

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *CHRYSURA LAEVIGATA* (ABEILLE, 1879) (HYMENOPTERA, CHRYSIDIDAE) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ ВОСТОЧНОЙ УКРАИНЫ

К.В. Мартынова

Донецкий Национальный Университет

E-mail: martynov_av@ukr.net

Представлены результаты использования метода искусственных гнезд-ловушек на территории заповедника “Каменные могилы” в 2008–2010 гг. Для осы-блестянки *Chrysura laevigata* впервые установлены хозяин и исходное соотношение полов; оценена роль хризидиды в регуляции численности пчелы-хозяина *Osmia coerulescens*, проанализированы закономерности заселения гнезд хозяина и биотопическая приуроченность в пределах заповедника; приведено описание коконов *Ch. laevigata* и *O. coerulescens*, обсуждены аспекты взаимодействия видов на преимагинальных стадиях.

Ключевые слова: осы-блестянки, *Chrysura laevigata*, *Osmia coerulescens*, гнездо, кокон, заповедник “Каменные Могилы”.

Особливості біології *Chrysura laevigata* (Abeille, 1879) (Hymenoptera, Chrysididae) у степовій зоні Східної України

К.В. Мартынова

Представлено результати використання методу штучних гнізд-пасток на території заповідника “Кам’яні могили” у 2008–2010 рр. Для хризідиди *Chrysura laevigata* вперше встановлено хазяїна та первинне співвідношення статей; визначено роль хризідиди у регуляції чисельності бджоли-хазяїна *Osmia coerulescens*, проаналізовано закономірності заселення гнізд хазяїна та біотопічна приуроченість в межах заповідника; наведено опис коконів *Ch. laevigata* та *O. coerulescens*, обговорені аспекти взаємодії видів на передімагінальних стадіях.

Ключові слова: хризідиди, *Chrysura laevigata*, *Osmia coerulescens*, гніздо, кокон, заповідник “Кам’яні Могили”.

The biological features of *Chrysura laevigata* (Abeille, 1879) (Hymenoptera, Chrysididae) at the steppe zone of Eastern Ukraine

K.V. Martynova

The results of using the method of artificial trap-nests on the territory of reserve “Kam’yani mohyly” (department of Ukrainian Steppe Reserve) in 2008–2010 are presented. For the first time the chrysidid wasp *Chrysura laevigata* was shown to be the host of megachilid bee *Osmia coerulescens* and the sex ratio of the former was shown to be 2:1 (133♀: 66♂). The role of *Ch. laevigata* in the regulation of host’s abundance is detected – it is the main enemy of *O. coerulescens*. The regularity of occupation of the host nests and the biotopical preference within the reserve are also discussed: the highest abundance of the bee and its enemy is registered at the mesophytic biotops, where the chrysidid wasps invade approximately the half of host nests. Both *Ch. laevigata* and *O. coerulescens* were shown to overwinter as imagoes (enclosed in their cocoons). One more enemy, the inquiline *Sapyga quinquepunctata* L. (Sapygidae), was revealed in the nests of *O. coerulescens* – occupied 10% of host nests, and the half of them it shared with *Ch. laevigata*. The both

enemies had been developing successfully, while following different strategies: the inquiline *S. quinquepunctata* fed on pollen mass, the methaparasite *Ch. laevigata*, obviously, ate the last instar larva/prepupae of host bee. The main reason to state the latter is the fact that all cocoons of chrysidid wasp were found within the cocoons of the host bee (the «hidden cocoons»). The investigation on cocoons structure gave also the opportunity to reveal some aspects of interaction between *Ch. laevigata* and *O. coerulescens* at the preimaginal stages.

Key words: chrysidid wasps, *Chrysura laevigata*, *Osmia coerulescens*, nest, cocoon, reserve “Кам’яни Могили”.

Введение

Хризидиды или осы-блестянки (Chrysididae) – обширное космополитическое семейство перепончатокрылых, насчитывающее в мировой фауне более 3000 видов (Kimsey, Bohart, 1991). Представители семейства развиваются за счет преимагинальных стадий ряда насекомых – палочников, чешуекрылых и многих перепончатокрылых (пилильщиков, ос и пчел). Некоторые виды питаются не только яйцами, личинками и куколками хозяев, но и провизией запасенной для них (в частности пауками, трипсами, тараканами и др.). Л. Кимсей и Р. Бохарт (Kimsey, Bohart, 1991) считают всех известных хризидид паразитами, которые в свою очередь могут быть разделены на паразитоидов и клептопаразитов. В русскоязычной литературе вместо термина «клептопаразит» часто используется «инквилин». С.И. Малышев (1966) и В.И. Тобиас (2007) в силу целого ряда причин считают правильным в отношении подобных энтомофагов использовать не термин “паразитоид”, а понятие “карнивороид” (подчеркивая тем самым хищнические повадки их личинок).

В целом, биология хризидид остается слабо изученной. С одной стороны хозяева известны лишь для небольшой части представителей семейства, а с другой – для большинства из них сведения о биологии ограничиваются только указанием хозяина. Достоверность ряда ранее установленных хозяино-паразитных связей вызывает сомнения. В некоторых случаях возникают вопросы по поводу правильности идентификации хризидид и их хозяев. Особенно это касается близких видов, дифференциация которых ранее была затруднительной. Работы, содержащие данные о преимагинальных стадиях ос-блестянок и об аспектах взаимодействия их с хозяином, встречаются редко.

Использование метода искусственных гнезд-ловушек на территории заповедника “Каменные могилы” (отделение Украинского Степного Заповедника) позволило исследовать особенности биологии одного из видов хризидид – *Chrysura laevigata* (Abeille, 1879) и получить новые данные о его хозяино-паразитных связях. Достаточный объем полученного материала дал возможность выявить закономерности заселения гнезд хозяина и исходное соотношение полов для осы-блестянки, оценить степень поражения гнезд хризидидами и другими врагами, описать кокон *Ch. laevigata*.

