

УДК 595.798: [591.51+591.56] (477.72)

© 2000 г. Л. Ю. РУСИНА

## ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ РАБОЧИХ ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA: VESPIDAE) В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ

Примитивные эусоциальные осы-полисты являются классическим объектом изучения механизмов функционирования семьи насекомых (Pardi, 1948; Reeve, 1991; West-Eberhard, 1969). Примитивность социальной структуры на эусоциальной стадии у них выражается в отсутствии достоверных морфологических отличий между кастами: самками-основательницами и рабочими, а также неполной функциональной дифференциации.

Основные изменения в поведенческом репертуаре самок-основательниц после появления дочерних особей в семье касаются постепенного прекращения фуражировочных вылетов за кормом и переключения на репродукцию и координацию жизнедеятельности семьи, использования собранной бумажной пульпы для строительства основания, а не стенок, ячеек (West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991). Межвидовые различия связаны со сроками появления в репертуаре самок-основательниц перемещения с вилянием брюшка, характером активизации первых рабочих на фуражировку (Русина, Бейко, Смирнова, 1998), а также разной степени агрессивности самки-основательницы по отношению к самым старшим или к более молодым рабочим (Формирование ..., 1999) и участием рабочих в яйцекладке (Miyano, 1983; наши данные).

Формирование системы доминантно-субординатных отношений является одним из главных механизмов регулирования поведения рабочих (Pardi, 1948; Формирование ..., 1999). Специфическим агрессивным поведением самка-основательница демонстрирует свой статус альфа-особи. Агонистические контакты чаще всего включают броски и похлопывание усиками по телу дочерней особи. Последняя принимает позу подчинения – тело прижато к субстрату, усики опущены. Такие же взаимоотношения формируются и между рабочими после предварительного ранжирования и затем периодически повторяются при встрече насекомых. Порядок включения в доминантную систему среди рабочих определяется их возрастом, а не размерами (Hughes, Strassmann, 1988). Более мелкие первые рабочие доминируют над более крупными.

Стимуляция активности рабочих осуществляется как прямыми, так и косвенными сигналами. Прямая агрессия доминантных особей заставляет фуражировать неактивных молодых рабочих, опытные рабочие отвечают преимущественно на косвенные сигналы (Reeve, Gamboa, 1983). Среди релизеров рабочего поведения указываются также стимулы, исходящие от гнезда, расплода, поведения других особей на гнезде (Jeanne, 1991).

Рабочие различаются между собой по степени фуражировочной активности. Для ряда видов полистов показано последовательное изменение функций рабочих с возрастом – возрастной полиэтизм (Jeanne, 1991; Reeve, 1991). Молодые и самые старые рабочие (внутригнездовые рабочие) вентилируют гнездо, кормят и ухаживают за личинками, защищают семью и т. д.). Внегнездовые рабочие при доставке в гнездо воды, нектара, строительного материала и животного корма проявляют разный характер манипулирования доставленным грузом (Русина, 1999а; Jeanne, 1991). Так, фуражир может использовать свой груз для строительства или кормления личинок сам. В других случаях он может отдать часть или весь груз другим членам семьи.

Рабочие, как показано в ряде исследований, проявляют склонности к выполнению тех или иных функций – полиэтизм предпочтений. Однако степень такой специализации не высока (Post, Jeanne, Erickson, 1988; Strassmann, Meyer, Matlock, 1984).

Вычленение функциональных групп у рабочих *P. fuscatus fuscatus* (F.) из Мичигана производят по характеру предпочтений рабочих к преимущественному сбору либо животного корма, либо строительного материала (Owens, 1962, цит. по Reeve, 1991). Рабочих *P. exclamans* Viereck из Техаса разделили на 2 группы по характеру их фуражировочной активности: поставщики животного корма (изредка рабочие этой группы приносят бумажную пульпу) и поставщики одной только бумажной пульпы. В особую группу вынесены не фуражирующие особи (Strassmann, Meyer, Matlock, 1984). Специализация рабочих с учетом характера манипуляций с животным кормом и предпочтением строительной деятельности известна у *P. fuscatus variatus* Cresson из Висконсина (Post, Jeanne, Erickson, 1988). У последнего вида фуражиры разделяются на 3 группы: 1) поставщики животного корма, 2) поставщики строительного материала и оставляющие себе животный корм, 3) не фуражиры. В целом, детальные исследования проведены лишь по нескольким видам полистов. Изучение семейной организации этой группы насекомых еще далеко до завершения и нуждается в дальнейших исследованиях. В данном сообщении рассматривается распределение ролей в семьях трех видов полистов Нижнего Приднепровья.

