

Отношения «хищник – жертва» между пауками (Arachnida, Araneae) и социальными осами *Polistes dominula* (Christ, 1791) и *P. mongolicus* du Buysson, 1911 (Hymenoptera, Vespidae)

Русина Л. Ю.¹, Русин А. И.², Надольный А. А.³, Литвинюк Н. А.⁴, Валуях И. Ф.⁵

¹ Московский зоопарк

Москва, Россия

² Российский химико-технологический университет имени Д. И. Менделеева

Москва, Россия

³ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН

Севастополь, Россия

⁴ Государственный природный заповедник «Казантипский»

Щелкино, Республика Крым, Россия

⁵ Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского

Симферополь, Республика Крым, Россия

lirusina@yandex.ru, antonrusin2018@gmail.com, nadolnyanton@mail.ru, nat.litvinyuk@yandex.ru,

ivan.valukh1994.026@mail.ru

В статье представлены результаты анализа отношений хищник – жертва между пауками (Araneae) и ресоциальными осами *Polistes dominula* и *P. mongolicus* (Hymenoptera, Vespidae), гнездящимися в приморских степях в разные периоды их жизненного цикла. На территории Государственного природного заповедника «Казантипский» (май – июнь 2022 г.) обнаружено, что до выхода рабочих расплод сильнее страдает от хищничества ювенильных особей пауков семейств Araneidae и Salticidae у более поздно гнездящегося гаплOMETротичного вида *P. mongolicus* по сравнению с плеOMETротичным *P. dominula*. В окрестностях Симферополя во второй декаде мая 2023–2024 годов возле 18,5–22 % семей *P. mongolicus* отмечены самцы и самки пауков рысей *Oxyopes heterophthalmus*. Самки-основательницы *P. mongolicus* снижали фуражировочную активность и отгоняли пауков, которые пытались проникнуть в гнезда. На территории Черноморского биосферного заповедника пауки *Argiope bruennichi*, располагая в июле – августе 2008–2009 годов свои ловчие сети возле гнезд *P. dominula* и отлавливая рабочих особей, оказались фактором пищевой депривации у выращиваемых в таких семьях будущих самок-основательниц. Недостаточное питание личинок в семьях *P. dominula*, возле которых *A. bruennichi* располагали ловчие сети, усиливало меланизацию 1-го тергита метасомы, а их клипеус оказывался практически непигментированным. Будущие основательницы *P. dominula*, выращенные в условиях пищевой депривации, сходны в фенотипическом отношении с теми, которые тяготеют к более поздней закладке гнезд весной, а также к гнездованию в скоплениях и к плеOMETрозу.

Ключевые слова: социальные осы, пауки, взаимоотношения хищник – жертва, пищевая депривация, Vespidae, Araneidae, Salticidae, гаплOMETрозы, плеOMETрозы, *Polistes dominula*, *Polistes mongolicus*, *Argiope bruennichi*.

ВВЕДЕНИЕ

Энтомофаги оказали огромное влияние на эволюцию гнездостроительных и защитных инстинктов, особенностей основания семьи и жизненного цикла ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae). Для защиты от позвоночных хищников используется прежде всего жалоносный аппарат (Overal et al., 1981; Starr, 1985, 1989; Manzoli-Palma, Gobbi, 1997). Многие особенности гнездостроительных и защитных инстинктов, характера основания семьи и специфики жизненного цикла сформировались у ос-полистин под воздействием муравьев и паразитоидов (Jeanne, 1970, 1975; Chadab, 1979; Turillazzi, Ugolini, 1979; Post, Jeanne, 1981; Chadab, Rettenmeyer, 1982; West-Eberhard, 1982; Keeping, 1990; London, Jeanne, 1998, 2000; Smith et al., 2001; London, Jeanne, 2005; Turillazzi, 2006; Tongi, Giannotti, 2007, 2008 и др.). Так, у номосоциальных видов полистин для защиты от муравьев и паразитоидов появились оболочка гнезда, ольфакторные, звуковые и визуальные сигналы о приближении

этих хищников. У ресоциальных видов ос рода *Polistes* Latreille, 1802 стебелек гнезда вместе с тыльной поверхностью сотов периодически обрабатывается секретом железы Ван дер Вехта, оказывающим репеллентное действие на муравьев (Turillazzi, Ugolini, 1979; Русина, 2010). Для защиты расплода от заражения служат специфические формы звуковых и визуальных сигналов, которые оса посылает другим членам семьи в момент обнаружения представителей некоторых видов паразитоидов (Makino, 1983; Русина, 2006, 2009; Русина и др., 2023).

Для локальных поселений отдельных видов были составлены таблицы выживания семей ос и описаны поведенческие аспекты их взаимодействия с энтомофагами (Strassmann, 1981; Lutz et al., 1984; Makino, 1989; Makino, Sayama, 1994; Русина, 2006, 2009). Показано, что семьи исследуемых в этом отношении ресоциальных видов ос-полистов Черноморского биосферного (ЧБЗ), Луганского природного, Казантипского и Хоперского государственных природных заповедников демонстрируют разную чувствительность к энтомофагам, что зависит от условий их гнездования (на растениях или в укрытиях), способов основания семьи (гапло- или плеометроз) и периода жизненного цикла, в котором пребывает семья (Русина, 2003; Русина, 2008–2012; Литвинюк и др., 2022; Русина и др., 2023).