Материал и методы исследований

Исследования проводили в 2008–2010 гг. на территории заповедника “Каменные Могилы” (отделение Украинского Природного Степного заповедника, расположенное на границе Донецкой и Запорожской областей). Заповедник “Каменные Могилы” (общей площадью 389,2 га) расположен на юго-западе Восточно-Европейской (докембрийской) кристаллической платформы, которая здесь выходит на поверхность в виде скал, и представляет собой Украинский кристаллический щит. Его территория является фрагментом петрофитно модифицированного степного района поднятой эрозионно-расчлененной лессовой равнины с маломощным антропогенным покрытием на кристаллическом фундаменте и останцами докембрийских пород на приводораздельных пространствах. Согласно данным агрохимического районирования Украины заповедник находится в засушливой, довольно теплой зоне (среднегодовое количество осадков 491 мм, средняя температура зимы составляет – 5,6°C, а минимальная – 36°C). Почвы представлены черноземами обыч-

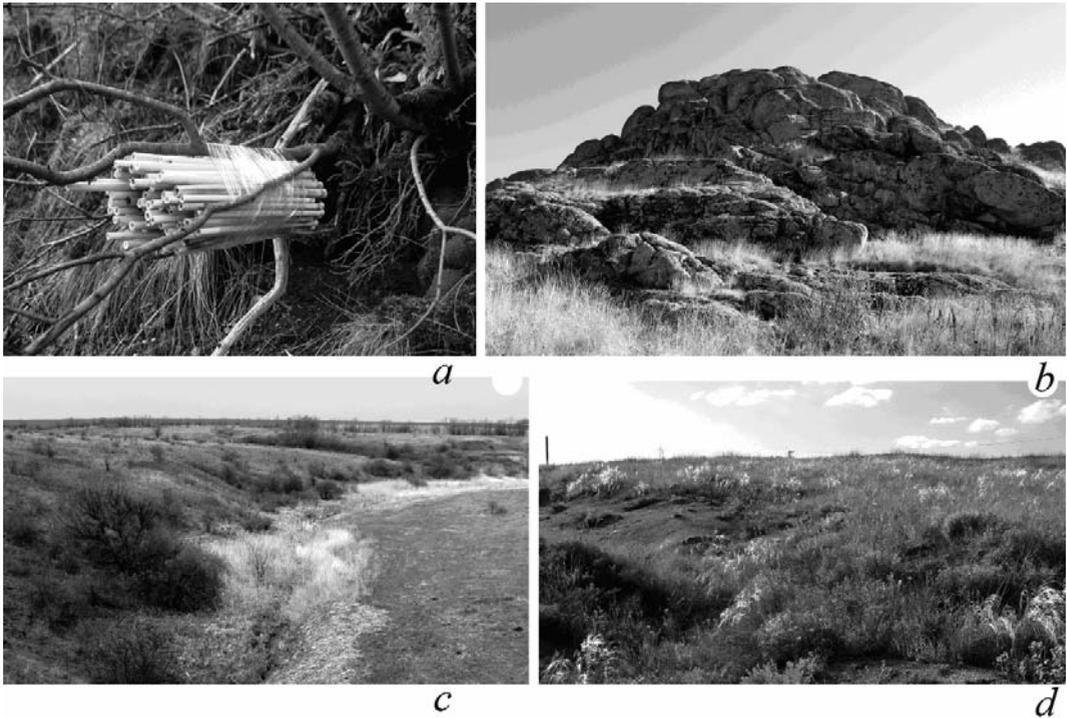


Рис. 1. Внешний вид гнезд-ловушек и некоторые места их установки на территории заповедника “Каменные Могилы”: *a* – искусственное гнездо-ловушка, *b* – склон г. Панорамная; *c* – Вермикулитовая балка, *d* – открытый степной участок.

Fig. 1. The aspect of the trap-nests and some places of their location at the reserve “Kam’yani Mohyly”: *a* – the artificial trap-nest, *b* – the flank of hill Panoramnaja, *c* – the Vermiculite gully; *d* – the opened steppe area.

ными малогумусными на лессовых породах (Ткаченко и др., 1998).

Для изучения хозяино-паразитных связей использовались искусственные гнезда-ловушки, изготовленные из полых стеблей тростника (*Phragmites australis*). Каждая их таких ловушек представляла собой плотный пучок из 50–100 отрезков стеблей этого растения (Рис. 1а).

Для установки гнезд-ловушек на территории заповедника было выбрано 5 биотопов (Рис. 1b–d). Ниже приведены их характеристики в соответствии с литературными данными (Ткаченко и др., 1998).

1. Крутой северный склон Вермикулитовой балки (растительность: резерватная разнотравно-дернинно-злаковая степь с вкраплениями кустарников *Rosa canina*, ассоциации *Poeta angustifoliae*; почвы: комплексы черноземов обычных среднemocных и маломощных на лессовидных суглинках;

места установки ловушек: между крупными камнями, в почве, в ветвях кустарников).

2. Небольшой овраг на открытом степном участке (растительность: разнотравно-дернинно-злаковая степь, а именно квазикоренная разнотравно-злаковая и злаково-разнотравная с доминированием *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Crinitaria villosa* на неразвитых почвах склонов; почвы: комплекс черноземов недоразвитых слабогумусных на элювии гранита; места установки ловушек: в почве, в ветвях кустарников).

3. Глубокая балка в долине р. Каратыш (растительность: прибрежно-водная, болотные и прибрежно-водные группировки с доминированием *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia*; почвы: комплексы луговато-черноземных, лугово-черноземных и лугово-болотных почв р. Каратыш; места установки ловушек: в ветвях деревьев и кустарников).

4. Южный склон г. Панорамная (растительность: агломеративные группировки гранитных обнажений — склоны, скалы, покрытые лишайниками, мхами, местами с проценозами с участием *Sedum acre*, *S. purpureum*, *Allium flavescens*, *Achillea glaberrima*, *Centaurea pseudoleucalis* и др.; почвы: граниты в комплексе с черноземами безкарбонатными маломощными и недоразвитыми слабогумусными на элювии гранита; места установки ловушек: в расщелинах, среди камней).

