

**Биология наездника *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790)
(Hymenoptera: Ichneumonidae), паразитоида ос-полистов
(Hymenoptera: Vespidae: *Polistes* Latreille).**

I. Морфология преимагинальных фаз и строение коконов

**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

**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, Shchorsa Str. 46, Donetsk 283050.

Ключевые слова: паразитоид, яйцо, личинка, куколка, кокон, *Polistes*, *Latibulus*, Cryptini.

Key words: parasitoid, egg, larva, pupa, cocoon, *Polistes*, *Latibulus*, Cryptini.

Резюме. Исследованы морфологические особенности преимагинальных фаз и строение коконов *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790). Даны подкреплённые фотографическим материалом описания яйца, личинок первого, двух промежуточных (предположительно III и IV) и последнего возрастов, куколки, а также двух типов коконов наездника *Latibulus argiolus*. На голове зрелой личинки весенней морфы отмечен ряд специфических сильно склеротизированных областей (на темени, лбу, клипеусе, лабруме и постлабиуме), не характерных для описанных личинок других видов подсемейства Cryptinae. Их наличие, вероятно, связано с уникальным строением и подвижностью зимующих коконов представителей рода *Latibulus*. У личинок летней морфы, плетущих простые неподвижные коконы, данные области склеротизированы значительно слабее. Оба типа коконов состоят из шёлковых волокон, толщиной 1,5–6 мкм. Боковые и задняя стенки кокона летней морфы, выстилающие изнутри ячейку гнезда хозяина, состоят из одного неплотного слоя данных волокон, а его передняя стенка, граничащая с внешней средой, — из нескольких плотно сплетённых слоёв. Кокон весенней морфы состоит из покрытия, напоминающего по форме и расположению кокон летней морфы, но значительно более рыхлого, и заключённого внутри него собственно кокона, имеющего веретенообразную форму и сложное строение, который обладает подвижностью вследствие биения личинки о его стенки и способен покидать гнездо хозяина.

Abstract. Descriptions of eggs, larvae of the first, two intermediate (presumably III and IV) and last instars, pupa, and also two types of cocoons of the parasitoid wasp *Latibulus argiolus* are given, supported by photographic material. On the head of a mature larva of the spring morph, a number of specific strongly sclerotized areas (on a vertex, frons, clypeus, labrum, and postlabium) are noted, which are not characteristic for described larvae of other species of the

subfamily Cryptinae. Their presence is probably associated with the unique structure and mobility of wintering cocoons of representatives of the genus *Latibulus*. These areas are weakly sclerotized on the head of the summer morph, which produce simple motionless cocoons. Both types of cocoon consist of silk fibres (diam. 1.5–6 µm). Lateral and posterior cocoon walls of the summer morph, lining host nest cell within, consist of one leaky layer of the given fibres. The frontal wall, adjoining with external environment, consists of several densely weaved layers. The cocoon of the spring morph is similar to that of the summer morph and bears an additional friable sheath above. It is a spindle-shaped and complex structure able to leave the host's nest when the larva vibrates its walls.

Введение

Общественные осы рода *Polistes* Latreille, 1802 являются активными энтомофагами, в первую очередь, в отношении личинок бабочек и пилильщиков, что делает их перспективным объектом для применения в биометоды борьбы со многими сельскохозяйственными вредителями [Gould, Jeanne, 1984; Fokin, 2005; Rusina et al., 2011]. В связи с этим большое значение приобретает изучение их естественных врагов, в частности, паразитоидов. Важнейшим паразитоидом расплода европейских ос-полистов является наездник *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790), который может стать основным препятствием их разведению в целях защиты растений [Fokin, 2005]. Показано, что его инвазия оказывает отрицательное влияние на продуктивность осиных семей [Rusina, 2011, 2012; Rusina et al., 2011].

Личинка *L. argiolus* развивается как эктопаразитоид личинки, а позже куколки, осы-полиста [Frilli,

1965]. Литературные данные об онтогенезе и жизненном цикле наездника скудны. В полной мере описаны только внешняя морфология имаго, куколок и коконов [Frilli, 1965; Horstmann, 1987; Oh et al., 2012]. В частности, установлено, что имаго чётко дифференцированы на две сезонные морфы. Особи весенней морфы появляются из личинок, перезимовавших в так называемых твёрдых коконах. Для данного типа коконов характерна подвижность вследствие биения личинки о его стенки, которая обеспечивает выпадение кокона из ячейки гнезда хозяина и закапывание в неровности почвы. Особи летней морфы выходят из так называемых мягких коконов, прочно закреплённых в гнезде хозяина. Считается, что при смене поколений обязательно происходит чередование морф и, таким образом, вид является строго бивольтным [Fokin, 2012; Rusina et al., 2016]. Это чисто умозрительное заключение не подкреплено фактическим материалом, но прочно укоренилось в научной среде, так что даже принимается в качестве априорного допущения при построении математических моделей заражения ос-полистов данным паразитоидом (А.В. Фокин, личное сообщение).

Структура стенок коконов остаётся неизученной. В ряде публикаций мягкие коконы ошибочно трактуются как «остатки личиночной кутикулы» [Rusina, 2011, 2012; Rusina et al., 2011; Rusina, Bogutskiy, 2008].

Сведения о биологии имаго касаются, главным образом, процесса проникновения на гнездо хозяина и яйцекладки [Schmitt, 1920; Frilli, 1965; Fokin, 2012]. Также известно, что имаго являются нектарофагами [Frilli, 1965]. Их онтогенез и брачное поведение не описаны.

Описание морфологии преимагинальных фаз фрагментарно и содержится в единственной публикации [Frilli, 1965]. Помимо куколки, в ней достаточно детально рассмотрены голова и форма тела зрелой личинки. Хетотаксия туловищных сегментов не описана. Для дыхалец приведён лишь общий план строения, без описания тонкой структуры. Сравнение морфологии личинок весенней и летней морф не проводилось. Незрелые личинки не описаны. Литературные данные о взаимодействии преимагинальных фаз наездника с имаго ос-полистов отсутствуют.

Следует отметить, что ряд авторов до настоящего времени ссылается без каких-либо таксономических замечаний на описание некоторых моментов биологии *L. argiolus*, сделанных Макино [Makino, 1983], которые на самом деле относятся к другому виду этого рода, позже описанному как *Latibulus hokkaidensis* Lee et Oh, 2006 [Makino, 1989; Oh et al., 2012]. Таким образом, имеющиеся к настоящему моменту сведения о преимагинальных фазах и биологии *L. argiolus* нуждаются в существенном дополнении и уточнении.

Целью настоящей работы стало составление целостной картины биологии *L. argiolus* в условиях Донецка. Это первое сообщение в серии из двух статей, посвящённых данной проблеме, в котором рассмотрены морфология преимагинальных фаз и

строение коконов. Во втором сообщении планируется описание онтогенеза, жизненного цикла и поведения *L. argiolus*.

Материал и методика

В Донецке с 2008 по 2020 год в полевых условиях на предмет заражения данным паразитоидом было исследовано в общей сложности не менее 700 семей трёх видов ос-полистов: *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767), *Polistes dominula* (Christ, 1791), *Polistes nimpha* (Christ, 1791). Часть гнёзд (от 20 до 100 за год) в течение всего сезона развития семьи регулярно картировались, с занесением на карту содержимого каждой ячейки.

