. Личинка наездника развивается как эктопаразитоид личики IV–V возрастов и куколки осы-полиста, а затем плетёт внутри ячейки гнезда хозяина так называемый мягкий кокон, где окукливается в текущем году. Из мягких коконов отрождаются имаго летней морфы, которые также заражают личинок ос-полистов. Их потомство плетёт твёрдые коконы, которые активно двигаются за счёт биения личинки, покидают гнездо и зимуют на субстрате.

Несмотря на то, что отдельные моменты жизненного цикла *L. argiolus* были изучены [Frilli, 1965] и не противоречили описанной для *L. hokkaidensis* картине, он не был прослежен полностью, предположения о бивольтинности и правильном чередовании поколений не проверялось.

Целью настоящей работы стало составление целостной картины биологии *L. argiolus* в условиях г. Донецка (ДНР). Это второе сообщение в серии из двух статей, посвящённых данной проблеме, в котором рассмотрены вопросы биологии наездника: онтогенез, жизненный цикл и поведение. Первое сообщение было посвящено внешней морфологии преимагинальных фаз и строению коконов; также в его вводной части дано более детальное описание состояния изученности биологии *L. argiolus* в целом [Ogol, 2021]. Часть результатов работы была опубликована ранее в тезисной форме [Ogol, 2017].

## Материал и методика

Исследование проводилось в г. Донецке (ДНР) с 2008 по 2020 год. В полевых условиях на предмет заражения *L. argiolus* было исследовано в общей сложности не менее 700 семей трёх видов ос-полистов: *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767), *Polistes dominula* (Christ, 1791) и *Polistes nimpha* (Christ, 1791). Гнёзда ос проверялись на наличие яиц, коконов паразитоида и их остатков. Также осматривались ближайшие окрестности гнёзд, чтобы обнаружить ждущих удобного для откладки яйца момента самок наездника. В случае их обнаружения проводились наблюдения в течение 30–60 минут, с целью изучения процесса заражения гнезда, его приуроченности ко времени суток, а также ответной реакции ос-полистов. Часть гнёзд (от 20 до 100 за год) в течение всего сезона развития семьи регулярно картировалась, с занесением на карту содержимого каждой ячейки.

В 2016 и 2017 гг. по два заражённых гнезда *P. gallicus* были перемещены из природы в инсектарии, где наблюдалось отрождение имаго летней морфы, заражение ими тех же гнёзд и последующие события. В 2019 г. одно незаражённое гнездо

*P. dominula* было помещено в инсектарий совместно с собранной в природе самкой *L. argiolus* для аналогичных наблюдений. Условия содержания семей ос-полистов описаны в сообщении I [Ogol, 2021].

Одна куколка хозяина и начавшая кормиться ею личинка паразитоида промежуточного возраста (предположительно III) были извлечены из ячейки гнезда и помещены в соответствующий ей по внутреннему диаметру полый стебель тростника, предварительно расщеплённый вдоль и затем скреплённый. Один раз в сутки половинки тростинки разделялись на несколько минут и осматривалось их содержимое, чтобы пронаблюдать процесс питания и развития личинки наездника, а затем заново соединялись. Ранее в подобных условиях удавалось неоднократно успешно доводить до имаго незаражённые предкуколки и куколки ос-полистов.

Определение предположительных возрастов личинок производилось исходя из допущения о 5 личиночных возрастах, характерных для большинства эктопаразитических ихневмонид [Kasparyan, 1981; Quicke, 2015]. При этом промежуточные возрасты определялись путём сравнения размеров тела и головы с таковыми личинок первого и последнего возрастов. Для обозначения стадий предкуколки применялась терминология Д.Р. Каспаряна [Kasparyan, 1981].

Твёрдые коконы паразитоида собирались из гнёзд или из-под них в течение всего года. Их подвижность определялась при температуре 20–25 °С при комнатном освещении и при освещении ярким белым светодиодом. Часть коконов препарировалась для изучения содержимого, часть оставлялась в целостности при комнатной температуре в ожидании выхода имаго.

26 января 2020 г. из прошлогодних гнёзд *P. gallicus* в природе было собрано 19 твёрдых коконов, которые были отсортированы на подвижность, после чего подвижные коконы были размещены в вентилируемых пластиковых контейнерах на незастеклённом балконе с целью определения фенологии и температурных условий отрождения имаго. Затем ежедневно до конца июня подсчитывалось число отродившихся особей и производилось измерение температуры воздуха, после чего оставшиеся коконы были вскрыты, а их содержимое изучено.

Имаго наездника, не участвовавшие в экспериментах по заражению гнёзд, с целью измерения продолжительности жизни, наблюдения за кормовым и брачным поведением содержались в одиночку или группами до 10 особей в контейнерах из прозрачного полипропилена различной формы емкостью 0,2–0,5 л, снабжённых вентиляционными отверстиями с ежедневным предоставлением воды и сахарного сиропа. Жизнь 83 особей летней морфы прослежена от момента выхода из кокона до отмирания.

На всех этапах жизненного цикла *L. argiolus* по возможности проводилась прижизненная фотосъём-

ка. В данной статье приведены снимки, сделанные фотоаппаратами Canon PowerShot A540, Canon PowerShot A550, Canon PowerShot A570 IS, Sony Alpha NEX-3, снабжёнными макрообъективами или макрообъективами оригинальной конструкции.

## Результаты

**Круг хозяев.** Инвазия *L. argiolus* обнаружена в семьях всех трёх изученных видов ос. В скоплениях гнёзд *P. gallicus* и *P. nimpha*, построенных открыто на растениях, к концу сезона доля заражённых семей составляла более 50 %, в отдельные годы доходя до 100 %. Напротив, гнёзда *P. dominula*, расположенные в укрытиях антропогенного происхождения были заражены данным паразитоидом лишь в немногих случаях (менее 10 % семей). Данное распределение диаметрально противоположно описанным из Италии [Frilli, 1965] и Херсонской области Украины [Rusina, 2008; Rusina et al., 2008], где чаще оказывались заражёнными гнёзда ос-полистов в укрытиях.

**Инкубация яйца и выход личинки.** Продолжительность инкубации определена для 3 яиц с точностью  $\pm 1$  ч.: 22 ч. ( $t = 27,5$  °C), 20 ч. ( $t = 27,8$  °C), 18 ч. ( $t = 27,8$  °C). Выход личинки из яйца происходил исключительно в тёмное время суток через отверстие на апикальном конце яйца, участок скор-

лупы на котором отгибался в виде крышечки либо полностью отпадал.

**Поведение личинки I возраста.** Вылупившиеся из яиц личинки очень подвижны. Наблюдалось активное их перемещение внутри ячеек со скоростью до 1 см/мин. Способ передвижения заключается в периодическом отрыве от субстрата передней половины тела, вытягивании её вперед, повторном прикреплении к субстрату и сокращении тела в продольном направлении, напоминая таковой у наземных пиявок (рис. 1). Сильно выражен отрицательный фототаксис: даже при слабом свете карманного фонарика личинки уходили на дно ячейки и переставали двигаться.