5. Терновники в Долине масок и возле ручья Каратюк (растительность: кустарниковая, коренные кустарниковые заросли *Prunus stepposa* и *Rhamnus cathartica*; почвы: комплексы черноземов обычных среднетощих и маломощных на лессовидных суглинках; места установки ловушек: в ветвях кустарников).

Установка гнезд-ловушек производилась ежегодно в мае-апреле, сбор — в октябре. При этом фиксировалось конкретное место их расположения, высота над субстратом, степень «скрытости», ориентация в пространстве, степень сохранности. В лабораторных условиях гнезда пчел, извлеченные из искусственных гнезд-ловушек, вскрывали и последовательно разбирали на составные элементы. Таким образом выясняли последовательность расположения ячеек хозяев и их врагов. Каждому из извлеченных экземпляров присваивался индивидуальный номер. Для детального изучения строения коконов, последние извлекались из ячеек, номеровались и подавались препарированию.

Результаты исследований

За три года исследований на территории заповедника «Каменные могилы» было установлено 62 гнезда-ловушки, которые суммарно содержали 3556 гнездовые полости. Из 736 полостей, заселенных различными перепончатокрыльями, 210 содержали гнезда пчелы *Osmia coerulescens* (Linnaeus, 1758) (Megachilidae). В 95 из этих 210 гнезд проходила развитие оса-блестянка *Chrysura laevigata* (Abeille, 1878). Таким образом, впервые демонстрируется факт установления хозяино-паразитной связи между данными видами. Насколько известно, указания

хозяев для *Ch. laevigata* ранее не публиковались. Следует также отметить, что данная хризидида была обнаружена нами только в гнездах *O. coerulescens*, которая приводилась в качестве хозяина для другого вида — близкого морфологически *Chysura dichroa* Dahlbom, 1854 (Pagliano, Scaramozzino, 1999 цит. по Agnoli, Rosa, 2011).

Систематические замечания. *Chrysura laevigata* относится к числу малоизученных видов ос-блестянок [в определительных таблицах (Linsenmaier, 1959, 1968, 1987) фигурирует как *Chrysis (Chrysogona) loevigata* Ab., 1878].

Долгое время систематическое положение *Ch. laevigata* оставалось неопределенным. Вид был описан в работе Э. Абеи де Перрен (Abeille de Perrin, 1879). Автор отметил, что экземпляры с Кавказа имели более слабую и редкую пунктировку тела, чем особи *Chrysis dichroa* Dahlbom, 1854 и после сравнения заключил, что относить их к последнему таксону нельзя. В ряду последующих работ *Ch. laevigata* не фигурировал вообще или считался лишь формой *Ch. dichroa* (Balthasar, 1954). В своей монографии А. Мочари (Mocsáry, 1889) переопределил данный вид под названием *Ch. purpurascens* (Kimsey, Bohart, 1991). Впоследствии статус этого таксона был опущен до подвида — *Ch. laevigata purpurascens* Mocs., 1889.

Краткость описаний и широкая вариативность многих морфологических признаков долгое время не позволяли с уверенностью идентифицировать виды *dichroa*-группы, к которой относится и *Ch. laevigata* [ранее приводился нами как *Ch. dichroa* — Мартынова, 2010]. Виды этой группы не только сходны по морфологическим признакам, но также имеют сходные местообитания и совпадающие периоды лета имаго. Большинство видов *dichroa*-группы — элементы средиземноморской фауны, которые встречаются здесь преимущественно весной или же в горах, так что они сравнительно редко ловятся (Arens, 2001). Вальтер Линзенмайер (Linsenmaier, 1959) предложил разделить группу видов *dichroa* на две подгруппы: А) виды которой имеют не типичную для *Ch. dichroa* окраску; и Б) виды которой по окраске сильно напоминают *Ch. dichroa*. Последняя подгруппа, таким

образом, объединяет ряд очень сходных внешне видов (сюда же следует относить и обсуждаемый *Ch. laevigata*). Работы В. Аренса (Arens, 2001, 2002), посвященные систематике *dichroa*-группы, позволяют идентифицировать 13 видов в пределах подгруппы Б, обитающих в области Древнего Средиземноморья. Автором было показано, что вопреки внешней схожести, все виды четко отличаются по форме и скульптуре гениталий самцов.

Насколько известно, данные о биологии *Ch. laevigata* ранее не публиковались. Возможно, отчасти, это объясняется трудностями идентификации данного вида и тем, что целенаправленных исследований по изучению его гнездовой биологии не проводилось. Так, для близкого *Ch. dichroa* приводился целый ряд хозяев из рода *Osmia* Pz. (Megachilidae): *O. aurulenta* Pz., *O. versicolor* Latr., *O. rufohirta* Latr., *O. stolidoides* (Pérez), *O. exenterata* (Pérez), *O. ferruginea* Latr., *O. coerulescens* (L.), а также пчела *Hoplitis rufohirta* (Latr.) (Megachilidae) (Berland, Bernard, 1938; Balthasar, 1954; Móczár, 1969; Никольская, 1978; Agnoli, Rosa, 2011). Также отмечалось развитие *Ch. dichroa* в гнездах пчел, размещенных в раковинах моллюсков родов *Helix*, *Bulimus* и *Cyclostome* (Berland, Bernard, 1938). Нами вид отмечен в гнездах пчел, заселяющих раковины *Cepaea vindobonensis* (Ferrussac, 1821).

Распространение и биотопическая приуроченность. *Ch. laevigata* относится к группе турано-европейско-средиземноморских видов (Agnoli, Rosa, 2011). Область его распространения охватывает Южную и Среднюю Европу, Кавказ, Палестину, остров Кипр, Иран, Ирак, Средний Восток (Linsenmaier, 1959, 1968; Móczár, 1969; Kimsey, Bohart, 1991). Насколько известно, с территории Украины вид ранее не приводился, что очевидно должно объясняться трудностями его идентификации.