В 2016 и 2017 гг. по два заражённых гнезда *P. gallicus* вместе с семьями помещали в изолированные остеклённые контейнеры и проводили ежедневные наблюдения, в том числе поиск и рассмотрение яиц и личинок I возраста. Кормление ос производилось различными мёртвыми насекомыми, сахарным сиропом и кусочками фруктов; последние два продукта также являлись пищей и для имаго наездника. В 2019 г. в аналогичные условия было помещено одно незаражённое гнездо *P. dominula*, а позже подсажена самка *L. argiolus*, прослежен процесс заражения гнезда. Чтобы наблюдать процесс питания и развития личинки одну куколку хозяина и начавшуюся кормиться ею личинку паразитоида промежуточного возраста (предположительно III) извлекли из ячейки гнезда и поместили в соответствующий ей по внутреннему диаметру полый стебель тростника, предварительно расщеплённый и скреплённый в продольном направлении. Затем один раз в сутки проводили осмотр содержимого стебля тростника, разделяя его половинки на несколько минут.

Твёрдые коконы паразитоида собирали из гнёзд или из-под них в течение всего года. Часть из них препарировали для изучения строения и содержимого, часть оставляли в целости при комнатной температуре в ожидании выхода имаго. Для изучения микроструктуры оболочек коконов отделяли от них фрагменты лезвием безопасной бритвы и изготавливали влажные микропрепараты в среде 96 % этанола, рассматриваемые под микроскопом МБР-1. Мелкие детали наружной морфологии зрелых личинок изучали на микропрепаратах, которые готовили по следующей методике. Сухие экземпляры под стереомикроскопом МБС-1 разделяли лезвием на три фрагмента (голову, левую и правую половины туловища), которые выдерживали сутки при комнатной температуре в 10 % водном растворе КОН, промывали дистиллированной водой, отделяя остатки внутренних органов и оставляя только кутикулу, затем помещали в 70 % раствор этанола. По прошествии не менее 3 суток их рассматривали в том же растворе под микроскопом МБР-1 в проходящем свете. Часть препаратов затем полностью высушивали на нагревательном столике и заключали в канадский бальзам.

При описании морфологии дыхалец и головы личинки (за исключением антенн) использована стандартная для Ichneumonidae терминология [Short, 1952, 1959; Wahl, 1990]. Для описания антенн и выступов туловищных сегментов были заимствованы термины, обычно используемые в морфологии личинок Aculeata [Chao, Hermann, 1983; Rozen, Özbek, 2008]. Для обозначения стадий предкуколки применяли терминологию Д.Р. Каспаряна [Kasparyan, 1981]. При описании строения коконов использовали некоторые термины, предложенные для коконов ос-блестянок К.В. Кромбейном и русифицированные Е.В. Мартыновой [Krombein, 1958; Martynova, 2016].

На всех этапах жизненного цикла *L. argiolus* по возможности проводили прижизненную фотосъемку при помощи фотоаппаратов Canon PowerShot A540, Canon PowerShot A570 IS, Kodak Easyshare Max Z990, Sony Alpha NEX-3, снабженных макронасадками или макрообъективами оригинальной конструкции. Микропрепараты фотографировали камерой Sony Alpha NEX-3 в прямом фокусе штатных объективов микроскопа МБР-1. Микрофотографии головы сделаны после заключения препаратов в балзам, в то время как снимки кутикулы туловища и дыхалец — до него, в среде 70 % этанола, поскольку было экспериментально установлено, что после заключения в балзам эти структуры несколько деформируются.

Изученный материал: не менее 100 яиц; 4 личинки первого возраста; 1 личинка, прошедшая за время исследования два промежуточных возраста (предположительно третий и четвертый); 42 предефекационных личинок последнего возраста (предположительно пятого), изъятых из коконов, в том числе 3 личинки летней морфы и 39 личинок весенней морфы; 2 предкуколки (летней и весенней морфы); 6 куколок весенней морфы; 7 куколок летней морфы; не менее 1000 коконов обеих морф; не менее 500 имаго обеих морф. Изготовлено и изучено 20 постоянных и 6 временных микропрепаратов личинок последнего возраста, 8 временных микропрепаратов коконов.

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 были определены путём сравнения размеров головы с таковыми у личинок первого и последнего возрастов.

Результаты

Яйцо (рис. 1). Яйцо *L. argiolus* гименоптероидного типа, около 1 мм длиной, без каких-либо выростов. Форма его удлинённо-эллиптическая с симметричными широкозакруглёнными концами. Имеется слабая изогнутость в медиальной плоско-

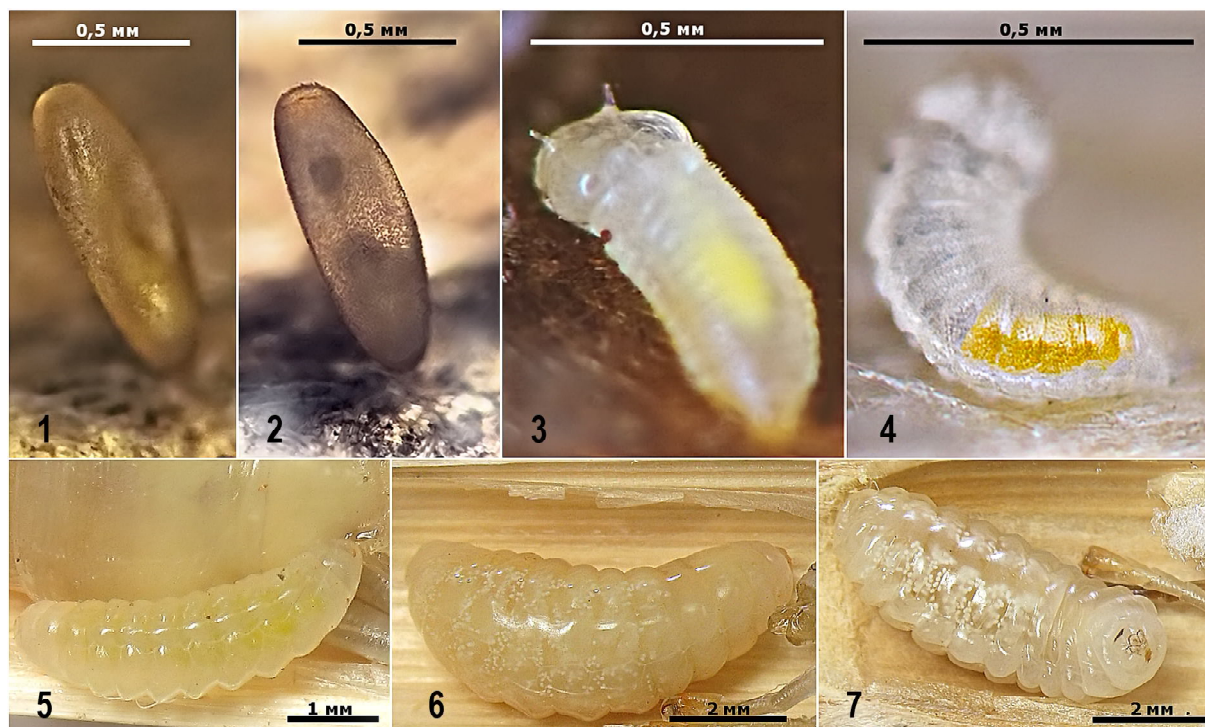


Рис. 1–7. Яйцо и незрелые личинки *L. argiolus*: 1 — яйцо; 2 — пустая скорлупа яйца после выхода личинки; 3, 4 — личинка первого возраста; 5 — личинка в начале предположительно третьего возраста; 6 — она же в конце предположительно третьего возраста; 7 — личинка в начале предположительно четвертого возраста.

Figs 1–7. Egg and immature larvae of *L. argiolus*: 1 — egg; 2 — empty egg shell after larva eclosion; 3, 4 — first instar larva; 5 — larva at the beginning of the presumably third instar; 6 — the same at the end of the presumably third instar; 7 — the same at the beginning of the presumably fourth instar.