В первую ночь жизни личинки *L. argiolus* мигрировали по внешней поверхности сота в ячейки с личинками ос IV и V возрастов. Личинка паразитоида пребывала в пространстве между донцем ячейки и задним концом тела личинки хозяина до его окукливания и, предположительно, питалась гемолимфой. В одном случае наблюдалось отрождение имаго *L. argiolus* из гнезда *P. gallicus*, которое ранее было изолировано в инсектарии в момент пребывания самых старших личинок ос в III возрасте, что заставляет предположить возможность и более раннего заражения. При осмотре через апертуры ячеек заражённые личинки ос ничем не отличались от не-

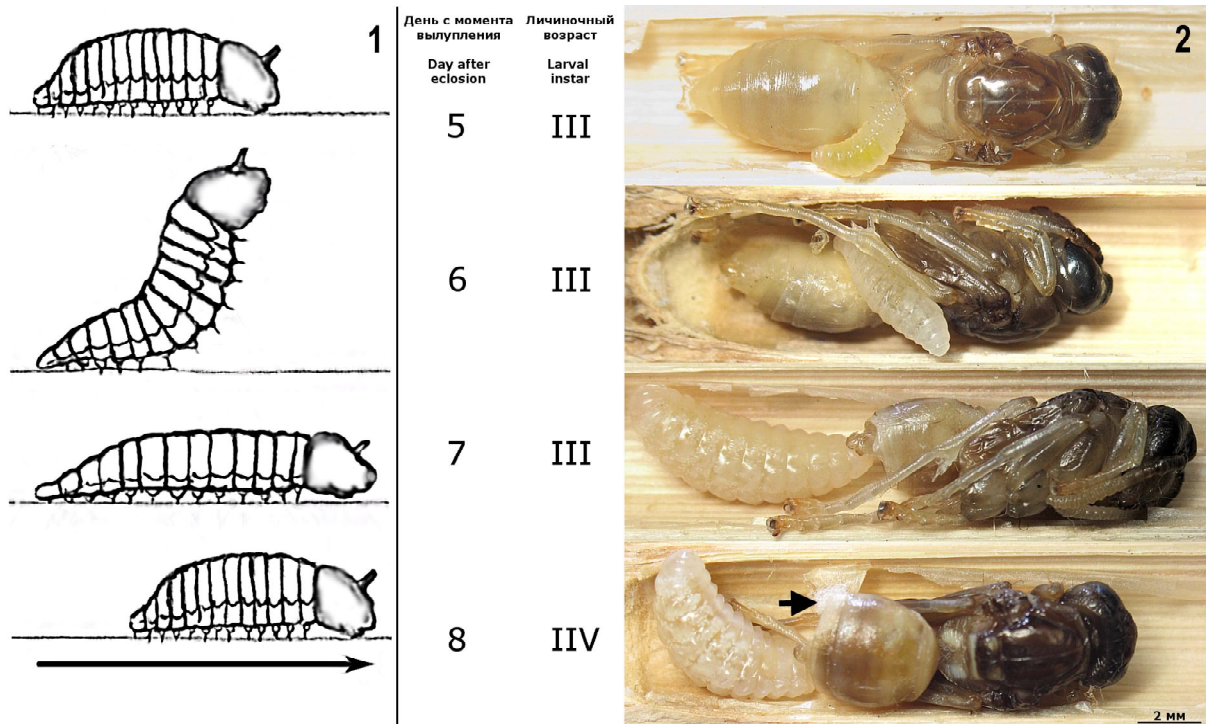


Рис. 1–2. Поведение и развитие незрелых личинок *L. argiolus*: 1 — схема движения личинки первого возраста (сверху вниз: последовательные стадии перемещения по ровному субстрату); 2 — развитие личинки промежуточных возрастов, питающейся куколкой *P. dominula*, при температуре 26 °C (стрелкой показан экзувий личинки паразитоида).

Figs 1–2. Behavior and development of *L. argiolus* larva. 1 — scheme of the first instar larva movement on a flat substrate; from top to bottom: successive stages of movement; 2 — development of an intermediate-instar larva feeding on *P. dominula* pupa at 26°C temperature (exuvium of parasitoid larva is arrowed).

заражённых и развивались в обычном темпе. Также отмечен случай заражения хозяина уже после плетения им кокона, но его механизм не был установлен.

**Поведение и рост личинки промежуточных возрастов.** В лабораторном гнезде *P. dominula*, 4–5 августа 2019 г. пребывавшем в присутствии самки *L. argiolus*, 10 августа была обнаружена личинка данного паразитоида, предположительно III возраста, которая просматривалась сквозь неплотно сплетённый кокон хозяина. Следует отметить, что данный кокон был сплетён ещё 1 августа, таким образом, заражение произошло сквозь него. Личинка размещалась на груди куколки осы, вытянувшись вдоль тела и касаясь своей головой её головы. После освещения белым светодиодом личинка, проявляя выраженный отрицательный фототаксис, быстро переместилась в пространство позади куколки хозяина. Когда последняя была извлечена пинцетом через апертуру ячейки, личинка паразитоида быстро зарылась в меконий и остатки личиночного экзuvia хозяина, откуда её удалось извлечь, лишь срезав донце ячейки.

Длина тела личинки на момент извлечения из гнезда составила немногим более 3 мм, толщина 1 мм, ширина головы 0,5 мм. Дальнейшие наблюдения проведены после перемещения хозяина и паразитоида в тростинку при температуре 26 °С (рис. 2). Личинка питалась тканями куколки осы через отверстия, прогрызенные в межсегментной мембране между 3-м и 4-м брюшными кольцами. Будучи освещённой, она немедленно прекращала питание и пыталась скрыться под телом куколки. За сутки длина личинки увеличилась до 4 мм, толщина до 2 мм. Ещё через сутки эти величины составили 8,4 мм и 2,6 мм соответственно. При этом объём брюшка хозяина уменьшился вдвое, 4-е и последующие брюшные кольца оказались почти полностью втянутыми под 3-е. К концу 3-х суток личинка паразитоида полиняла на предположительно IV возраст. Размеры тела не изменились, но ширина головы увеличилась до 0,7 мм, внешняя морфология полностью приобрела черты личинки последнего возраста. В это время отмечена гибель хозяина. По истечению 4-х суток и хозяин, и паразитоид были обнаружены мёртвыми и частично высохшими. Возможно, причиной гибели личинки наездника стало ежедневное беспокойство во время наблюдений. Но вполне очевидно, что её развитие должно было продолжаться столь же быстро и завершиться в ближайšie дни, так как в случае его затягивания, во-первых, останки куколки стали бы непригодными для питания, а во-вторых запах их разложения привлёк бы внимание взрослых ос, побудив к очистке ячейки (детальнее см. ниже). Таким образом, развитие личинки *L. argiolus* отложено до момента окукливания хозяина, после которого протекает быстрыми темпами. Следует отметить, что в промежуточных возрастах личинка данного паразитоида продолжает

проявлять сильно выраженный отрицательный фототаксис.