На территории заповедника “Каменные могилы” гнезда, содержащие *Ch. laevigata*, были обнаружены в четырех из пяти исследуемых биотопов: на крутом северном склоне Вермикулитовой балки, в глубокой влажной балке в долине р. Каратыш, на южном склоне г. Панорамная, в терновниках в

Долине масок и возле ручья Каратюк. Наибольший процент заселения гнезд хозяина отмечен в терновниках – 55,7% (34 из 61 шт.); в долине р. Каратыш этот показатель достиг значения 47,6% (10 из 21), в Вермикулитовой балке – 45,8% (49 из 107), на склоне г. Панорамная – всего 9,5% (2 из 21).

Полученные данные позволяют предположить, что в пределах территории заповедника “Каменные могилы” *Ch. laevigata* населяет широкий спектр биотопов, предпочитая балки с мезофитной и кустарниковой растительностью, произрастающей на обычных слабо- и маломощных черноземах. Немаловажным фактором является наличие ранневесенней и весенней растительности, на которой проходят питание имаго вида. Видимо, открытые ксерофитные и петрофитные биотопы мало подходят для развития данного вида. С.П. Ивановым и А.В. Фатерыгой (2006) отмечено, что *O. coerulescens* предпочитает сукцессионно молодые биоценозы с мелиттофильной растительностью. Ведя паразитоидный образ жизни, оса-блестянка оказывается тесно связанной со своим хозяином не только трофической связью на преимагинальных стадиях, но также и через место обитания, которое вынуждена с ним разделять.

Анализ данных о пространственной ориентации гнезд-ловушек в пределах биотопов показал, что главными критериями успешности их заселения пчелами-хозяевами являются “скрытость” и защищенность от неблагоприятных климатических условий.

Сезонная активность. Сведения о датах коллекционных сборов *Ch. laevigata* с территории Восточной Украины свидетельствуют, что имаго вида встречается с апреля по август. Согласно опубликованным данным такой же период лета имеет и *O. coerulescens* на территории Крыма, где дает два поколения за год (Иванов, Фатерыга, 2006). Вскрытие гнезд-ловушек показало, что часть гнездовых полостей содержала пустые гнезда *O. coerulescens* (с остатками коконов пчелы и хризидиды), так как выход имаго происходил в течение сезона. Основная масса гнезд на момент вскрытия в октябре–ноябре содержала ячейки, в которых находились коконы с полностью сформирова-

рованными имаго *O. coerulescens* и *Ch. laevigata*. Все вышесказанное позволяет предположить, что на территории Восточной Украины *Ch. laevigata* дает два поколения и зимует на стадии имаго в коконе (Рис. 2).

Особенности заселения гнезд хозяина.

С.П. Иванов и А.В. Фатерыга (2006) отмечают, что типичное гнездо *O. coerulescens* представляет собой ряд ячеек, расположенных в гнездовом канале одна за другой без перерыва. Обработка полученных нами гнезд показала, что примерно половина из них имела нетипичное строение – здесь ячейки располагались группами (чаще всего двумя), между которыми оставалось пустое пространство разного объема (Рис. 2а). Наличие в гнездах подобных разрывов (так называемых “волчьих ям”) рассматривалось некоторыми авторами в качестве ловушек для личинок паразитоидов/карнивороидов. В данном случае, такая структура гнезд хозяина никак не препятствует успешному их заселению осой-блестяжкой.

Камеральная обработка гнезд показала что, помимо *Ch. laevigata*, иногда гнезда

O. coerulescens также содержали ячейки с осой *Sapyga quinquepunctata* L. (Sapygidae). Из 210 гнезд пчелы 21 (10%) содержало ячейки с инквилином. Интересно, что из этих 21 гнезд 10 *S. quinquepunctata* разделяла с *Ch. laevigata* (т.е. эти энтомофаги могут одновременно успешно поражать гнезда одного хозяина). На момент вскрытия гнезд *S. quinquepunctata* также находилась на стадии имаго (заключенного в кокон). В одном из гнезд была обнаружена куколка *Monodontomerus* sp. – паразита преимагинальных фаз перепончатокрылых. Некоторые гнезда содержали ячейки с яйцами или личинками, остановившимися в развитии или погибшими. Соответственно, невозможно было установить ни структуру данных гнезд, ни систематическую принадлежность насекомых, поэтому они не учитывались нами в данной работе.

Анализ структуры гнезд, в которых проходила развитие *Ch. laevigata*, позволил выявить ряд закономерностей. Прежде всего, можно заключить, что именно *Ch. laevigata* выступает в роли основного регуля-

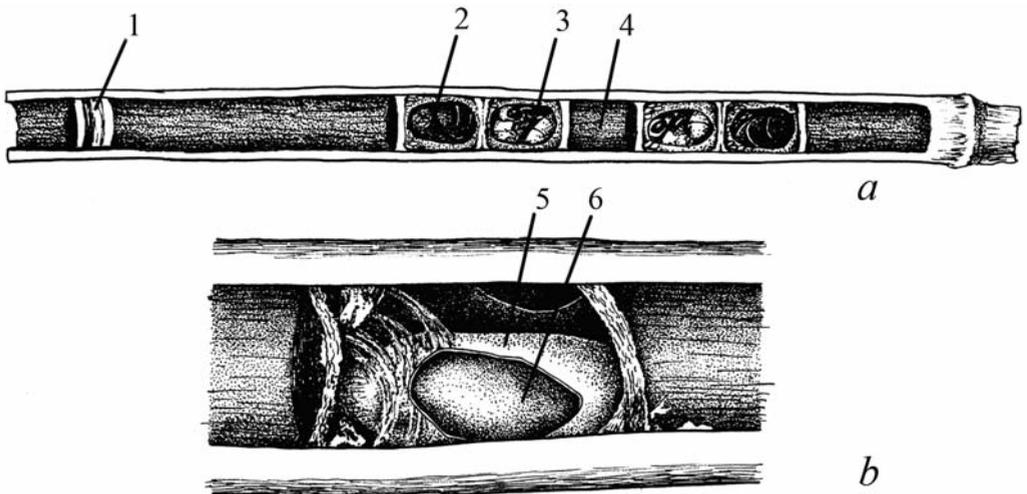


Рис. 2. Гнездо (а) и ячейка (b) *Osmia coerulescens* (L., 1758), зараженные *Chrysurus laevigata* (Ab., 1878): 1 – гнездовая пробка, 2 – ячейка с имаго *O. coerulescens*, 3 – ячейка с имаго *Ch. laevigata*, 4 – пространство (разрыв) между ячейками, 5 – вскрытый кокон *O. coerulescens*, 6 – кокон *Ch. laevigata* с имаго внутри.