сти (дорсальная сторона выпуклая, вентральная — вогнутая), а также слабая приплюснутость в дорсо-вентральном направлении. Хорион имеет хорошо выраженную мелкосетчатую или мелкочешуйчатую наружную скульптуру. На протяжении всего развития яйцо остаётся прикрепленным базальным концом к стенке ячейки гнезда, а апикальным свободно выдаётся в её просвет. Выход личинки осуществляется через апикальный конец яйца, участок скорлупы на котором отгибается в виде крышечки либо полностью отпадает (рис. 2).

Личинка первого возраста (рис. 3–4). Личинка гименоптероидного типа, типичная для эктопаразитовидных ихневомонид. Длина тела около 1 мм, ширина — 0,25 мм, оба параметра несколько изменяются в процессе передвижения. Тело состоит из головы и 13 слабо дифференцированных туловищных сегментов. Голова крупная, шириной 0,23 мм, умеренно склеротизированная, с гладкой верхней поверхностью. Антеннальные сосочки цилиндрические, их длина превышает диаметр антеннальных дисков и составляет более 50 мкм. Мандибулы крупные, крючкообразные, смещены на вентральную поверхность головы. Грудные и брюшные сегменты не склеротизированы, покрыты сверху и с боков большим количеством мелких (менее 10 мкм) шипиков. На их вентральной стороне имеются выступающие поперечные валики, несущие более крупные (13–15 мкм) шипы или хеты, служащие опорой при передвижении. Окраска тела белая, полупрозрачная, в задней половине просвечивает содержащийся в кишке желток ярко-жёлтого цвета. Мелкие детали морфологии остались не изученными, поскольку не удалось изготавить микропрепарат единственного извлеченного из гнезда экземпляра в связи с его хрупкостью.

Личинка предположительно третьего возраста (рис. 5–6). Длина тела в начале и конце возраста 3 и 8,4 мм, толщина — 1 и 2,6 мм соответственно, ширина головы — 0,5 мм (для личинки из гнезда *P. dominula*, личинки из гнёзд *P. gallicus*, вероятно, мельче). Форма тела напоминает таковую личинки последнего возраста, но отличается большей вытянутостью, плавным сужением сегментов груди по направлению к голове (без капюшоноподобной складки на переднегруди), меньшей выраженностью плевральных долей и дорсальных гребней. Окраска молочно-белая, однотонная, голова без пигментированных участков. Просвечивают желтоватые внутренности.

Личинка предположительно четвертого возраста (рис. 7). Размеры тела в начале возраста сохранились прежними, ширина головы увеличилась до 0,7 мм. Макроскопически внешняя морфология полностью соответствует личинке последнего возраста.

Зрелая предефекационная личинка последнего возраста (зонимфа). Телосложение робустное (рис. 8). Прижизненная длина тела 5,3–5,6 мм, ширина 3,1–3,2 мм (для личинок из гнёзд *P. gallicus*, личинки из гнёзд *P. dominula* несколько крупнее).

Окраска молочно-белая, сердце и аорта просвечивают тёмно-серым цветом. Тело состоит из головы, трёх отчетливо дифференцированных грудных и 10 брюшных сегментов. Дорсальные гребни находятся на I–VII брюшных сегментах имеют вид горбов ширококонической формы. Плевральные доли отчетливо выражены на I–VII (у некоторых экземпляров также на VIII) брюшных сегментах, средне- и заднегруди и соприкасаются с соседними, образуя сплошной сильно выступающий валик с каждой стороны тела. Дорсальные гребни и плевральные доли способны менять объём, форму и частично втягиваться в процессе движения личинки. На заднегруди и брюшке сразу над плевральными долями находятся довольно глубокие вдавления со складками по краям. На вентральной стороне каждого грудного сегмента расположены зачатки ног в виде овальных слабовыпуклых гладких бугорков. При наружном осмотре они хорошо заметны лишь у некоторых экземпляров, но всегда обнаруживаются на микропрепаратах кутикулы. На вентральной стороне плевральных долей среднегруди находятся зачатки передних крыльев в виде округлых узелков жёлтого цвета. Зачатки задних крыльев размещены на среднегруди аналогичным образом, но просматриваются намного хуже и не у всех экземпляров. Передний край переднегруди по всей его окружности образует мощную капюшоноподобную складку, в которую может наполовину втягиваться голова. Анус несколько смещён на вентральную сторону терминального сегмента, от его краёв к переднему краю сегмента проходят две параллельные борозды.

Дыхальца расположены у заднего края переднегруди и у переднего края I–VIII брюшных сегментов, при этом на I–VII брюшных сегментах они лежат над плевральными долями в центре вдавлений. Атриум широкий (50–60 мкм) и неглубокий (32–42 мкм), его стенки имеют 2–3 кольцевых бороздки. Замыкательный аппарат примыкает непосредственно к атриуму, его стенка на всём протяжении образует 6–7 равномерно распределённых по окружности лопастевидных впячиваний во внутреннее пространство. В некоторых образцах обнаружена также мелкая поперечная исчерченность наружной поверхности стенки замыкательного аппарата. Все структуры дыхальца достаточно сильно склеротизированы и хорошо выделяются на фоне окружающего участка наружной кутикулы и интимы трахей (рис. 18, 19).

Рудиментарное мезоторакальное дыхальце, отмеченное Фрилли [Frilli, 1965], не обнаружено ни в одном образце. На микропрепаратах кутикулы на средне- и заднегруди на месте отсутствующих дыхалец отмечены круглые участки, отличающиеся от окружающей поверхности полным отсутствием скульптуры, но не имеющие каких-либо особых структур.

Кутикула туловищных сегментов не склеротизирована, имеет равномерную по всей поверхности скульптуру в виде конических бугорков, высотой 6–