**Плетение кокона.** Личинки наездника переставали питаться, когда от куколки осы оставались только часть груди с ногами и голова, и немедленно приступали к плетению кокона внутри ячейки гнезда. Наблюдение процесса плетения кокона затруднительно, так как обычно он происходит под покровом кокона хозяина. Однако в нескольких случаях после удаления последнего взрослыми осами внутри ячейки обнаруживался незавершённый мягкий кокон паразитоида, сквозь переднюю стенку которого просматривалась продолжающая его плетение личинка. На следующие сутки эти коконы были завершены. В большинстве же случаев осы вскрывали ячейки уже после окончания плетения коконов летней морфы паразитоида. Интервал до этого момента с момента заражения личинок-хозяев, прослежен в двух случаях и составил 11 и 19 суток соответственно; температура воздуха в это время колебалась в пределах 27,5–29,1 °С. Строение коконов обеих сезонных морф детально описано в сообщении I [Оголь, 2021].

**Передвижение кокона весенней морфы.** Твёрдые коконы начинали двигаться в течение недели после их плетения. При этом покрытие быстро разрушалось, а собственно кокон либо выпадал из ячейки, либо высовывался из её апертуры передним концом, но застревал, опираясь широкой средней частью в остатки кокона хозяина.

Движение кокона происходило рывками, иногда с подбрасыванием в воздух, и сопровождалось громкими щелчками, следовавшими через равные интервалы с частотой 0,2–0,6 в секунду. Они происходили сериями длительностью от десятков секунд, до нескольких минут. В экспериментах яркий белый свет стимулировал начало очередной серии щелчков, а затемнение её прекращало. В общей сложности период подвижности кокона в лабораторных условиях при температуре 22–25 °С длился до 10 дней, после чего тот необратимо утрачивал способность к движению, несмотря на то, что при вскрытии обнаруживалась живая и подвижная личинка. Однако в естественных условиях коконы сохраняли остаточную подвижность намного дольше. Так, 12 из 20 коконов, собранных 26 февраля 2020 г. (то есть не менее чем через 6 месяцев с момента плетения) ответили на световую стимуляцию слабыми щелчками низкой частоты (0,03–0,1 в секунду).

**Развитие внутри кокона.** Особи весенней морфы проводили большую часть жизни (8–10 месяцев, включая зимнюю паузу) внутри твёрдых коконов на стадии зрелой предефекационной личинки (эонимфы). Извлечённая из кокона и помещённая на плоскую горизонтальную поверхность эонимфа, как правило, приобретала согнутое С-образное положение и время от времени совершала энергичные движения всем телом, однако была совершенно неспособна целенаправленно перемещаться. Её движения усиливались на ярком свете. Даль-

нейшее развитие извлечённых из коконов личинок не происходило, они погибали в течение месяца.

В неповреждённых коконах происходила дефекация личинки и переход её в стадию прониимфы, а после этого линька на куколку. Для особей весенней морфы эти события, приходились на май (иногда, предположительно, на конец апреля). Извлечённые из коконов прониимфы не линяли и погибали в течение недели. В связи с этим продолжительность данной стадии определена не была. Но, судя по относительной редкости её находок в коконах, она является короткой.

Некоторые коконы были препарированы достаточно рано, чтобы проследить все этапы окрашивания и изменения формы тела куколки, происходящие во время метаморфоза (рис. 3). В его ходе длина брюшка постепенно уменьшалась, а высота увеличивалась за счёт растяжения эпиплевр. Окрашивание покровов фартного имаго проходило в следующем порядке: 1) мандибулы и тазики передних ног; 2) головная капсула, грудь и остальные тазики; 3) брюшко; 4) остальные ротовые органы, отделы ног, антенны и крылья. Следует отметить, что на брюшке хорошо склеротизировались и ок-