Наблюдения проводили на территории Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского государственного биосферного заповедника в июне–августе 1997 г. В Нижнем Приднепровье *P. chinensis* F. гнездится только на растениях (Русина, Гречка, 1993), *Polistes nimpha* Christ заселяет укрытия (преимущественно чердаки), *P. dominulus* Christ отмечен как в разнообразных укрытиях, так и на растениях (Гречка, Русина, 1990; Русина, 1999б). На рабочих по мере их выхода из куколок надевали цветные кольца с уникальным набором цветных колечек. Наблюдали ежедневно с 9.00 до 16.30. Общее число часов наблюдений составило 123. Регистрировали все формы поведенческих активностей 2–3 уровней интеграции. Специальными значками регистрировали вид доставленного груза конкретным фуражиром и последовательность дальнейших операций с ним. Дальнейшая обработка включала подсчет числа фуражировочных прилетов каждой рабочей за сезон. Проанализировано поведение 196 рабочих из 8 семей *P. dominulus*, 86 – из 3 семей *P. chinensis* и 28 – из 3 семей *P. nimpha*. Количество прилетов с грузом (строительный материал и животный корм) составило 1139.

На основе наблюдений мы попытались выявить наличие и особенности формирования функциональных групп рабочих у полистов. В каждой семье были выделены внутригнездовые и внегнездовые рабочие.

Внутригнездовые рабочие – это молодые 1–3-суточные насекомые и самые старые (преимущественно старше 35 суток).

Среди внегнездовых рабочих в семьях выделяются по несколько особей, демонстрирующих предпочтение в выполнении тех или иных форм деятельности. Эти рабочие формируют полиэтическую группу. У рабочих *P. dominulus* при гнездовании на растениях преобладают поставщики животного корма, которые могли также доставлять строительный материал, наиболее часто в 2–14-суточном возрасте (табл.). Эта функциональная группа составляет 72–87% особей. В каждой семье можно, кроме того, выделить 1–2 рабочие, которые наиболее активно строили. При доставке животного корма эти рабочие преимущественно сами использовали весь комок корма. Так, в семье № 29 К-рабочая принесла 30% всех строительных грузов (первая рабочая вышла из куколки 11.06, дата выхода К-рабочей – 7.07). Она оставила себе 56% животных грузов, доставленных ею в гнездо, поделилась с другими рабочими 11% животных грузов, остальной груз отдала полностью членам семьи. Сходная картина отмечена в семье № 30: у Б-рабочей (17.07) и К-рабочей (21.07) 40 и 27% грузов приходилось на строительный материал. Первая рабочая оставила себе 67%, а вторая – 68% грузов с животным кормом.

Таблица. Количество особей (в %) функциональных групп у ос-полистов

Вид	Место гнездования	Поставщики преимущественно животного корма	Поставщики преимущественно строительного материала	Строящие и удерживающие животный корм	Приносящие в равной степени животный корм и строительный материал	Редко фуражируют или не фуражируют	Число фуражиров	Число доставленных грузов
<i>P. dominulus</i>	укрытия	58,77±5,96	10,40± 1,07	—	12,60±4,37	18,23± 8,57	9–24	270
	растения	77,43±3,63	—	6,06±1,43	—	19,64± 2,93	23–46	536
<i>P. nimpha</i>	укрытия	45,83±4,17	30,57±10,01	—	4,17±4,17	19,43±10,01	8–12	106
<i>P. chinensis</i>	растения	32,93±1,57	33,03± 9,49	—	15,73±2,09	18,30± 7,20	25–26	227

Наиболее активные особи в каждой семье составляли 25–50% от общего числа рабочих. Остальные рабочие фуражировали менее интенсивно, для части рабочих (10–28%) фуражировочная деятельность не отмечалась вообще.