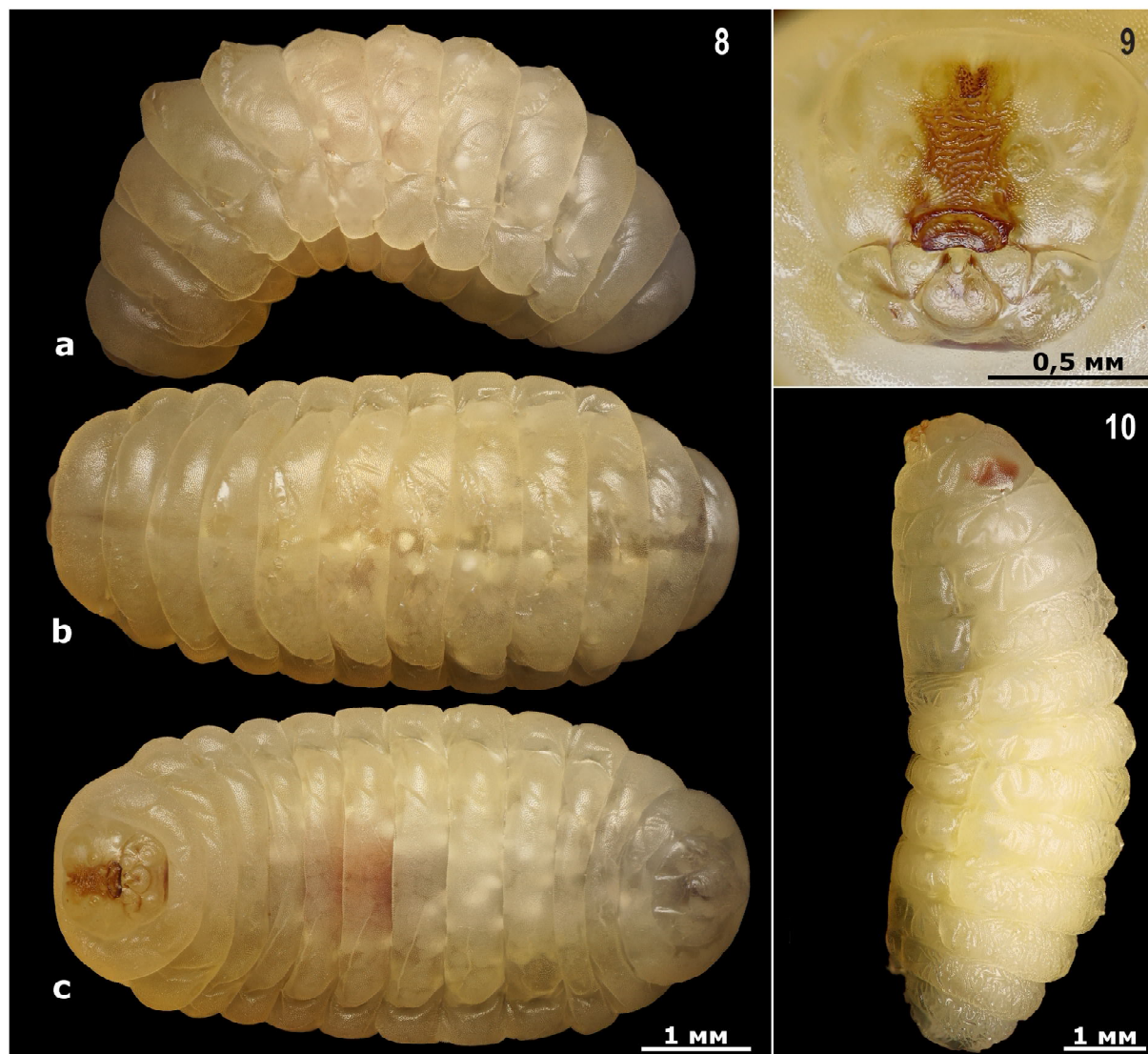


Рис. 8–10. Зрелые личинки *L. argiolus*: 8 — предефекационная личинка (эонимфа), а — вид сбоку, б — вид сверху, с — вид снизу; 9 — голова эонимфы, вид спереди; 10 — постдефекационная личинка (пронимфа), вид сбоку.

Figs 8–10. Mature larvae of *L. argiolus*: 8 — predefecation larva (eonympha), а — lateral view, б — dorsal view, с — ventral view; 9 — eonympha head, frontal view; 10 — postdefecation larva (pronympha), lateral view.

7 мкм, диаметром основания 7–8 мкм, и соединяющих их извилистых микроскопических морщинок (рис. 17). Хеты очень мелкие, высотой 16–23 мкм, чётко дифференцированы на два типа, имеющие внешнюю морфологию, характерную для трихонидных (рис. 17а) и базиконических (рис. 17д) сенсилл [Snodgrass, 1935]. Каждый сегмент несёт схожее количество хет (от 16 до 26 в зависимости от экземпляра), которые располагаются без видимого порядка либо образуют 1–2 прерывистых и неровных поперечных ряда.

Голова в поперечнике достигает 1 мм (для личинок из гнёзд *P. gallicus*), имеет план строения, типичный, для Cryptini [Short, 1959, 1970] (рис. 9, 11). Передняя поверхность головы неравномерно выпуклая: виски, щёки и части ротового аппарата выступают значительно больше, чем лоб и клипеус. Глазные

линии хорошо выражены. Антеннальные диски крупные (в диаметре 0,12–0,15 ширины головы) с сетью концентрических и радиальных морщинок и одной маленькой сенсилью, расположенной латеральнее сосочка. Антеннальные сосочки маленькие, полусферические, с крупной ямкообразной сенсилью на вершине.

Весьма заметной отличительной особенностью является широкая вертикальная сильно склеротизированная полоса, занимающая весь клипеус, лоб и часть темени. На этих участках на общем фоне выделяется сложный сетчатый сильновыпуклый рельеф, детали которого носят индивидуальный характер. У некоторых экземпляров внутри этой области, медиальнее передних тенториальных ямок, лежит пара слабо склеротизированных участков. Посередине темени всегда имеется вдавление, снизу обведённое

особо сильно склеротизированными U-образными складками. По сторонам от него на некотором расстоянии у большинства экземпляров лежит пара эллиптических, часто ассиметричных в своём расположении и сильно варьируемых по размеру участков кутикулы с повышенной склеротизацией. В одном случае на левой стороне головы отмечено разделение такого участка надвое несклеротизированной перетяжкой (рис. 11). Склеротизированная область, но уже без сетчатого рельефа, в большей

или меньшей степени простирается со лба и клипеуса на участки щёк, лежащие около антеннальных дисков.

Эпистома слабо или умеренно склеротизирована, четко дифференцирована лишь у некоторых экземпляров и в этих случаях ограничена сверху передними тенториальными ямками, не образуя арки. У других экземпляров она большей частью сливается с окружающими склеротизированными областями клипеуса и щёк. Плевростома, за исключением пе-