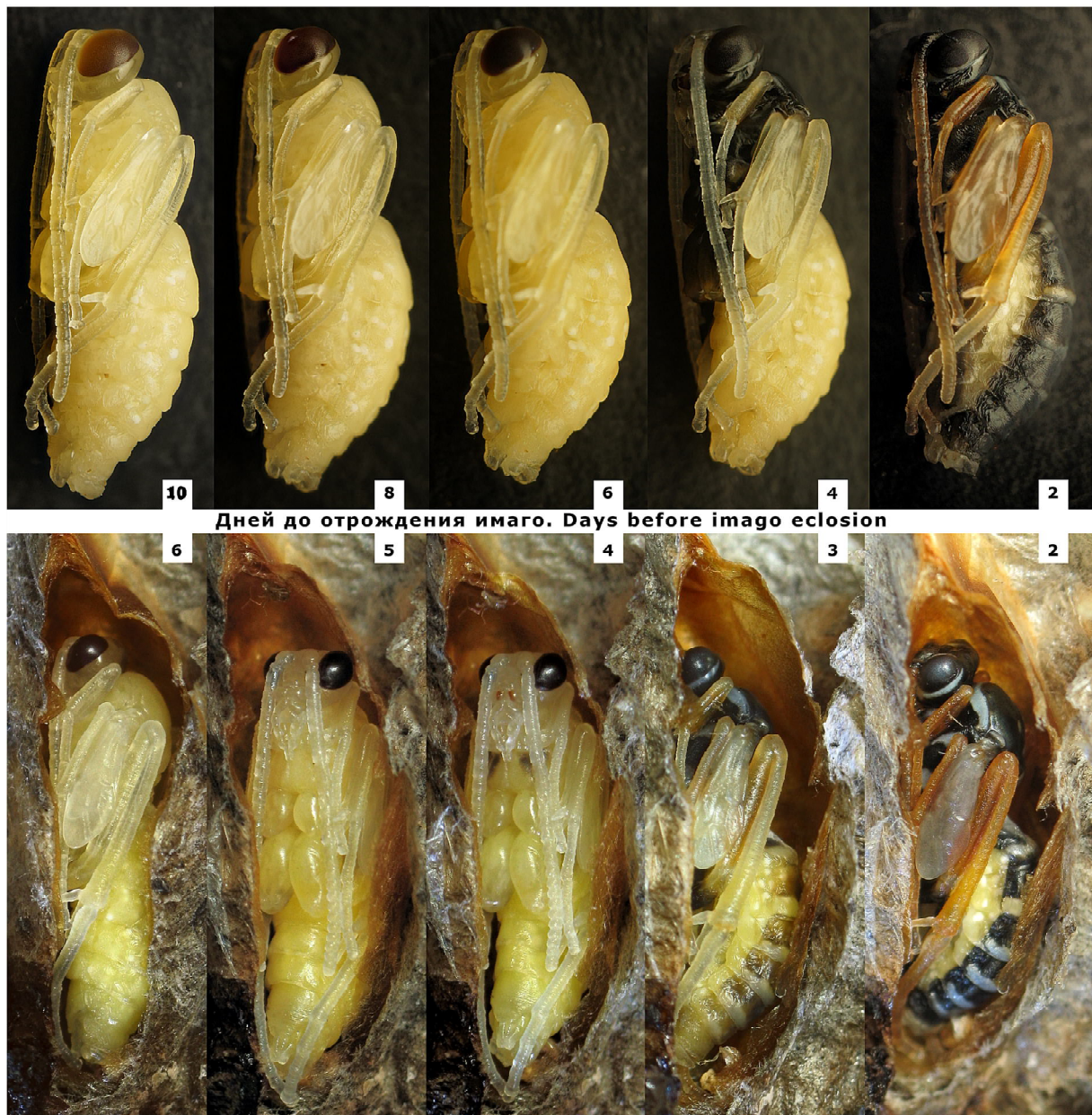


Рис. 3. Развитие двух куколок самок *L. argiolus*. Верхний ряд: куколка весенней морфы, извлечённая из твёрдого кокона при температуре 22–23 °С, нижний ряд: куколка летней морфы внутри вскрытого мягкого кокона при температуре 27,5–28,0 °С.  
Fig. 3. Development of two pupae of *L. argiolus* females. Upper row: spring morph pupa, extracted from the hard cocoon at 22–23 °С, bottom row: summer morph pupa inside dissected soft cocoon at 27.5–28.0 °С.

рашивались только медиальные зоны тергумов (медиотергиты) и латеральные зоны стернумов, остальные его поверхности оставались бесцветными и мембранозными. За сутки до выхода имаго кукольная кутикула начинала сморщиваться.

Успешная зимовка отмечена как для твёрдых коконов, оставшихся в гнёздах, так и для твёрдых коконов, выпавших из них на почву, что отличается от литературных данных, полученных в Италии, где успешно зимовали только коконы, покинувшие гнёзда [Frilli, 1965].

В лабораторных условиях при температуре воздуха 27,5–29,1 °С от вскрытия осами ячеек и обнажения мягких коконов паразитоида до выхода из них имаго проходило 9–20 суток (мода = 14, n = 10). Появление имаго летней морфы в природе происходило приблизительно через месяц после заражения гнёзда.

При хранении собранных в различные годы в августе–сентябре 22 твёрдых коконов при комнатной температуре (18–23 °С) лишь из одного из них произошел выход имаго в октябре, в прочих личинки умерли до дефекации к следующей весне. Вероятно, для их нормального развития требуется холодная стимуляция.

Из твёрдых коконов, размещённых на балконе, отмечено отрождение 3 самцов 20 и 24 мая при температуре 18–22 °С и 3 самок 28 и 30 мая при температуре 21–24 °С. В остальных 13 коконах (в

том числе во всех 7, полностью утративших подвижность к моменту сбора) отмечена гибель особей: 8 — на стадии эонимфы, 3 — на стадии пронимфы, 1 — в фазе куколки, 1 — в фазе имаго.

В гнёздах, покинутых взрослыми осами, особи *L. argiolus* в мягких коконах часто погибали в фазе личинки, куколки или имаго. Вероятной причиной является нарушение температурного режима гнезда, происходящее в отсутствие терморегуляторной деятельности имаго: приноса воды и вентиляции взмахами крыльев в наиболее жаркие часы дня. Экспериментально установлено, что верхний температурный предел выносливости особей летней морфы, развивающихся внутри мягких коконов лежит в интервале от 31 до 39 °С. Подобные температуры на исследуемой территории регулярно отмечены в июле–августе как около открыто построенных гнёзд *P. gallicus* и *P. nimpha*, так и в хорошо освещённых солнцем гнездовальных укрытиях *P. dominula* с тонкими бетонными или металлическими стенками. Открыто построенные гнёзда в отсутствие ос могут нагреваться и до более высоких температур прямыми солнечными лучами. При этом личинки весенней морфы в твёрдых коконах выжили. Однако они всегда погибали при весенних степных пожарах, даже если коконы лежали на земле.

**Выход имаго.** Покидание мягких коконов отмечено только в сумерках или темноте и протекало следующим образом (рис. 4–6). Вначале наездник

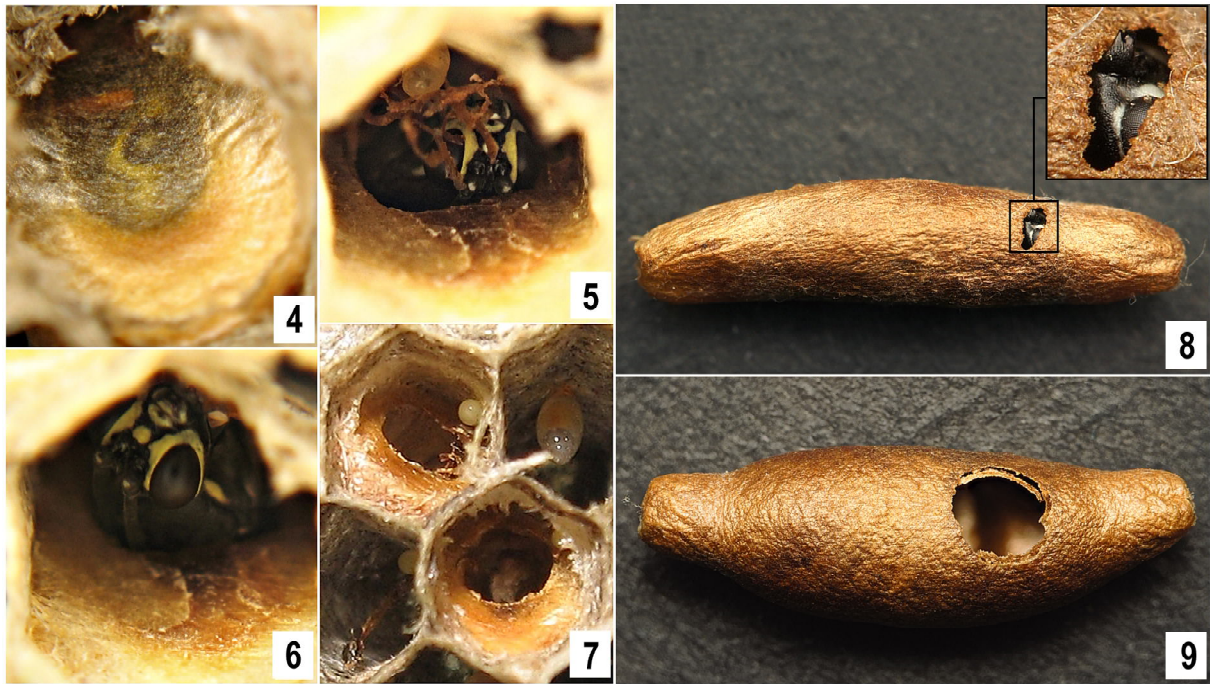


Рис. 4–9. Выход имаго *L. argiolus* из коконов. 4–6 — последовательные стадии выхода имаго летней морфы из мягкого кокона; 7 — покинутые мягкие коконы в ячейках гнезда хозяина; 8 — имаго весенней морфы прогрызает стенку твёрдого кокона; 9 — покинутый твёрдый кокон.