В 4 семьях *P. dominulus*, населяющих укрытия, были выделены: 1) поставщики преимущественно животного корма; 2) поставщики преимущественно строительного материала; 3) приносящие в более-менее равной степени животный корм и строительные материалы; 4) не фуражирующие или летающие на фуражировку крайне редко. По численности преобладали поставщики преимущественно животного корма – 56–67% (от 6 до 15 рабочих). 1–2 рабочих в семье чаще всего приносили строительный материал, а не животный корм. Взаимосвязи между предпочтением сбора строительного материала и удерживанием животного корма не выявлено. Часть фуражиров (от 1 до 5) приблизительно в равной степени фуражировали как за животным кормом, так и за строительным материалом. 2–6 особи или 8,8–37% не приносили грузов. Активные рабочие в семье составили 25–50%.

В семьях *P. nimpha* «поставщики преимущественно животного корма» составили 37–50% фуражиров. Возросла доля поставщиков строительного материала – 25–50%. В семье № 9-б ФБ-рабочая из группы «преимущественно строящие» была самой агрессивной среди рабочих и летала в течение 2 недель только за строительным материалом. (Она вышла из куколки на 3 дня позже первой рабочей (24.06) и была 4 дочерней особью). Ее агрессивность по числу доминантных контактов с рабочими была выше, чем у самки-основательницы. В 1998 г. сходные данные получены О. Мысник для семьи № 6-а. Б-самка появилась на 5 сутки после начала выхода рабочих, была третьей рабочей. Она отличалась высокой активностью в доминантных контактах с рабочими, однако, чуть меньшей, чем самка-основательница. Неактивные и мало активные фуражиры у *P. nimpha* составили от 0 до 25%.

У *P. chinensis* на растениях выявлены сходные типы функциональных групп. Поставщики преимущественно животного корма составили от 20 до 33%, поставщики преимущественно

строительного материала – от 22 до 52%. Однако среди рабочих, отнесенных к полиэтической группе «преимущественно строящие», агрессивных особей не наблюдали. Отмечены некоторые внутривидовые особенности в поведенческой организации семьи: 1) самки-основательницы у этого вида чаще по сравнению с двумя другими видами отнимали у прилетающих рабочих строительный материал; 2) некоторые рабочие проявляли высокий интерес к яйцекладке самки-основательницы. Мы неоднократно наблюдали как при откладке яйца основательницей рабочие к ней приближались и тянули ее за концы крыльев (потому, по-видимому, крылья у многих самок-основательниц надорваны). Кроме того, рабочие старались заглянуть в ячейку с недавно отложенным ею яйцом. В ряде случаев яйца съедались.

Картина последовательности появления в сезоне рабочих, принадлежащих к определенной полиэтической группе, оказалась сходной для разных видов. Рабочие, которые выходили из куколок в первые две недели, преимущественно летали за животным кормом. Рабочие, отнесенные к группе преимущественно строящие, появлялись позже в сезоне (на 3 и 4 неделе).

Таким образом, у полистов Нижнего Приднепровья каждая семья характеризуется наличием рабочих, демонстрирующих предпочтение к выполнению фуражировочных функций. Доля поставщиков преимущественно животного корма наибольшая.

При сравнении относительного состава разных полиэтических групп в семьях *P. dominulus* в различных местах гнездования оказывается, что в укрытиях, по сравнению с гнездованием на растениях, больше рабочих принадлежат к группе «поставщики преимущественно строительного материала». В гнездах на растениях у «преимущественно строящих» выявлена тенденция к удерживанию животного груза. Сходный способ распределения функций наблюдается у *P. fuscatus variatus* (Post, Jeanne, Erickson, 1988). Интересно, что похожими у этих двух видов оказались и соотношения форм прямых контактов в семье. Так, миролюбивые контакты составили 65,6% как у *P. dominulus*, так и у *P. fuscatus* (для последнего вида расчеты проведены нами по данным указанной выше статьи). Вместе с тем, функциональное распределение рабочих у *P. dominulus* на растениях в 1998 г. было несколько другим (Л. Тур, личное сообщение). Состав и характер функциональных групп больше соответствовал *P. fuscatus fuscatus*, т. е. «строящие и удерживающие животный корм» рабочие не отмечались. Миролюбивые контакты наблюдались чаще (Формирование ..., 1999), и выше была продуктивность семей (Русина, Ниточко, in litt.).

У *P. nimpha*, на наш взгляд, наблюдается специализация несколько иного рода, чем у указанных видов. Доминантные рабочие редко фуражируют за животным кормом. Доминантные рабочие так же, как и самка-основательница, прямой агрессией стимулируют активность молодых рабочих, а не старших, в отличие от *P. dominulus* (Формирование ..., 1999). Возможно, такой тип распределения рабочих и их функциональной специализации близок *P. exclamans*, но сведения о характере доминантной иерархии у последнего вида в литературе отсутствуют.