Fig. 2. The nest (a) and the cell (b) of *Osmia coerulescens* (L., 1758), occupied by *Chrysurus laevigata* (Ab., 1878): 1 – closing plug, 2 – cell containing imago of *O. coerulescens*, 3 – cell containing imago of *Ch. laevigata*, 4 – the space (gap) between cells, 5 – opened cocoon of *O. coerulescens*, 6 – cocoon of *Ch. laevigata* with an imago inside.

тора численности *O. coerulescens*, поскольку доля гнезд пчелы, содержащих этого энтомофага достигает 45,2% (95 из 210), в то время как на гнезда, зараженные *Sapyga quinquepunctata* L., приходится лишь 10% от их общего числа (21 из 210), зараженность наездниками отмечалась менее чем в 1% гнезд.

Интенсивность заражения гнезд колебалась от минимальных значений до 100%. В отношении одно-, двух- и трехъячеечных гнезд сложно говорить о каких-либо закономерностях, кроме той, что они успешно заселялись *Ch. laevigata*. Для гнезд, содержащих 8 и более ячеек, в целом, отмечена тенденция к заражению срединных ячеек. В большинстве случаев складывается впечатление, что заражение гнезд хозяина носит случайный характер.

Соотношение полов. Подсчет имаго самок и самцов *Ch. laevigata*, не покинувших гнезда хозяина на момент их вскрытия, позволил установить исходное соотношение полов у данного вида. Было выяснено, что половая структура у *Ch. laevigata* демонстри-

рует смещение в сторону доминирования самок – 2:1 (133 ♀: 66 ♂). Полученный показатель является объективным, так как исключает фактор летной активности полов.

Аспекты взаимодействия между *Ch. laevigata* и *O. coerulescens*. При вскрытии ячеек было обнаружено, что имаго хризидид всегда находились внутри двух коконов одновременно – наружного кокона, сплетенного хозяином, и внутреннего, который был изготовлен самой осой-блестяжкой (Рис. 2b). Факт такого расположения коконов позволяет заключить, что энтомофаг развивался за счет предкуколки или личинки последнего возраста хозяина. Это в свою очередь подтверждает предположение С.И. Малышева (1966) о том, что когда в качестве хозяев для хризидид выступают пчелы, они имеют метапаразитический способ развития: личинки не могут питаться запасенной для пчелы растительной провизией, поэтому дожидаются момента, когда личинка хозяина сама съест ее и завершит плетение кокона; только после этого личинка энтомофага приступает к «пожиранию»

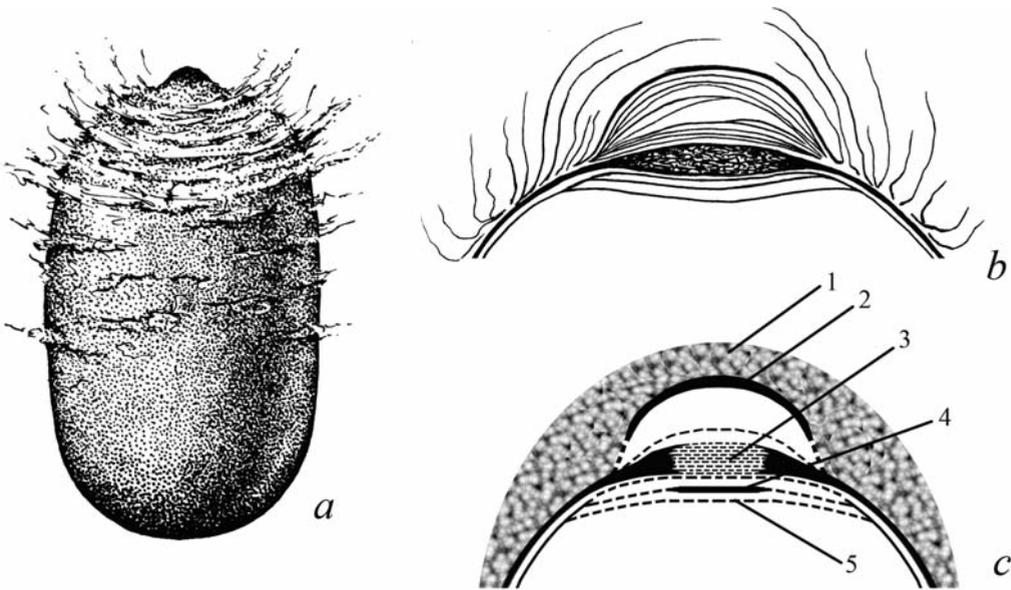


Рис. 3. Кокон *Osmia coerulescens* (L., 1758): *a* – внешний вид, *b* – срез через сосочковидную область, *c* – схема строения сосочковидной области (1 – “опушение”; 2 – колпачок; 3 – наружный фильтр; 4 – диск; 5 – внутренний фильтр).

Fig. 3. The cocoon of *Osmia coerulescens* (L., 1758): *a* – external view, *b* – cross section of the nipple area, *c* – the scheme of structure of the nipple area, (1 – “pubescence”; 2 – cap; 3 – outer screen; 4 – disk; 5 – inner screen).