Figs 4–9. Emergence of *L. argiolus* adult from cocoon. 4–6—successive stages of summer morph imago emergence from soft cocoon; 7 — empty soft cocoons in the host's nest cells; 8 — imago of spring morph gnawing through the wall of the hard cocoon; 9 — empty hard cocoon.

вонзал одну из мандибул в центр передней стенки кокона и производил разрез её внутреннего слоя по расширяющейся к периферии спирали. При этом насекомое постепенно вращалось вдоль медиальной оси тела. После того, как получившееся отверстие превышало ширину головы, наездник аналогичным образом вскрывал и внешний слой. При этом он время от времени останавливался и пробовал протолкнуть голову в образовавшееся отверстие. Как только ему это удавалось, он покидал кокон и гнездо в течение нескольких секунд. В случаях, когда паразитоид не успевал вскрыть кокон до восхода солнца, его выход откладывался до следующего вечера. В течение дня в гнёздах часто наблюдали коконы, внутренний слой передней стенки которых уже был продырявлен, и в его отверстии находилась неподвижная голова имаго наездника, а полупрозрачный внешний ещё оставался целым (рис. 4).

Выход имаго из твёрдых коконов отмечен в середине дня и происходил через боковую стенку вблизи передней либо задней перегородки. Сначала наездник производил в этом месте мандибулами поперечный разрез (рис. 8), а затем, последовательно отгрызая тонкие полосы, расширял его до круглого отверстия, через которое покидал кокон (рис. 9). Разделение стенки на слои при этом не происходило. Процесс проходил медленно, с частыми остановками, и занимал от нескольких часов до суток. Отмечены несколько случаев гибели имаго, не сумевших завершить выход из твёрдого кокона.

Биономия имаго детально изучена только для летней морфы. Покинувшие гнездо наездники в течение нескольких минут производили дефекацию, а затем начинали проявлять сильный положительный фототаксис, направляясь к наиболее освещённой стенке инсектария, и вскоре приступали к приёму углеводной пищи. Следует отметить, что после дефекации метасомальные эпиплевры начинали сокращаться и по истечению суток становились практически незаметными. Таким образом, наличие хорошо видимых широких эпиплевр отличает недавно вышедших имаго.

В лабораторных условиях отмечено питание имаго *L. argiolus* обоих полов сахарным сиропом, соком из кусочков мякоти спелых яблок и абрикосов. При температуре 28–30 °C сразу по завершению первого приёма пищи, уже через несколько часов после вылета, самцы начинали преследовать самок, однако эти попытки обычно не оканчивались успехом, поскольку самки убегали. Отмечен лишь один случай успешной копуляции, которая произошла в отсутствие гнёзд ос-полистов, в инсектарии, где находились самцы 4-дневного возраста, сразу после помещения в него одной самки 3-дневного возраста, ранее содержавшейся отдельно. Копулирующая пара размещалась на крышке инсектария ногами вверх в типичной для ихневмонид позы в течение порядка 10 сек, после чего упала и разделилась. Затем два других самца предприняли несколько безуспешных попыток спаривания с той же самкой.

При температуре 28–30 °C и наличии в инсектарии гнезда с личинками хозяина самки паразитоида, независимо от факта копуляции, приступали к попыткам откладки яиц через 12–48 часов после отрождения. В качестве исключения отмечен один случай, когда это произошло уже через 5 часов.

Процесс откладки яиц самками летней морфы наездника многократно наблюдался в природе на открыто расположенных гнёздах *P. gallicus* и *P. nimpha*. Самка паразитоида садилась на растение на расстоянии 15–30 см от гнезда, головой к нему, вытягивая антенны вперёд, и неподвижно замирала в позе ожидания. Через несколько минут она начала двигаться по направлению к гнезду или перелетала ближе. Обычно на пути к гнезду самка останавливалась принимая позу ожидания несколько раз (рис. 11–12). Если реакция ос не следовала, то самка наездника взбиралась на гнездо с нижнего торца сота или со стороны стебелька. Чаще всего, в этот момент осы немедленно атаковали её с использованием мандибул. В таких случаях самка *L. argiolus* немедленно покидала гнездо путём отвесного падения на землю или ниже расположенные части растений, а затем через несколько минут повторяла попытку в том же порядке. В случаях, когда нижняя часть сота была заполнена плотным скоплением ос, самка паразитоида оставалась в позе ожидания до тех пор, пока полисты не перемещались, освобождая место для вторжения. Отлёт ос с гнезда также стимулировал активизацию и приближение наездника. Наиболее часто успешные попытки заражения происходили после заката, что согласуется с литературными данными [Rusina et al., 2008]. Вместе с тем, наблюдавшееся в некоторые дни резкое послезакатное падение температуры ниже 15 °C, препятствовало заражению, так как самки *L. argiolus* замирали в позе ожидания (вероятно, до утра), не пытаясь проникнуть в гнездо, независимо от поведения ос (рис. 10). Таким образом, в прохладные вечера наездник имеет узкое (не более 2 ч.) временное окно для заражения между снижением активности ос и критическим похолоданием. Тёплыми солнечными днями, во время активной фуражировки ос, в большинстве случаев скопления самок паразитоида около гнёзд исчезали. Вероятно, это время суток наездники использовали для питания. Исключение составляли гнёзда с очень малым количеством имаго (1–3 особи), где случаи заражения отмечены и в дневное время. Максимальное количество самок *L. argiolus*, одновременно находящихся около гнезда хозяина (*P. gallicus*), зарегистрировано 4 августа 2017 г. и составило 7 особей; обычно же их число не превышало 2–3.