Наблюдаемый у *P. chinensis* способ функционального предпочтения особей к фуражировочной деятельности известен у *P. fuscatus fuscatus* из Мичигана (Owen, 1962, цит. по Reeve, 1991). Большая доля «поставщиков преимущественно строительного материала» у *P. chinensis* и *P. nimpha* может отражать репродуктивную конкуренцию самки-основательницы и рабочих.

Как мы видим, в целом у полистов функциональная специализация рабочих выражена незначительно. По-видимому, схема организации семьи полистов такая же, как и у других общественных насекомых с одиночным характером фуражировки (Богатырева, 1987). Первоначально происходит становление иерархической структуры взаимоотношений особей, далее в зависимости от специфики мест обитания (плотности), внутривидовых особенностей, репродуктивной конкуренции самки-основательницы и рабочих, индивидуальной активности самки-основательницы распределяются функции в семье. Сравнение структуры семьи и специфики полиэтических групп у разных видов полистов позволяет выделить такие типы организации семьи: тип «*exclamans*», тип «*fuscatus variatus*», тип «*fuscatus fuscatus*» тип «*nimpha*». Несомненно, что остается еще много вопросов, требующих детального изучения. Однако в целом, полученные результаты показывают, что оптимальное обеспечение жизнедеятельности семьи осуществляется в результате специализации рабочих и появления функциональных групп, которые формируются на основе предрасположенности рабочих определенных возрастов к выполнению определенного круга функций.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богатырева О. А. Иерархия и полиэтизм в семье муравьев: две независимые сферы взаимоотношений рабочих при одиночном типе фуражировки // Муравьи и защита леса. – Новосибирск, 1987. – С. 166–170.
- Гречка Е. О., Русина Л. Ю. Сравнительное изучение экологии и поведения ос-полистов в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. – Л., 1990. – С. 63–68.
- Русина Л. Ю. Манипулирование с доставленным грузом у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) // Вестн. зоологии. – 1999а. – Т. 33, № 1. – С. 105–108.
- Русина Л. Ю. О гнездовании ос-полистов в Черноморском заповеднике // Пробл. сохран. и восстан. степных экосистем: Материалы межрегиональных науч. чтений. – Оренбург, 1999б. – С. 118–119.
- Русина Л., Бейко А., Смирнова М. Поведение самок-основательниц у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике // Роль охороняемых природных территорий у збереженні біорізноманіття. – Київ, 1998. – С. 234–235.
- Русина Л. Ю., Гречка Е. О. Жизненный цикл оси *Polistes chinensis* в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. – СПб, 1993. – С. 157–167.

- Формирование социальной структуры в семьях ос-полжестов (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Русина, О. Мыслик, М. Смирнова, Л. Тур // Фальцефейновські читання: Зб. наук. пр. – Херсон, 1999. – С. 134–138.
- Hughes C. R., Strassmann J. E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasps, *Polistes instabilis* // Behaviour. – 1988. – Vol. 107. – P. 1–15.
- Jeanne R. L. Polyethism // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell Univ. Press, 1991. – P. 389–425.
- Miyano S. Number of offspring and seasonal changes of their body weight in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Perez (Hymenoptera: Vespidae), with reference to male production by workers // Res. Popul. Ecol. – 1983. – Vol. 25. – P. 198–209.
- Pardi L. Dominance order in *Polistes* wasps // Physiol. Zool. – 1948. – Vol. 21. – P. 1–13.
- Post D. S., Jeanne R. L., Erickson E. H. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus* // Interindividual behavioral variability in social insects / R. L. Jeanne (ed.). – CO: Westview Boulder, 1988. – P. 283–321.
- Reeve H. K. *Polistes* // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell Univ. Press, 1991. – P. 99–148.
- Reeve H. K., Gamboa G. J. Colony activity integration in primitively eusocial wasp: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1983. – Vol. 13. – P. 63–74.
- Strassmann J. E., Meyer D. C., Matlock R. L. Behavioral castes in the social wasps, *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae) // Sociobiology. – 1984. – Vol. 8. – P. 211–224.
- West-Eberhard M. J. The social biology of polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. – Michigan, 1969. – P. 1–140.
- Херсонский государственный педагогический университет