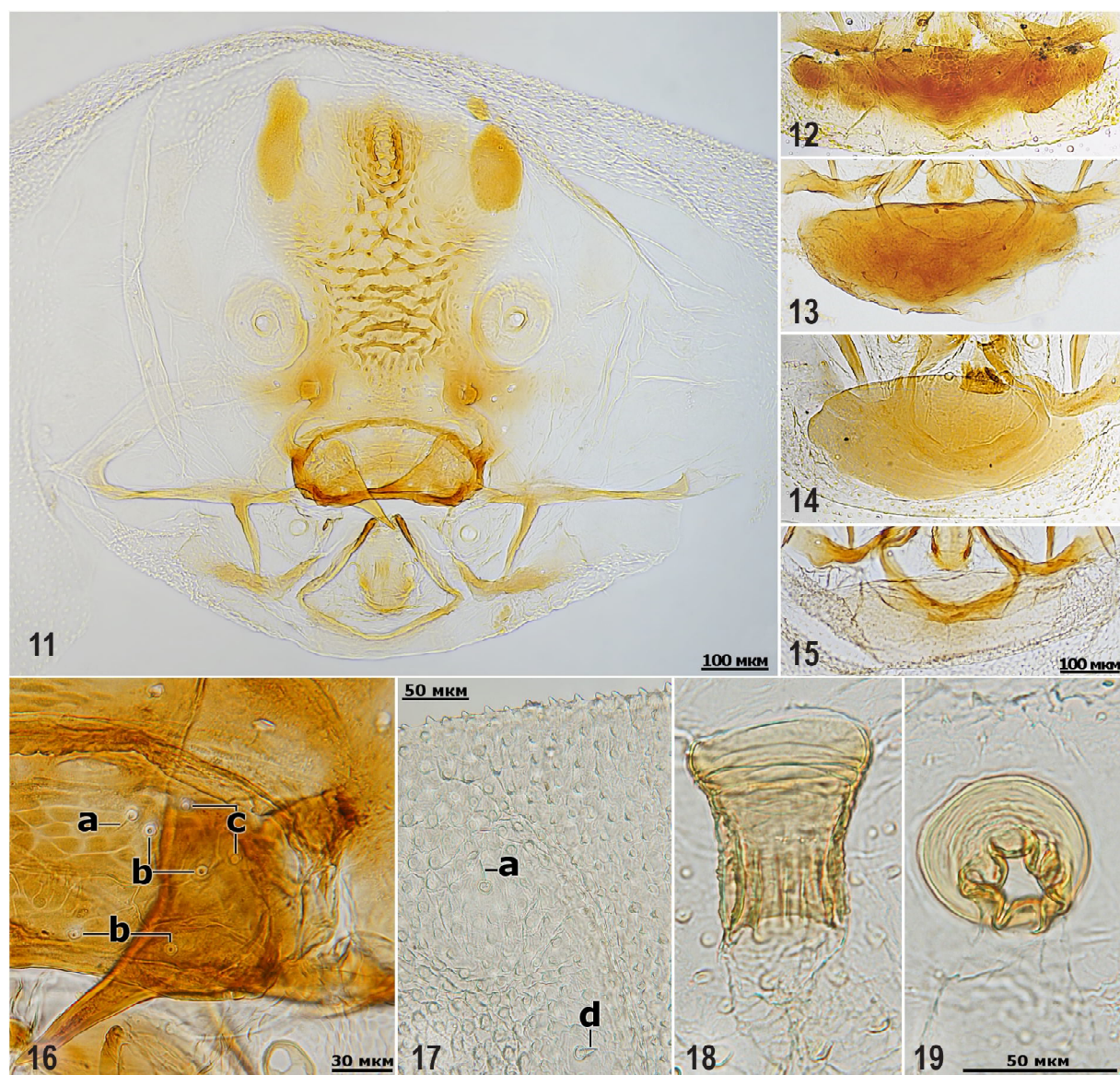


Рис. 11–19. Микропрепараты кутикулы зрелой личинки *L. argiolus*: 11 — голова личинки весенней морфы, вид спереди, задняя часть постлабиума удалена, 12–14 — различные варианты формы постментального склерита личинок весенней морфы, 15 — постментальный склерит личинки летней морфы, 16 — левая половина лабрума и мандибулы, 17 — туловищная кутикула, 18 — дыхальце, продольный вид, 19 — дыхальце, поперечный вид, а — трихоидные сенсиллы, b — сенсиллы с бугорком, c — сенсиллы без выроста, d — базиконическая сенсилла.

Figs 11–19. Micropreparations of the cuticle of the mature larva of *L. argiolus*: 11 — spring morph larva head, frontal view, posterior part of postlabium removed, 12–14 — various forms of postmental sclerite of spring morph larvae, 15 — postmental sclerite of summer morph larva, 16 — left half of labrum and mandible, 17 — body cuticle, 18 — spiracle, longitudinal view, 19 — spiracle, transverse view, a — sensilla trichodea, b — sensilla with tubercle, c — sensilla without process, d — sensillum basiconicum.

реднего и заднего плевростомальных отростков, склеротизирована слабее эпистомы и гипостомы. Мандибулы с очень широким основанием и узким лезвием без зубцов (рис. 16). Лабральный склерит сильно склеротизирован на всём протяжении (у некоторых экземпляров — сильнее всех прочих склеритов головы). Лабрум сильно или умеренно склеротизирован, покрыт сетью морщин и гребней. По всему его периметру проходит чётко дифференцированная особо сильно склеротизированная кайма.

Гипостома чётко дифференцирована по всей длине, латерально достигает края головы, умеренно склеротизирована, дугообразно изогнута (концами вниз), иногда почти прямая. Гипостомальная шпора отчётливая, прямая, слегка сужающаяся к нижнему концу, отходит от гипостомы медиальнее её середины, идёт вниз почти вертикально (при жизни личинки) и достигает стипиального склерита в его средней части. Стипиальный склерит изогнут (концами вверх), хорошо склеротизирован и дифференцирован в средней части и у медиального конца, латеральный же его конец в зависимости от особи может либо резко обрываться, не достигая гипостомы, либо, плавно теряя склеротизацию, переходить в мембранозную область максиллы. Ни одного случая, когда бы он достигал гипостомы, как это описано Фрилли [Frilli, 1965], не отмечено. Медиальный его конец заострён, соприкасается с лабиальным склеритом. Максиллярные щупики имеют вид слегка выпуклых дисков, покрытых концентрическими морщинками, с двумя крупными сенсиллами на вершине.

Лабиальный склерит подковообразный со сближенными и расширенными верхними концами, которые сильно склеротизированы; на остальном протяжении он в большинстве случаев равномерно узок и умеренно или слабо склеротизирован. Однако у некоторых экземпляров отмечен его вариант с расширенной средней частью, описанный Фрилли [Frilli, 1965]. Лабиальные щупики идентичны максиллярным. Слюноточное отверстие полулунной формы, саливарий крупный, с сильно склеротизированными передним и задним краем и слабо склеротизированной серединой. У некоторых живых экземпляров в центре прелабиума отчётливо заметно V-образное затемнение, напоминающее по форме и расположению прелабиальный склерит *Adelognathus* spp. [Short, 1959]. Однако на микропрепаратах этот склерит обнаружен не был, что согласуется с данными Фрилли [Frilli, 1965]. Соответствующая область прелабиума на препарате лежит в проекции заднего края саливария, однако известно, что последний занимает такое положение только в процессе изготовления препарата, а при жизни личинки направлен внутрь и далеко отстоит от поверхности прелабрума [Short, 1952; Wahl, 1990], следовательно, не может просматриваться через неё. Таким образом, природа отмеченного затемнения остаётся неясной.

На нижней поверхности постлабиума находится крупная (шириной 0,4–0,52 ширины головы) сильно склеротизированная пластина, необычная для личинок ихневмонид.

Для её обозначения мы принимаем рекомендацию Шорта называть любую склеротизированную область постлабиума постментальным склеритом [Short, 1952]. Форма данного склерита в исследованных образцах очень вариабельна: эллиптическая, полулунная, в виде симметричного или ассиметричного многоугольника (с 3–6 углами). Постментальный склерит живой личинки почти параллелен продольной оси головы и большей частью скрыт складкой переднегруди (рис. 8, с). На препарате он вместе с большей частью постлабиума обычно оказывается прижат сзади к прелабиуму и параллелен ему (рис. 12–15). У некоторых экземпляров на постлабиуме имеются ещё две маленьких склеротизированных области, расположенные по бокам от нижней части лабиального склерита. Иногда присутствует только одна такая область с правой (рис. 9) или с левой (рис. 11) стороны головы.

На несклеротизированных поверхностях головы чередуются участки, полностью лишённые скульптуры и участки, покрытые полусферическими бугорками, по диаметру соответствующими бугоркам туловища, но менее высокими. Их распределение и соотношение проявляют сильную индивидуальную вариабельность.

Сенсиллы головы по различным морфологическим признакам, были разделены на три типа:

а) трихоидные сенсиллы [Snodgrass, 1935] — видна граница альвеолы и волосок, поднимающийся из её центра (рис. 16а);

б) сенсиллы с бугорком — выглядят аналогично предыдущим, но вместо волоска имеется маленький бугорок (рис. 16б);

в) сенсиллы без выростов — сводная группа, объединяющая сенсиллы различной формы, у которых хорошо заметна лишь внешняя граница, окружающая равномерно контрастное пространство (рис. 16с).

Более точная классификация при используемой методике исследования оказалась невозможной. Распределение перечисленных типов сенсилл по голове приведено в табл. 1. Следует отметить, что на большинстве участков все три типа сенсилл могут заменяться друг другом, часто асимметрично. Также асимметрия нередко проявляется и в общем количестве сенсилл на левой и правой сторонах. В отличие от туловищных, сенсиллы головы значительно варьируют по размерам в зависимости от расположения. В частности, длина трихоидных сенсилл максимальна на латеральных частях максилл (14–16 мкм) и минимальна на клипеусе и лабруме (6–12 мкм).

Внешняя морфология личинок весенней и летней морф сходна, за исключением следующего отличия: у последней склеротизация лба, клипеуса и постментального склерита значительно менее выражена (рис. 15 в сравнении с рис. 12–14).