Проникнув на гнездо, самка паразитоида, помимо антенн, всегда использовала яйцеклад для исследования содержимого ячеек. Ячейки с личинками IV и V возрастов подвергались наиболее тщательному многократному зондированию яйцекладом, но при этом откладка яйца непосредственно

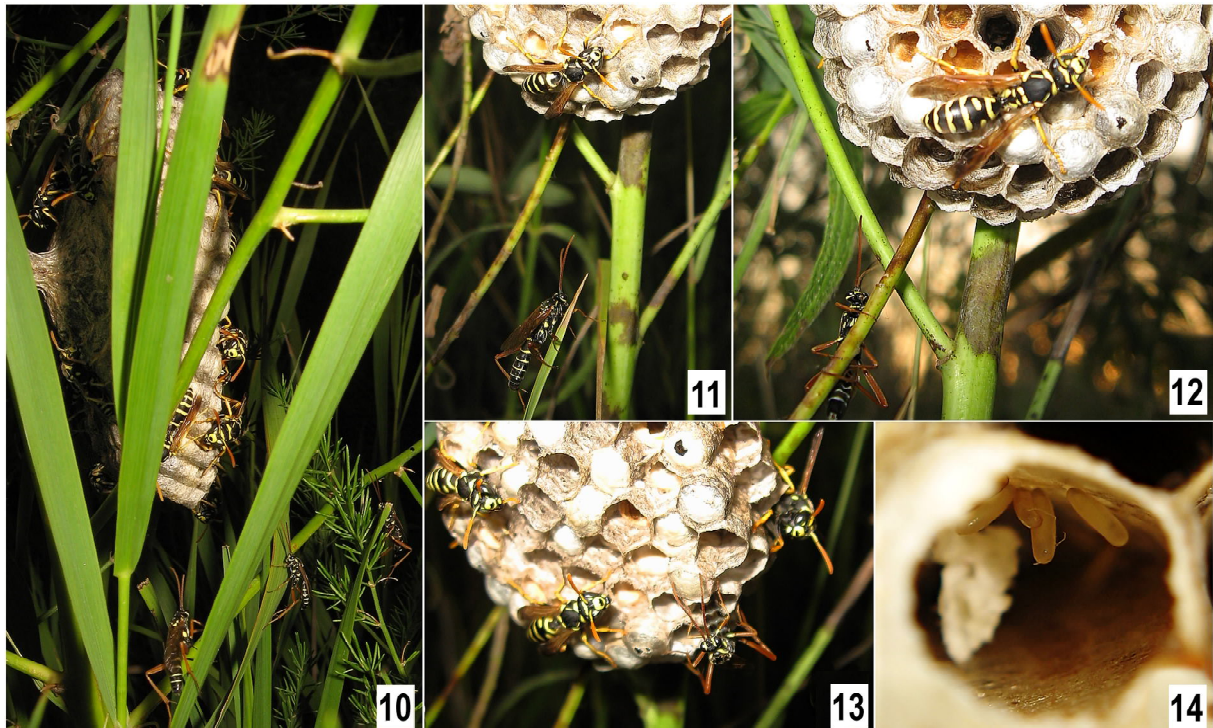


Рис. 10–14. Процесс кладки яиц самками *L. argiolus* в гнёзда *P. gallicus*. 10 — три самки в позе ожидания около гнезда хозяина; 11–13 — последовательные стадии проникновения самки в гнездо и откладки яйца; 14 — пять яиц паразитоида, отложенные в одну ячейку гнезда, уже содержащую мягкий кокон *L. argiolus*.

Figs 10–14. *L. argiolus* oviposition in *P. gallicus* nests. 10 — three females in waiting pose near the host's nest; 11–13 — successive stages of female penetration to the nest and oviposition; 14 — five parasitoid eggs laid in one of the cells in nest containing soft cocoon of *L. argiolus*.

в них отмечена лишь в двух случаях. Намного чаще (в нескольких десятках случаев) для этого выбирались соседние ячейки без личинок (рис. 13). Наибольшие скопления яиц (до 7) находились в ячейках, доступ в которые для головы осы был затруднён в связи с наличием по краям остатков вскрытых коконов ос. Это были либо ячейки, из которых недавно вышли имаго ос, либо (чаще) вскрытые осами извне ячейки с мягкими коконами *L. argiolus* (рис. 14). Таким образом, предыдущее заражение гнезда данным паразитоидом облегчало последующее. Как правило, самка наездника приклеивала яйцо к внутренней стенке ячейки, в одном случае наблюдалось его прикрепление к наружной стенке. Не отмечено ни одного случая откладки яйца непосредственно на личинку хозяина.

Самки паразитоида отказывались заражать гнёзда, давно покинутые взрослыми осами, даже если в тех оставалось несколько ослабленных голодом личинок старших возрастов, а также не реагировали на личинок, вынутых из гнезда. Все потомство самок, выведенных в лаборатории, составили самцы ( $n = 6$ ), что в совокупности с отсутствием копуляции, свидетельствует о партеногенезе по типу аренотокмии.

Поведение и продолжительность жизни имаго *L. argiolus* в инсектарии в значительной степени зависело от наличия гнезда хозяина с имагиналь-

ным населением. При его отсутствии большую часть времени наездники проводили в полной неподвижности. Продолжительность их жизни при температуре 26–29 °C составляла 2–21 суток для самцов и 10–29 суток для самок (рис. 15b). В присутствии гнезда хозяина наездники проявляли постоянную двигательную активность, а их продолжительность жизни падала до 1–9 суток для самцов и 1–12 суток для самок при температуре 28–30 °C (рис. 15a). Для сравнения приведем литературные данные: 7 дней для одного самца и 21–22 дня для двух самок без указания условий [Schmitt, 1920].

**Фенология и жизненный цикл.** Данные наблюдений некоторых фаз развития *L. argiolus* в природе на изучаемой территории в течение всего периода исследования приведены в табл. 1. Совокупные результаты лабораторных и полевых исследований позволяют с уверенностью утверждать факт существования в г. Донецке не менее трёх генераций имаго, по меньшей мере, в некоторые годы. С учётом этих данных схема жизненного цикла наездника представляется следующим образом. Перезимовавшие в твёрдых коконах личинки окукливаются весной и в мае дают начало взрослым самцам и самкам весенней морфы. После спаривания самки приступают к заражению гнёзд хозяев в мае–июне, до появления рабочих ос. Их потомство развивается в мягких коконах в имаго летней морфы, вылетаю-



ших с третьей декады июня. Самки летней морфы заражают гнёзда в большинстве случаев уже после появления на них рабочих ос. Одна часть их потомства развивается в особой весенней морфы, зимующих в твёрдых коконах, вылетающих лишь в следующем году, другая часть (даже в пределах одного гнезда) развивается в мягких коконах в особой летней морфы, вылетающих в августе–сентябре текущего года. Репродуктивные перспективы последних остаются неясными, в связи с тем, что к моменту их зрелости выращивание личинок в большинстве семей ос-полистов подходит к концу. Однако отмеченные в отдельные годы случаи задержки окончания сезона размножения *P. gallicus* и *P. nimpha* вплоть до конца октября, дают гипотетическую возможность для успешного выращивания третьего поколения личинок паразитоида.