УДК 595.792:591.69:595.731

© 2000 г. В. Н. ФУРСОВ

## ОБЗОР ХАЛЬЦИДОИДНЫХ НАЕЗДНИКОВ (HYMENOPTERA: CHALCIDOIDEA) – ПАЗАРИТОВ ТРИПСОВ (THYSANOPTERA)

Паразиты трипсов известны среди 4 семейств хальцидоидных наездников: Eulophidae, Eucharitidae, Trichogrammatidae и Mymaridae. В настоящее время известно 27 видов паразитов личинок трипсов, заражающих более 70 видов (Loomans, Murai, Greene, 1997). Эктопаразиты трипсов отмечены в родах *Psilogaster* и *Orasema*, относящихся к семейству Eucharitidae (Johnson, 1988).

Паразиты из семейства Eulophidae являются одиночными эндопаразитами трипсов и заражают личинок, а также иногда предкуколок и куколок. Они относятся к 6 родам: *Thripastichus* (1 вид), *Pediobius* (1 вид), *Ceraninus* (15 видов), *Goetheana* (2 вида), *Thripobius* (2 вида) и *Entedonastichus* (6 видов).

Виды рода *Ceraninus* имеют различное распространение: космополитное (*C. menes*), палеарктическое (*C. lepidotus*, *C. pacivius*, *C. planitians*), неарктическое (*C. americanus*, *C. loomansi*, *C. russelli*, *C. nubilipennis*), неотропическое (*C. nigrifemora*), ориентальное (*C. bicoloratus*, *C. femoratus*, *C. javae*, *C. maculatus*, *C. victus*), австрало-азиатское (*C. margiscutum*). Вид *C. menes* был интродуцирован из Японии в США (Гавайи) для борьбы с табачным трипсом *Thrips tabaci* (McMurtry, Johnson, Newberger, 1991).

Виды рода *Thripobius* также имеют широкое распространение: *T. hirticornis* – в Африке (Гана, Танзания, Уганда, Зимбабве, Кения), *T. semiluteus* – Африка (Сан-Томе, ЮАР), Азия (Индия, Япония), Австралия, Ю. Америка (Бразилия). Вид *T. semiluteus* был интродуцирован из Австралии в Бразилию в США (Калифорнию) (McMurtry, Johnson, Newberger, 1991), а также на Гавайи и в Израиль (Loomans, Murai, Greene, 1997).

Вид *Goetheana shakespearei* – широко распространенный вид в субтропиках и известен из Австралии, Африки (Гана, ЮАР, Бенин), Индонезии, Индии, Японии, Центр. Америки (Багамские о-ва, Гваделупе), интродуцирован из Ганы на Карибские о-ва (Тринидад, Ямайка, Пуэрто-Рико) и в США (Гавайи, Калифорния, Флорида). Этот вид обнаружен также в Европе (Испания, Болгария). Другой вид, *G. incerta*, известен только из Африки (ЮАР) как паразит *Scirtothrips aurantii*.

Виды рода *Entedonastichus* отмечены в ряде регионов: Палеарктике (*E. albicoxus*, *E. gaussi*, *E. carbonarius*), Неарктике (*E. kaulbarsi*), Австрало-азиатском регионе (*E. dei*, *E. mirus*, *E. carbonarius*). Три вида рода *Entedonastichus* известны из Европы: *E. albicoxus* из Венгрии, *E. gaussi* из Украины и Германии, *E. carbonarius* из Венгрии и Ю. Словакии. Один короткокрылый вид, *E. kaulbarsi*, известен из Канады и США (Флорида).

Вид *Thripastichus gentilei* имеет космополитное распространение и был обнаружен в США (Флорида), Центр. Америке (Карибские о-ва), Ю. Америке (Бразилия) и Индии.

Вид *Pediobius thysanopterous* был обнаружен в Средиземноморском регионе (Израиль и Египет) (Burks, 1971).

Паразиты личинок трипсов имеют широкий спектр хозяев. Например, *C. menes* заражает более 20 видов из подсемейства Thripinae и Panchaetothripinae (*Frankliniella*, *Thrips*, *Megathrips*, *Limothrips*, *Kakothrips*, *Zaniothrips*, *Retithrips*, *Ramaswamiella*, *Craspedothrips*, *Taeniothrips* и *Rhipiphorothers*) как с