Постдефекационная личинка (пронимфа). Дефекация происходит по завершении гибернации (у весенней морфы), незадолго до линьки на куколку. Пронимфа отличается выпрямлением и удлинением

Таблица 1. Хетотаксия наружной поверхности головы зрелой личинки *L. argiolus* (сводные данные по 20 особям)
Table 1. Chaetotaxy of the outer surface of the head of the mature larva of *L. argiolus* (summary data for 20 individuals)

Участок головы	Количество сенсилл на каждой стороне головы			
	трихоидные	с бугорком	без выростов	всего
Темя	0–1	0–1	0–1	0–1
Верхнелатеральный угол лба	0–1	0–1	0	0–1
Клипеус	0–2	0–1	0–2	2–4
Щека, у медиального края антеннального диска	0–1	0–1	0–1	1
Щека, под антенной	0–3	0–2	1–2	2–4
Щека, латеральнее антенны, и висок	0–5	0–3	0	0–5
Антеннальный сосочек	0	0	1	1
Антеннальный диск, латеральнее сосочка	0	0	1	1
Лабрум	0–4	1–6	1–6	5–10
Максилла, латеральнее гипостомальной шпоры	0–1	0–1	0	1
Латеральный конец стипиального склерита	0–1	0–1	0	1
Максилла, медиальнее гипостомальной шпоры	0–2	0–2	0	2
Максиллярный щупик	0	0	2	2
Прелабиум, латеральнее слюнного отверстия	0	0	1	1
Прелабиум, около щупика	0–2	0–2	0	2–3
Лабиальный щупик	0	0	2	2
Постлабиум	1–3	0–1	0	2–3

тела, растяжением покровов, появлением неглубокой перетяжки на месте формирования стебелька брюшка, исчезновением складки на переднегруди (рис. 10). Уменьшение объема брюшка после дефекации сопровождается смещением сегментов передней части тела формирующейся куколки относительно личиночной кутикулы назад, в результате чего её заднегрудь располагается под кутикулой I абдоминаль-

ного сегмента личинки, среднегрудь — под кутикулой личиночной заднегруди, переднегрудь — под кутикулой личиночной среднегруди. Кукольная головная капсула занимает пространство личиночной кутикулы переднегруди, через дорсальную сторону которой просвечивают хорошо пигментированные сложные глаза, а кукольные ротовые органы — пространство личиночной кутикулы головы.

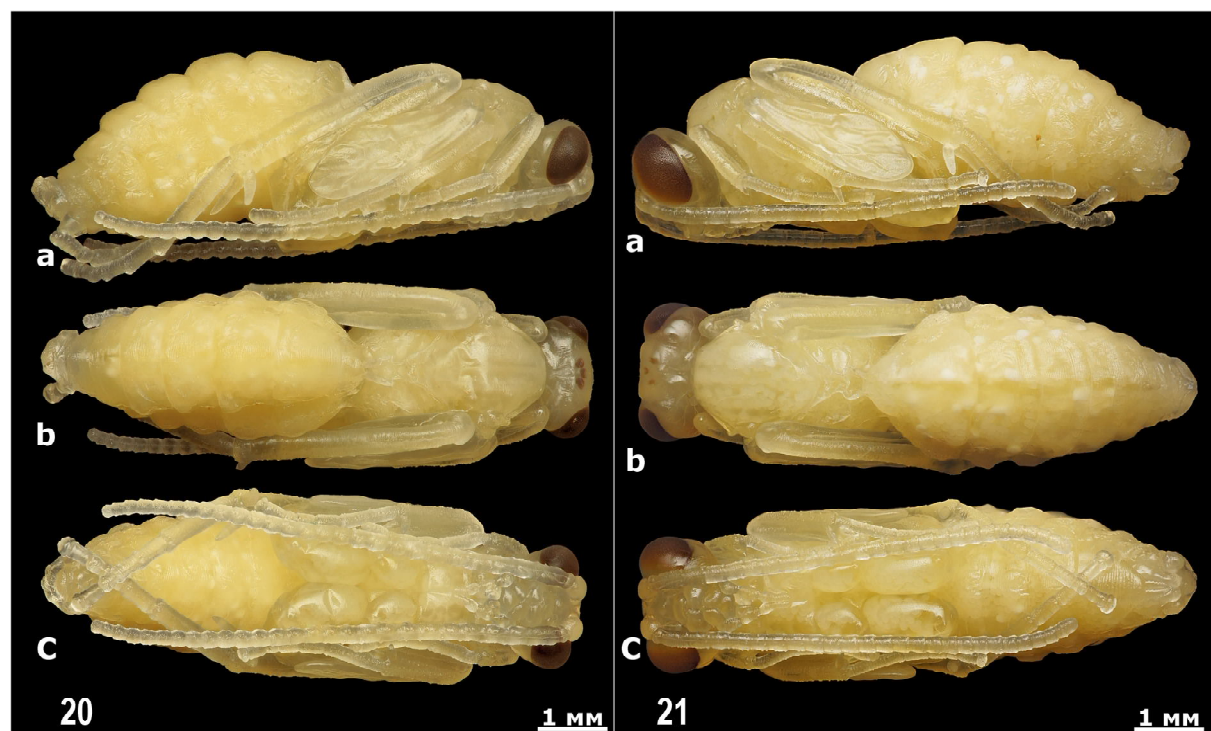


Рис. 20–21. Куколки *L. argiolus*: 20 — самец; 21 — самка; а — вид сбоку, б — вид сверху, с — вид снизу.
Figs 20–21. Pupae of *L. argiolus*: 20 — male; 21 — female; а — lateral view, б — dorsal view, с — ventral view.

Куколка (рис. 20, 21). Полученные данные о морфологии куколки *L. argiolus* полностью соответствуют детальному описанию Фрилли [Frilli, 1965] и поэтому не приводятся в настоящей работе. Не обнаружено существенных внешних отличий между куколками весенней и летней морф, за исключением различий в размерах: при одинаковом размере хозяина куколка летней морфы всегда крупнее. Половой диморфизм ярко выражен в длине антенн: у куколок самцов их вершины достигают середины 7-го — переднего края 8-го стернумов метасомы (рис. 20), у куколок самок — переднего края 5-го — 6-го стернумов метасомы (рис. 21). Следует отметить, что на рисунке куколки самки, сделанном Фрилли, они достигают лишь середины 4-го стренума [Frilli, 1965]. Также самки имеют несколько более крупные относительные размеры головы.

Кокон. В одной ячейке гнезда хозяина всегда находился лишь один кокон паразитоида. Кокон ве-

сенней и летней морф *L. argiolus* отчётливо морфологически дифференцированы, что соответствует литературным данным [Frilli, 1965]. Дифференциация полностью аналогична таковой *L. hokkaidensis* [Makino, 1983]. Кокон обоих типов сплетены из шёлковых нитей, толщиной 1,5–6 мкм, частично склеенных прозрачной бесструктурной массой.

Задняя и боковые поверхности кокона летней морфы («мягкого» по терминологии Макино, или «летнего» по терминологии Фрилли) плотно прилегают к стенкам ячейки гнезда, но не прикреплены к ней и легко отделяются (рис. 22–23). В этих местах стенка кокона однослойная, тонкая, непрочная, полупрозрачная с желтоватым оттенком. Плетение относительно рыхлое (рис. 28). Передняя стенка кокона плоская, твёрдая, прочная, имеет большую толщину и более плотную текстуру, по краям прикреплена к стенкам ячейки и отделяется от них с большим усилием; цвет её колеблется от кремового