**Реакция имаго ос-полистов на заражение гнезда паразитоидом.** Имаго всех трёх изученных видов ос-полистов, замечая на гнезде или около него имаго *L. argiolus*, практически всегда нападали, нанося удары раскрытыми мандибулами. Эти нападения крайне редко приводили к повреждениям паразитоида. Однако в условиях инсектария отмечена одна находка под гнездом мёртвой самки наездника, с перекушенными антеннами, что с большой вероятностью свидетельствует об убийстве её осой.

Случаев уничтожения осами-полистами яиц *L. argiolus* отмечено не было. Поскольку миграция личинок паразитоида I возраста приурочена к тёмному времени суток, когда осы неактивны, их взаимодействие маловероятно. После миграции личинка наездника становится полностью незаметной и недостижимой для ос. Осы-полисты продемонстрировали неспособность к дифференциации собственных заражённых личинок, которых они выращивают наравне с незаражёнными. Однако после того, как хозяин погибал и начинал разлагаться, заражённая ячейка всегда становилась предметом пристального внимания рабочих ос, если к тому моменту ещё продолжалось выращивание расплода в гнезде. Они прогрызали кокон хозяина и удаляли недоеденные останки куколки-хозяина. Как правило, к этому моменту в ячейках находились уже полностью сформированные коконы паразитоида. В двух непосредственно наблюдавшихся случаях осы успели вскрыть ячейки в момент, когда личинки паразитоида ещё продолжали питаться, и уничтожили их, скорчив собственным личинкам. В заражённых

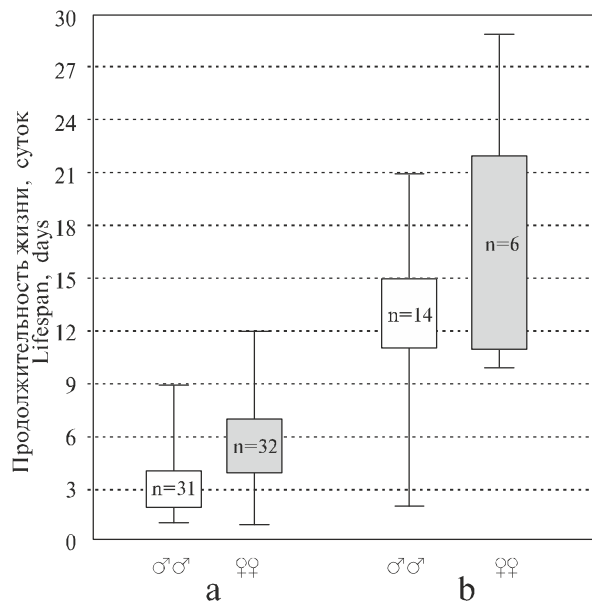


Рис. 15. Продолжительность жизни 83 имаго летней морфы *L. argiolus* условиях наличия (а) или отсутствия (б) гнезда *P. gallicus*.

Fig. 15. The lifespan of 83 *L. argiolus* adults of the summer morph under conditions of the presence (a) or absence (b) of a *P. gallicus* nest.

гнездах часто встречались уже вскрытые извне пустые ячейки, вероятно являвшиеся следствием поддобного поведения ос.

Не отмечено ни одного случая успешного уничтожения кокона наездника любого типа взрослыми осами-полистами. Часто они очищали пространство ячейки спереди мягкого кокона, после чего откладывали яйцо и начинали выращивать личинку поверх него (рис. 7). Выход имаго наездника не мешал развитию яйца или личинки осы (рис. 5). Край выходного отверстия опустевшего мягкого кокона осы обычно обгрызали, после чего их личинка часто перемещалась на дно ячейки, продолжая развитие внутри остатков кокона паразитоида. Ячейки с твёрдыми коконами *L. argiolus* не подлежали повторному использованию осами.

## Обсуждение

Жалоносные перепончатокрылые в несравненно меньшей степени утилизируются наездниками, по сравнению с рогохвостами и пилитьщиками; веро-

Таблица 1. Фенограмма *Latibulus argiolus* в г. Донецке по данным наблюдений 2008–2020 гг.

Table 1. The phenogram of *Latibulus argiolus* in Donetsk City according to investigations during 2008–2020 years

Фаза жизненного цикла	май			июнь			июль			август			сентябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Имаго весенней морфы		+	+	+	+	+									
Мягкие коконы					+	+	+	+	+	+	+	+	+		
Имаго летней морфы						+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Твёрдые коконы	+	+	+						+	+	+	+	+	+	+

ятные причины этого кроются в агрессивности этих насекомых и в защищённости их гнёзд; с ответственными осами связаны лишь 5 родов ихневмонид трибы Ciptini, включая *Latibulus* Gistel, и считается, что для всех их представителей характерно заражение хозяина в прямом контакте [Kasparyan, 2010]. Как показало исследование, *L. argiolus* имеет совершенно иной механизм заражения посредством миграции личинок по гнезду, что позволяет самкам откладывать яйца в те ячейки, где риск их уничтожения осами минимален, а также заражать хозяев, недоступных для непосредственного контакта (например, закрытых телами взрослых ос). Помимо этого данный вид демонстрирует целый ряд адаптаций, обеспечивающих преодоление защиты гнезда: — самки предпочитают проникать на гнездо в часы наименьшей активности ос, в вечерние сумерки; — самки следят за количеством и расположением ос на соте и ожидают наиболее подходящий момент для вторжения; — имаго с большой эффективностью и минимальными затратами энергии уходят от атак ос путём отвесного падения; — миграция личинок первого возраста и выход имаго тесно сопряжены с тёмным временем суток; — личинка на теле хозяина локализуется в незаметном и недоступном для взрослых ос месте; — рост личинки начинается лишь под защитой кокона хозяина; — материал и форма коконов паразитоида эффективно препятствуют их уничтожению взрослыми осами.

Не меньший интерес представляет защитное поведение ос-полистов против инвазии *L. argiolus*. К такому относятся нападение, в том числе коллективное, на приближающихся к гнезду либо уже взобравшихся на него самок наездника, а также уничтожение личинок паразитоида в промежутке между умерщвлением ими хозяина и плетением собственного кокона. Помимо этого следует отметить минимизацию ущерба от успешной инвазии путём повторного использования ячеек с мягкими коконами паразитоида. Предположение об эффективной цветовой мимикрии *L. argiolus* под ос-полистов [Fokin, 2012] не нашло подтверждения в настоящем исследовании. Пребывая в активном состоянии, заметившие имаго *L. argiolus* любого пола на гнезде или рядом с ним осы всегда атаковали их, безошибочно отличая от членов семьи. Можно предположить, что отсутствие агрессивной реакции со стороны имаго *P. nimpha* на самок наездника на гнёздах, расположенных в укрытиях [Fokin, 2012], объясняется недостатком света внутри них, не позволяющим осам увидеть паразитоида.