пчелы, вскоре убивает ее и быстро завершает свое развитие. В пользу данного мнения выступают многочисленные наблюдения К. Кромбейна (Krombein, 1967), данные Ч. Фертона (Ferton, 1899, 1905) и К.П. Клаузена (Clausen, 1940). Полученные материалы свидетельствуют о том, что до момента сооружения кокона на теле пчелосмий обнаруживаются только личинки первых возрастов хризидид рода *Chrysura* Dhlb., 1845. Очевидно, стадия предкуколки, “покоящейся личинки”, является наиболее привлекательной для поражения хризидидами. Не смотря на задержку в своем развитии, эти осы-блестянки синхронизируют жизненный цикл с хозяином за счет очень коротких сроков развития от личинки первой стадии до куколки/имаго. Анализ литературных источников и факты обнаружения “скрытых” коконов хризидид позволяют говорить о том, что, видимо, представителей рода *Chrysura*, помимо прочего, объединяет метапаразитический способ развития.

Ввиду обсуждения аспектов взаимодействия личинок хризидид и их жертв, целесообразным представляется приведение описаний их коконов.

Кокон *Osmia coerulescens*: имеет овальную форму, его диаметр, как правило, несколько меньше, чем ширина ячейки, в которой он располагается параллельно длинной оси; стенка кокона состоит из двух слоев: внешнего – коричневого, кожистого, плотного, лаково-блестящего, почти непрозрачного, и внутреннего – желтоватого, пленчатого, полупрозрачного; снаружи от внешнего слоя располагается пушистая масса из беловатых волокон, прикрепляющая кокон к стенкам ячейки и придающая его поверхности белесый вид; это “опушение” является более плотным на апикальной части кокона, где залегает концентрическими слоями; в ячейках с крупным диаметром заметно, что часть данной белой массы формирует пленочки, отгораживающие фекальные массы от стенок кокона (Рис. 3); если удалить часть пушистой массы белых волокон в апикальной части, оголяется возвышающаяся примерно на 1 мм, несколько усеченная сосочковидная область – так называемый сосочек [англ. “nipple” 9Krombein, 1958, 1967; Rozen, Hall, 2011].

Сосочек имеет сложное строение, являясь совокупностью разнородных по цвету, структуре и происхождению слоев стенки кокона (Рис. 3 б, с). Основываясь на данных по исследованию кокона *Osmia chalybea* (Smith, 1853) (Rozen, Hall, 2011), можно следующим образом описать строение сосочка у *O. coerulescens*. Наружный слой сосочка – так называемый колпачок – имеет диаметр около 1,5 мм и представляет собой округлую, вогнутую, довольно толстую, коричневатую пленочку, центральная часть которой состоит из более плотного материала, чем периферическая. Под колпачком залегает несколько тонких слоев из рыхлого белого вещества, разделенных большими промежутками. Далее следует рыхлая масса из плотных темно-коричневых жестких волокон, происходящих из внешнего слоя стенки кокона – наружный фильтр. Под ним располагаются два тонких рыхлых слоя, относящихся по происхождению к внутренней выстилке кокона: вышележащий является несколько более плотным в своей центральной части, чем нижележащий. Последний, несмотря на хрупкость, вероятно, можно назвать внутренним фильтром.

Кокон *Ch. laevigata*: овально-цилиндрический, прозрачный, тонкостенный, весьма плотный, лаково-блестящий, его стенка состоит из сплетения тонких желто-коричневых волокон, незначительная часть которых свободно лежит на поверхности кокона; на базальном конце к стенке плотно прилегает тонкий коричнево-черный слой, образованный фекальными массами (занимает весь конец кокона или располагается в виде полосы); апикальный полюс сильно отличается по цвету и структуре от остальных частей: здесь, располагаются внутренняя и внешняя заплатки – непрозрачные утолщения телесного цвета [англ. “patch” (Krombein, 1958)]. Они состоят из очень тонких светлых волокон, имеют слоистую, несколько рыхлую структуру (Рис. 4б); наружная заплатка прилегает к наружной поверхности стенки кокона, внутренняя – соответственно к внутренней. Первая образована хаотичным сплетением белесых волокон, а поэтому является довольно рыхлой, вторая – более толстая, слоистая и

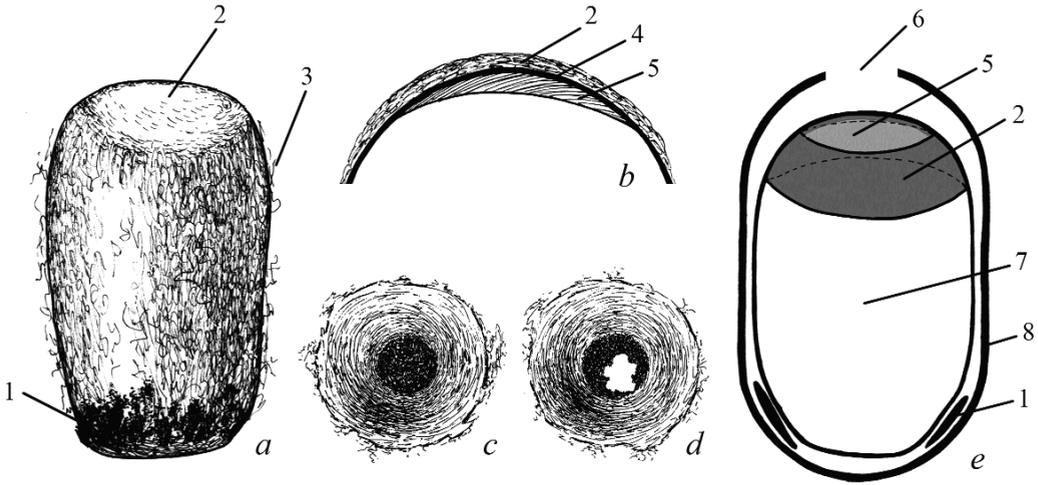


Рис. 4. Кокон *Chrysura laevigata* (Ab., 1878) и особенности его расположения внутри кокона хозяина: *a* – внешний вид; *b* – поперечный разрез через апикальную часть, где располагаются заплатки; *c* – апикальная часть незараженного кокона *Osmia coerulescens* (L., 1758) (вид изнутри, сосочковидная область более темная); *d* – та же часть, но кокона внутри которого развивалась оса-блестянка; *e* – схема расположения кокона хризидиды внутри кокона хозяина (1 – экскременты, 2 – наружная заплатка, 3 – “опушение” кокона, 4 – собственно стенка кокона, 5 – внутренняя заплатка, 6 – отверстие в апикальной части кокона хозяина, 7 – кокон *Ch. laevigata*, 8 – кокон *O. coerulescens*).