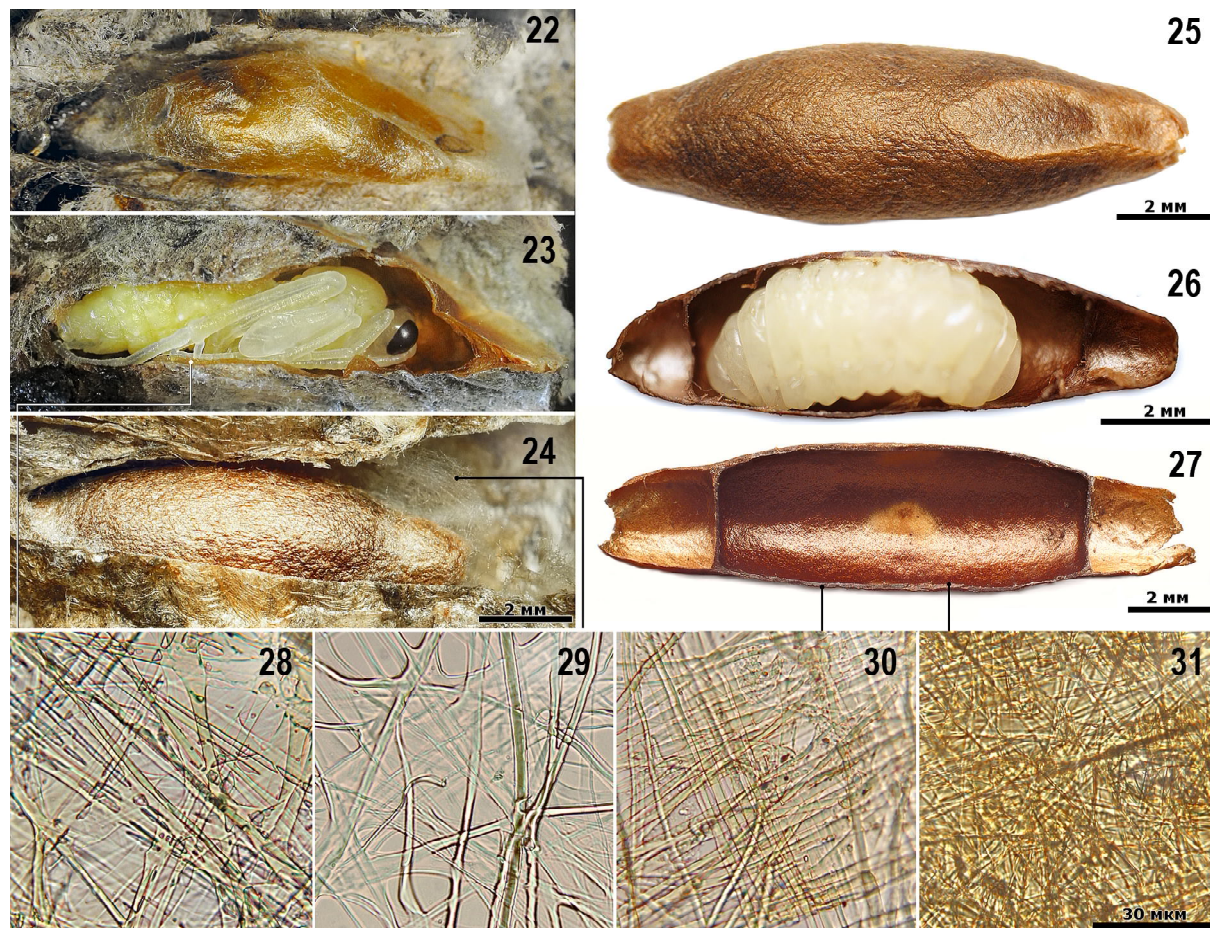


Рис. 22–31. Кокон *L. argiolus*: 22 — кокон летней морфы во вскрытой продольно ячейке гнезда хозяина; 23 — вскрытый мягкий кокон с куколкой внутри; 24 — кокон весенней морфы во вскрытой ячейке гнезда хозяина; 25 — собственно кокон весенней морфы, покинувший гнездо (твёрдый кокон); 26 — вскрытый продольно твёрдый кокон с эонимфой внутри; 27 — внутренняя поверхность твёрдого кокона; 28 — боковая стенка мягкого кокона; 29 — покрытие твёрдого кокона; 30 — внешний слой твёрдого кокона; 31 — внутренний слой твёрдого кокона.

Figs 22–31. Cocoons of *L. argiolus*: 22 — summer morph cocoon (soft cocoon) in the longitudinally dissected cell of the host's nest; 23 — dissected soft cocoon with a pupa inside; 24 — spring morph cocoon in the dissected cell of the host's nest; 25 — cocoon proper of spring morph (hard cocoon) that left the nest; 26 — longitudinally dissected hard cocoon with a eonymph inside; 27 — inner surface of hard cocoon; 28 — lateral wall of soft cocoon; 29 — sheath of hard cocoon; 30 — outer layer of hard cocoon; 31 — inner layer of hard cocoon.

до оранжевого. Наблюдения за процессом вскрытия кокона выходящим имаго наездника показали, что передняя стенка кокона двухслойна: наружный слой полупрозрачен, а внутренний непрозрачен и более толст. Передняя поверхность «мягкого» кокона сильно скошена относительно поперечного сечения ячейки, её выступающая сторона обычно достигает кокона хозяина, который имеет вид шёлкового колпачка, закрывающего лишь апертуру ячейки. В этом месте толщина стенки кокона паразитоида максимальна. Таким образом, длина боковой стенки на разных сторонах кокона существенно отличается. В гнёздах с вертикальными сотами мягкие коконы наездника чаще всего были обращены наиболее длинной стороной книзу.

Кокон весенней морфы («твёрдый» по терминологии Макино, или «зимний» по терминологии Фрилли) устроен значительно сложнее. Он состоит из покрытия и собственно кокона (рис. 24). Покрытие повторяет очертания и расположение летнего кокона, но имеет крайне рыхлое плетение, так что отдельные пучки волокон различимы даже невооружённым глазом (рис. 29). Наибольшая концентрация нитей отмечена в передней стенке, наименьшая — в боковой. Собственно кокон отделён от покрытия пустым пространством, в котором изначально подвешен на немногочисленных шёлковых нитях. Очевидно, именно он был назван Макино «твёрдым», а передняя стенка покрытия описана как «тонкий шёлковый лист» [Makino, 1983], в то время как остальные его стенки, если таковые имеются у *L. hokkaidensis*, остались им незамеченными. Фрилли в отношении *L. argiolus* также упоминает лишь переднюю стенку покрытия, называя её «диафрагмой» [Frilli, 1965].

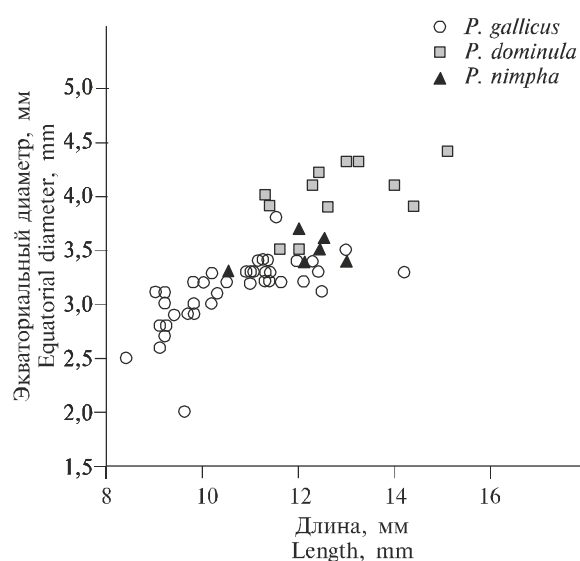


Рис. 32. Размеры 65 твёрдых коконов *L. argiolus* из гнёзд трёх видов хозяев.

Fig. 32. Size of 65 hard cocoons of *L. argiolus* from nests of three host species.