Примечательна относительно низкая верхняя летальная температура расплода летней морфы *L. argiolus* (менее 39 °C), не превышение которой на исследуемой территории возможно только благодаря активному охлаждению гнёзд взрослыми осами. Таким образом, данный паразитоид, помимо прочего, эксплуатирует терморегуляторную деятельность семьи хозяина и при этом находится в критической

зависимости от её благополучия. Следовательно, *L. argiolus*, являясь паразитоидом (т. е. летальным паразитом) на уровне отдельной особи хозяина, на уровне семьи хозяина выступает в качестве истинного паразита, в интересах которого недопущение гибели заражённой семьи.

Привлекает к себе внимание наличие двух вариантов зимовки наездника: в гнезде хозяина и на субстрате под ним, каждый из которых потенциально успешен. Очевидно, данное приспособление обеспечивает сохранность популяции в большом разнообразии биотопов с сильно различающимися условиями зимнего периода.

Наличие факультативного третьего поколения *L. argiolus* заставляет пересмотреть устоявшиеся представления о правильном чередовании весенней и летней морф в жизненном цикле данного вида, и ставит вопрос о механизме их дифференциации. Поскольку личинки летней и зимней морф способны одновременно развиваться в одном гнезде, очевидно, что ключевую роль здесь не могут играть внегнездовые факторы внешней среды, такие как температура воздуха и фотопериод. Для родственного вида *Sphécophaga vesparum* (Curtis, 1828) была выдвинута гипотеза о том, что дифференциация происходит ещё в фазе яйца до его откладки [Donovan, 1991]. Однако в последующих исследованиях она не нашла подтверждения, а основная роль была отведена возрасту хозяина на момент заражения [Harris, Rose, 1999]. Для *L. argiolus* подобной зависимости не отмечено. Наиболее рациональным представляется предположение о влиянии на определение морфы данного паразитоида биохимических показателей хозяина, которые могут быть связаны с его кастовой принадлежностью. Можно предположить, что принадлежность хозяина к касте самок-основательниц детерминирует развитие паразитоида весенней морфы. Поскольку расплод этой касты отсутствует во время развития первого поколения личинок паразитоида, их превращение исключительно в имаго летней морфы закономерно. Во время развития второго поколения личинок наездника в гнёздах обычно присутствует расплод как касты рабочих, так и касты будущих основательниц, а также расплод самцов. Это может объяснить наличие обеих морф *L. argiolus* в данном поколении. Гибкая структура жизненного цикла *L. argiolus* представляется адаптацией к легкому переходу между хозяевами с различной длиной периода гнездования, которая у ос-полистов имеет сильную межвидовую, географическую и даже межсемейную изменчивость.

Таким образом, наездник *L. argiolus* и три изученных вида ос-полистов являются собой интересный пример результата коэволюции в системе «паразитоид–хозяин».

## Благодарности

Автор благодарен д.с.-х.н. А.В.Фокину за обсуждение некоторых вопросов биологии *L. argiolus*, включая предос-

тавление сведений об особенностях заражения гнёзд ос-полистов, построенных в укрытиях, а также А.В.Амолину за консультативную помощь в оформлении текста статьи.

## References

- Donovan B.J. 1991. Life cycle of *Sphecophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of some vespid wasps // *New Zealand Journal of Zoology*. Vol.18. P.181–192.
- Fokin A.V. 2005. [Parasitic wasp *Latibulus argiolus* Rossi: behaviour and ecology]. Kiev: Kolobig. 80 p. [In Ukrainian].
- Fokin A.V. 2012. [The ecological substantiation of optimization integrated plant protection vegetable crops of the pests in the Forest-Steppe and Steppe zones of Ukraine] // Thesis for a degree of doctor of agricultural science on specialty 03.00.16 — ecology. Dnepropetrovsk. 40 p. [In Ukrainian].
- Frilli F. 1965. Studi sugli imenotteri icneumonidi. III. II *Latibulus argiolus* (Rossi) parassita delle larve di *Polistes* spp. // *Entomologica*. Vol.2. P.21–53.
- Harris R.J., Rose E.A.F. 1999. Factors influencing reproductive strategies of the vespid parasitoid *Sphecophaga vesparum vesparum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *New Zealand Journal of Zoology*. Vol.26. No.3. P.89–96.
- Kasparyan D.R. 1981. [27. Order Hymenoptera. Family Ichneumonidae. Introduction] // Medvedev G.S. (Ed.): *Keys to the Insects of the European Part of the USSR. T.III: Hymenoptera. Pt.3. L.: Nauka*. P.7–32. [In Russian].
- Kasparyan D.R. 2010. Parasitism on aculeates (Hymenoptera: Aculeata) as important direction in the evolution of ichneumon-flies of the tribe Cryptini (Hymenoptera: Ichneumonidae, Cryptinae) // *Proceedings of the Russian Entomological Society*. Vol.80. No.4. P.112–120. [In Russian].
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera; Ichneumonidae), a parasitoid of the Paper Wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera; Vespidae) // *Kontyu*. Vol.51. No.3. P.426–434.
- Makino S. 1989. Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp *Polistes riparius* (Hymenoptera: Vespidae) due to the parasitic wasp *Latibulus* sp. // *Researches on Population Ecology*. Vol.31. No.1. P.1–10.
- Ogol I.N. 2017. New data on the biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae: *Polistes*) // XV Congress of the Russian Entomological Society. Russia, Novosibirsk, July 31 – August 7, 2017. Materials of the Congress. Novosibirsk. P.369–371. [In Russian].
- Ogol I.N. 2021. Biology of the parasitic wasp *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae: *Polistes* Latreille). I. Morphology of pre-imaginal stages and structure of cocoons // *Eurasian Entomological Journal*. Vol.20. No.2. P.65–75. [In Russian].
- Oh S.H., An S.L., Lee J.W. 2012. Review of Korean *Latibulus* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) and a key to the world species // *The Canadian Entomologist*. Vol.144. No.4. P.509–525.
- Quicke D.L.J. 2015. *The Braconid and Ichneumonid Parasitoid Wasps: Biology, Systematics, Evolution and Ecology*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd. 595 p.
- Rusina L.Yu. 2008. Reaction of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) parasitoids on the host distribution // *Entomological Review*. Vol. 87. No.3. P.514–536. [In Russian].
- Rusina L.Yu., Gumovsky A.V., Firman L.A., Skorokhod O.V. 2008. [Influence of parasitoids *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) and *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera, Eulophidae) on the productivity of the *Polistes* wasp colony (Hymenoptera, Vespidae) in the south of Ukraine] // *Prirodnichy Almanac*. Vol.10. P.79. [In Russian].
- Schmitt C. 1920. Beiträge zur Biologie der Feldwespe (*Polistes gallicus* L.) // *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*. Bd.15. S.221–230.

Поступила в редакцию 5.2.2021