Fig. 4. The cocoon of *Chrysura laevigata* (Ab., 1878) and its disposition inside the cocoon of the host: *a* – external view; *b* – cross section of the apical part, where the patches are situated; *c* – apical part of noninfected cocoon of *Osmia coerulescens* (L., 1758) (inside view, the nipple area is darker); *d* – the same part, but of the cocoon invaded by chrysidid; *e* – scheme showing the disposition of chrysidid wasp cocoon inside the host cocoon (1 – excrements, 2 – external patch, 3 – “pubescence” of the cocoon, 4 – wall proper of the cocoon, 5 – internal patch, 6 – aperture at the apical part of host cocoon, 7 – cocoon of *Ch. laevigata*, 8 – cocoon of *O. coerulescens*).

менее обширная (Рис. 4с); в целом, толщина и размеры заплаток довольно постоянны, хотя иногда внутренние бывают довольно толстыми; по своему расположению заплатки на апикальном полюсе кокона *Ch. laevigata* совпадают с сосочковидной областью кокона *O. coerulescens* (как показывают наши исследования, форма, размер и расположение заплатки в коконах хризидид имеют важное систематическое значение).

Также, была отмечена некоторая вариабельность в форме кокона: от явно округлой до несколько вытянутой. В целом, его длина почти совпадает с длиной тела имаго, как и последняя, она может варьировать от 6 до 9 мм. Не смотря на то, что более прочный кокон хозяина обеспечивает для *Ch. laevigata* дополнительную защиту, ее кокон нельзя назвать менее прочным по отношению к коконам других видов хризидид, которые

не имеют подобной “защиты” (например у *Chrysis (Trichrysis) cyanea* Linnaeus, 1761). В целом, кокон осы-блестянки повторяет форму кокона пчелы-хозяина, плотно прилегая к его стенкам. Структурной связи между этими коконами выявлено не было, т.к. кокон хризидиды легко вынимается из разрезанного кокона пчелы.

Как было показано рядом авторов (Krombein, 1967; Радченко, Песенко, 1994; Rozen, Hall, 2011) сосочки в апикальной части коконов имеются почти у всех представителей рода *Osmia* и выполняют одновременно две функции: во-первых, служат фильтром, позволяющим газообмен между внутренним содержимым кокона и внешней средой, во-вторых, не допускают проникновение клещей и различных энтомофагов к развивающейся пчеле. Предполагалось также, что опушение из массы беловатых

волокон наряду с плотным диском, расположенным в толще сосочка, служат мощным барьером, препятствующим попаданию врагов внутрь кокона осмии (Rozen, Hall, 2011). Для хризидид, видимо, факт наличия данных структур не имеет значения. Как показали детальные наблюдения К. Кромбейна (Krombein, 1967), хризидиды рода *Chrysura* вылупляясь почти в то же время, что и хозяин, долго остаются на первой личиночной стадии и почти все время проводят на теле растущей жертвы. Лишь изредка личинка осы-блестянки может быть обнаружена вне поверхности тела пчелы-хозяина. Несомненно, критическим для энтомофага оказывается время плетения кокона, когда личинка хозяина проявляет наибольшую активность. Как подчеркивает К. Кромбейн (Krombein, 1969), отделение хризидиды от тела хозяина в этот момент часто заканчивается смертью первой: в двух из трех случаев, когда на теле пчелы *Osmia latreillei* (Spinola, 1806), почти завершившей питание, была обнаружена личинка *Chrysura radians* Harris, 1776 (= *pustulosa* Abeille, 1878), впоследствии развились нормальные особи осмий.

Обращает на себя внимания тот факт, что всегда в случае успешного развития осы-блестянки *Ch. laevigata* внутри кокона *O. coerulescens* в толще сосочка появлялось сквозное отверстие неправильной формы (Рис. 4 с-е). Повреждения в остальной части кокона не обнаруживались. Лишь в одном случае был обнаружен зараженный кокон осмии с “нетипичным повреждением”: сосочек оставался целым, в то время как сквозное отверстие имелось на противоположном конце кокона в толще стенки. Появление отверстий, вероятно, следует объяснять деятельностью личинок хризидиды. Можно предположить, что кокон хозяина в ненарушенном виде не позволяет удовлетворить потребности окукливающихся внутри *Ch. laevigata* в газообмене. Особенно если учесть темпы развития хризидид. Подобные отверстия способны сделать только личинки

последних возрастов, т.к. с одной стороны плотность стенки кокона велика, а с другой — не было обнаружено коконов осмий одновременно с отверстиями и с нормально развивающимся расплодом пчелы (где могла бы произойти гибель энтомофага на ранних стадиях развития).

Выводы. Искусственные гнезда-ловушки могут считаться эффективным инструментом исследования биологических особенностей ос-блестянок. Благодаря использованию данного метода на территории заповедника “Каменные Могилы” был впервые выявлен хозяин *Chrysura laevigata* — пчела *Osmia coerulescens*. Выяснено, что именно этот вид хризидид является основным регулятором численности данной осмии. Наибольшую численность в пределах территории заповедника пчела и ее враг демонстрировали в мезофитных биотопах, где *Ch. laevigata* поражала примерно половину гнезд хозяина. Также отмечено успешное заражение гнезд *O. coerulescens* одновременно метапаразитом *Ch. laevigata* и инквилином *Sapyga quinquepunctata*. На момент вскрытия гнезд в октябре-ноябре каждого года хризидида и пчела-хозяин находились на стадии имаго — этот факт позволяет заключить, что именно на этой стадии они и зимуют в степной зоне Восточной Украины. Было установлено, что соотношение полов у *Ch. laevigata* смещено в сторону доминирования самок и составляет 2:1 (133 ♀: 66 ♂). Детальное исследование структуры коконов предоставило возможность выяснить аспекты взаимодействия между осой-блестянкой и ее хозяином на преимагинальных стадиях.