Собственно кокон имеет веретенообразную форму с выступами на переднем и заднем концах. Передний выступ прилегает к передней стенке покрытия, и в этом месте на одной его стороне иногда образуется плоский участок овальной формы (рис. 25). На полюсах кокона расположены два отверстия, ведущие в маленькие пустые камеры, отделённые плотными перегородками от большой центральной камеры, вмещающей личинку (рис. 26). Стенка собственно кокона плотная, почти непрозрачная, коричневого или желтовато-серого цвета, снаружи матовая, однотонная, изнутри глянцевая с экваториальным пояском из светлых пятен (рис. 27). Если кокон сплётён недавно, в ней хорошо различимы два слоя, разделяющиеся с небольшим усилием: тонкий наружный (рис. 30) и более толстый внутренний (рис. 31). Для последнего характерна наибольшая упорядоченность и плотность укладки волокон. Позже эти слои прочно слипаются и после зимовки разделяются с большим трудом.

Установлена зависимость размера твёрдых коконов от вида хозяина (рис. 32). Кокон из гнёзд *P. dominula* были крупнее, чем коконы из гнёзд *P. gallicus*, а коконы из гнёзд *P. nimpha* занимали промежуточное положение. При этом отмечены большие различия по толщине, чем по длине. Данная закономерность соответствует межвидовым различиям в размерах ячеек гнезда и преимагинальных фаз хозяев. Ячейки *P. gallicus* всегда уже ячеек *P. dominula*, но не уступают им по длине, в связи с чем создают условия для формирования более тонких и вытянутых коконов.

Обсуждение

Большей частью морфология зрелой личинки *L. argiolus* типична для представителей трибы Cryptini [Short, 1959], однако заслуживают внимания уникальные особенности склеротизации её головы, не встречающиеся у других известных личинок ихневмонид. Столь сильная склеротизация клипеуса, лба и темени не отмечена в других родах. У представителей трибы Tryphonini описана небольшая «слегка склеротизированная пластинка» на постлабиуме [Short, 1959], которая, очевидно, не может быть полным аналогом крупного очень хорошо развитого постментального склерита весенней морфы *L. argiolus*. Известно, что склериты головы выполняют опорную функцию при плетении кокона и особенно хорошо развиты у видов с плотными толстостенными коконами [Quicke, 2015]. В связи с этим находит объяснение большая склеротизация головы личинки *L. argiolus* весенней морфы, по сравнению с личинкой летней морфы, плетущей более простой и тонкостенный кокон. Однако, поскольку личинка весенней морфы данного вида продолжительное время совершает удары головой о стенки кокона для его передвижения [Frilli, 1965], весьма вероятно, что основная функция её специфических склеритов заключается в защите головы от повреждений при этих

ударах. Несомненно, требуется тщательное изучение и сравнительный анализ морфологии и этологии личинок других видов рода *Latibulus* для выяснения роли и эволюционных путей развития описанных структур.

Отмечены небольшие расхождения в хетотаксии головы зрелой личинки по сравнению с литературными данными [Frilli, 1965]. Так, в её словесном описании Фрилли не упомянул найденную нами во всех образцах сенсиллу, расположенную в районе латерального конца стипиального склерита, однако она просматривается на сделанных им рисунках. На тех же рисунках, изображающих головы двух разных особей, большая часть сенсилл имеет трихоидную форму, что не отмечено ни в одном из 20 исследованных нами образцов, где чаще встречались сенсиллы с бугорком и сенсиллы без выростов. Возможно, это различие носит географический характер.

Обнаружение сходных черт в строении двух типов коконов *L. argiolus* позволяет раскрыть генетические связи между ними. Поскольку личинка весенней морфы сначала плетёт покрытие, напоминающее по форме и расположению мягкий кокон, но выполненное из значительно меньшего количества материала, а лишь затем создаёт внутри него морфологически отличный собственно кокон, логично предположить, что мягкий тип является анцестральным, а твёрдый возник позднее как адаптация к неблагоприятным климатическим условиям. Следует отметить, что боковые стенки покрытия твёрдого кокона сохраняются лишь непродолжительное время после плетения, а с началом его движения быстро разрушаются, что, вероятно, объясняет отсутствие их описания предыдущими исследователями.

Литература

- Chao J.T., Hermann H.R. 1983. Spinning and external ontogenetic changes in the pupae of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) // *Insectes Sociaux*. Vol.30. No.4. P.496–507.
- Fokin A.V. 2005. [Parasitic wasp *Latibulus argiolus* Rossi: behavior 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. Dnepropetrovsk. 40 p. [In Ukrainian].
- Frilli F. 1965. Studi sugli imenotteri icneumonidi. III. Il *Latibulus argiolus* (Rossi) parassita delle larve di *Polistes* spp. // *Entomologica*. Vol.2. P.21–53.
- Gould W.P., Jeanne R.L. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests // *Environmental Entomology*. Vol.13. P.150–156.
- Horstmann K. 1987. Revision der westpaläarktischen Arten der Gattung *Latibulus* GISTEL (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen*. Vol.38. P.110–120.
- 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*. Leningrad: Nauka. T.III: Hymenoptera. Pt.3. P.7–32. [In Russian].
- Krombein K.V. 1958. Biology and taxonomy of the cuckoo-wasps of coastal North Carolina (Hymenoptera, Chrysididae) // *Transactions of the American Entomological Society*. Vol.84. No.2. P.141–168.
- 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.
- Martynova E.V. 2016. [Chrysididae (Hymenoptera, Chrysididae) of Eastern Ukraine (species, morphological and ecological features)]. Thesis for a degree of candidate of biological sciences. Kiev. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine. 249 p. [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.
- Rozen J.G., Özbek H.T. 2008. Immatures of rophitine bees, with notes on their nesting biology (Hymenoptera: Apoidea: Halictidae) // *American Museum Novitates*. No.3609. P.1–35.
- Rusina L.Yu. 2011. Productivity of *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae) colonies in different parts of its area // *Caucasian Entomological Bulletin*. Vol.7. No1. P.95–100. [In Russian].
- Rusina L.Yu. 2012. The parasitoids role in regulation of *Polistes* wasps population number (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) // *Entomological Review*. Vol.91. No.4. P.691–703. [In Russian].
- Rusina L.Yu., Bogutskiy M.P. 2008. *Polistes* wasps in Lugansk nature reserve // *Scientific works of Lugansk nature reserve*. Vol.1. P.164–177. [In Russian].
- Rusina L.Yu., Bogutskiy M.P., Rusin I. Yu., Reva A.V., Orlova E.S. 2016. Numerical response of the first generation of *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in the host populations of *Polistes nimpha* (Christ) and *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) // *Eurasian Entomological Journal*. Vol.15. Supplement 1. P.116–122. [In Russian].
- Rusina L.Yu., Skorokhod S.V., Govorun A.V. 2011. The impact of *Latibulus argiolus* (Rossy) (Hymenoptera, Ichneumonidae) parasitoids on colony productivity of *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) in the Sumy oblast of Ukraine // *Pryrodnychi Almanah. Seria: Biologichni nauki*. No.15. P.133–140. [In Russian].
- Short J.R.T. 1952. The morphology of the head of larval Hymenoptera with special reference to the head of Ichneumonoidea, including a classification of the final instar larvae of the Braconidae // *Transactions of the Royal Entomological Society of London*. Vol.103. P.27–84.
- Short J.R.T. 1959. A description and classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera) // *Proceedings of the United States National Museum*. Vol.110. P.391–511.
- Snodgrass R.E. 1935. *Principles of insect morphology*. New York: McGraw-Hill Publishing Co. 667 p.
- Schmitt C. 1920. Beiträge zur Biologie der Feldwespe (*Polistes gallicus* L.) // *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*. Bd.15. S.221–230.
- Wahl D. 1990. A review of the mature larvae of Diplazontinae, with notes on larvae of Acaenitinae and Orthocentrinae and proposal of two new subfamilies (Insecta: Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Journal of Natural History*. Vol.24. No.1. P.27–52.