Благодарности. Автор искренне признателен М.А. Филатову (Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева) за помощь в определении пчелы-хозяина, а также А.В. Амолину (Донецкий национальный университет) за консультирование по поводу использования метода искусственных гнезд-ловушек.

Литература

Иванов С.П. Особенности гнездования пчел-опылителей *Osmia coerulescens* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae) в искусственных гнездилищах / С.П. Иванов, А.В. Фатерыга //

- Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана: тематич. сборник научных трудов. — Симферополь, ТНУ. — 2006. — Вып. 16. — С. 52–57.
- Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С. И. Малышев. — М.; Л.: Наука, 1966. — 330 с.
- Мартынова Е.В. Особенности биологии *Chrysis dichroa* Dhlb., 1854 (Hymenoptera, Chrysididae) на территории степного Левобережья Украины / Е.В. Мартынова // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: материалы XI Международной научно-практической экологической конференции (г. Белгород, 20–25 сентября 2010 г.). — Белгород: ИПЦ Политерра, 2010. — С. 114.
- Никольская М.Н. Надсемейство Chrysiodea / М.Н. Никольская // Определитель насекомых европейской части СССР. Под ред. Г.С. Медведева. Т. III, первая часть. — Л.: Наука, 1978. — С. 58–77.
- Радченко В.Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В.Г. Радченко, Ю.А. Песенко. — Санкт-Петербург: Зоологич. институт РАН, 1994. — 450 с.
- Ткаченко В.С. Український природний степовий заповідник. Рослинний світ / В.С. Ткаченко, Я.П. Дідух, А.П. Генів та ін. — К.: Фітосоціоцентр, 1998. — 280 с.
- Тобиас В.И. Некоторые синонимы в паразитологии энтомофагов и о терминах паразитоид и карнивороид / В.И. Тобиас // Энтомологическое обозрение. — 2007. — 86 (2). — С. 259–266.
- Abeille de Perrin E. Synopsis critique et synonymique des chrysidés de France / E. Abeille de Perrin // Ann. Soc. Linnéenne (n. ser.). — 1879. — 26. — P. 1–108.
- Agnoli G.L., Rosa P. *Chrysura dichroa* (Dahlbom, 1854): [Электрон. ресурс]. — Режим доступа: <http://www.chrysis.net/database/>.
- Agnoli G.L., Rosa P. *Chrysura laevigata* (Abeille, 1879): [Электрон. ресурс]. — Режим доступа: <http://www.chrysis.net/database/>.
- Arens W. Revision der Arten der *Chrysis dichroa*-Gruppe auf der Peloponnes mit Beschreibung dreier neuer Arten (Hymenoptera; Chrysididae) / W. Arens // Linzer biol. Beitr. — 2001. — 33 (2). — S. 1157–1193.
- Arens W. Zum Status von *Chrysis smyrnensis* Mocsáry und Beschreibung einer neuen kleinasiatischen Art aus der *Chrysis dichroa*-Gruppe (Hymenoptera; Chrysididae) / W. Arens // Linzer biol. Beitr. — 2002. — 34 (2). — S. 935–952.
- Balthasar V. Fauna ČSR. Zlaténky – Chrysididae / V. Balthasar. — Praga: Nakladatelství československé akademie věd, 1954. — 241 p.
- Berland L. Faune de France / L. Berland, F. Bernard // Hymenopteres vespiformes III. — 1938. — № 32. — P. 1–145.
- Clausen C.P. Entomophagous insects / C.P. Clausen. — New York: Hafner Pub. Co., 1940. — 688 p.
- Ferton C. Sur les moeurs du *Chrysis dichroa* Dahlbom (Hymen.). / C. Ferton // Bull. Soc. Entomol. France. — 1899. — № 68. — P. 70–73.
- Ferton C. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères. (3^o serie). Ann. Soc. Entomol. France. — 1905. — № 74. — P. 56–89.
- Kimsey L.S. The chrysidid wasps of the world / L.S. Kimsey, R.M. Bohart. — New York: Oxford Univ. Press, 1991 (1990). — 652 p.
- Krombein K.V. Biology and taxonomy of the cuckoo-wasps of coastal North Carolina (Hymenoptera, Chrysididae) / K.V. Krombein // Trans. Amer. Entomol. Soc. — 1958. — LXXXIV. — P. 141–168.
- Krombein K.V. Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates / K.V. Krombein. — Washington: Smithsonian Press, 1967. — 570 p.
- Krombein K.V. Life history notes on some egyptian solitary wasps and bees and their associates (Hymenoptera: Aculeata) / K.V. Krombein // Smithsonian Contributions to Zoology. — 1969. — № 19. — P. 1–18.
- Linsenmaier W. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera) mit besonderer Berücksichtigung der europäischen Spezies / W. Linsenmaier // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. — 1959. — № 32. — С. 1–232.

- Linsenmaier W.* Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera). 4. Teil. / W. Linsenmaier // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. — 1987. — № 60. — С. 133–158.
- Linsenmaier W.* Revision der Familie Chrysididae. Zweiter Nachtrag / W. Linsenmaier // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. — 1968. — № 41. — S. 1–144.
- Mocsáry A.* Monografia Chrysididarum orbis terrestris universi / A. Mocsáry. – Budapest: Hungarian Academy of Sc., 1889. — 643 p.
- Móczár L.* Fémдарázсalkatúак – Chrysidoidеа / L. Móczár. — Budapest: Akadémiai kiadó, 1969. — 118 p.
- Rozen J.G.* Nesting and Developmental Biology of the Cleptoparasitic Bee *Stelis ater* (Anthidiini) and Its Host, *Osmia chalybea* (Osmiini) (Hymenoptera: Megachilidae) / J.G. Rozen, H.G. Hall // American Museum Novitates, 2011. — № 3707. — P. 1–38.