Расплод в гнездах ос на этих заповедных территориях привлекает энтомофагов из разных таксонов. Некоторая часть семей до выхода рабочих прекращает свое существование в результате хищничества серого кузнечика *Decticus verrucivorus* (Linnaeus, 1758) (Orthoptera, Tettigoniidae), муравья *Myrmica bergi* Ruzsky, 1902 (Hymenoptera, Formicidae) и шершня *Vespa crabro* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Vespidae) (Русина, 2003; Русина, 2010; Русина и др., 2023). После гибели самки-основательницы яйца, личинки и куколки из ее гнезда растаскиваются муравьями *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793), *Lasius paralienus* Seifert, 1992, *L. psammophilus* Seifert, 1992 и *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) в течение суток.

После выхода рабочих самый существенный ущерб гнездящимся на растениях семьям наносят птицы и млекопитающие: серый сорокопуд (*Lanius excubitor* Linnaeus, 1758 (Passeriformes, Laniidae)), чернолобый (*L. minor* Gmelin, 1788) и обыкновенный (*L. collurio* Linnaeus, 1758) жуланы, белогрудый еж *Erinaceus concolor* Martin, 1838 (Eulipotyphlia, Erinaceidae) и барсук *Meles meles* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Mustelidae) (Русина, 2006, 2011; Русина и др., 2023).

Отмечены случаи ловли имаго ос-полистов различными насекомыми-хищниками: богомолами *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758) (Dictyoptera, Mantidae) и перистоусой эмпузой *Empusa pennicornia* Pallas, 1773 (Dictyoptera, Empusidae), дыбкой степной *Saga pedo* (Pallas, 1771) (Orthoptera, Tettigoniidae) и ктырем *Satanas gigas* (Eversmann, 1855) (Diptera, Asilidae), а также пауками: *Argiope lobata* (Pallas, 1772) и *A. bruennichi* (Scopoli, 1772) (Araneae, Araneidae). На территории Соленоозерного участка ЧБЗ наблюдали в течение 1-й и 2-й декад августа 2008 года крупную семью *Polistes dominula* (Christ, 1791), в которой практически все рабочие (кроме трех) были отловлены шуркой золотистой *Merops apiaster* Linnaeus, 1758 (Coraciiformes, Meropidae). Будущие основательницы из этой семьи (всего было выращено 5 особей) оказались мелкими и темноокрашенными.

Цель настоящей работы – изучение роли пауков как фактора гибели расплода и имаго в семьях *Polistes dominula* и *P. mongolicus* du Buysson, 1911, которые гнездятся в степных ландшафтах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования взаимоотношений ос-полистов и пауков проводили на территориях, которые располагаются в южной степной подзоне степной зоны, в Причерноморской южностепной и Причерноморско-приазовской сухостепной провинциях (Маринич и др., 1985):

1) в Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) (Херсонская обл.; Ивано-Рыбальчанский и Соленоозерный участки: 46°25' и 46°27' N, 32°07' и 31°59' E соответственно) – в июле – августе 2007–2010 годов;

2) в Государственном природном заповеднике (ГПЗ) «Казантипский» (Республика Крым, ГПЗ «Казантипский» и его охранная зона: 45°28'18.5" N, 35°50'26.1" E и 45°27'47.0" N, 35°49'52.0" E соответственно) – 29–30 мая и 15–19 июня 2022 года, 19 мая 2024 года;

3) в окрестностях Симферополя (Республика Крым) на его крайнем северо-востоке (44°57' N, 34°10' E) – 27–29 мая 2023 года и 7–16 мая 2024 года.

Поиски гнезд *P. dominula* и *P. mongolicus* на растениях ЧБЗ проводили в мае – июне в пределах предпочитаемых мест обитания, а именно: на пониженных участках степных сообществ с доминированием *Artemisia marschalliana* Spreng., в урочищах замкнутых впадин с пресными и солеными озерами и с доминированием *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и *Thinopyrum elongatum* (Host) D. R. Dewey, вокруг березово-дубовых колков, а также в пограничной полосе растительности вдоль Ягорлыцкого залива. Особое внимание обращали на места их успешного гнездования в прошлые годы. Проективное покрытие в среднем составляет 80 %. Скопления весной насчитывают 8–12 гнезд/га, в конце сезона – 1–4 гнезда.

Общая площадь, охваченная поисками гнезд ос-полистов в ГПЗ «Казантипский» и его охранной зоне (в котловине на залежи и по обочинам грунтовых дорог – на участках с рудеральной растительностью), составила около 25 га. ГПЗ «Казантипский» находится на севере Керченского полуострова, который на 2,5 км вдаётся в Азовское море и приурочен к Казантипской возвышенности (44 % территории мыса), окружающей глубокую котловину (37,5 %) эллиптической формы. Котловина образована в сарматских глинах и окружена грядой из нижнемиоценовых мшанковых известняков, имеющих весьма пористую структуру (Антошкина и др., 2020). Территория Казантипского природного заповедника лежит в пределах Казантипского подрайона Керченского флористического района, хорошо очерченного естественными границами и испытывавшего влияние флоры Горного Крыма. Растительность заповедника представлена главным образом настоящими луговыми и петрофитными степями (Новосад, 1992), а также различными жизненными формами растений – деревьями, кустарниками, кустарничками, одно- и многолетними травами (Корженевский и др., 2006). На территории ГПЗ «Казантипский» оба вида полистов гнездятся преимущественно на *Sisymbrium orientale* L., *Artemisia santonicum* L., *A. taurica* Willd., *Cephalaria transsylvanica* (L.) Schrad. ex Roem. et Schult., *Bassia prostrata* (L.) Beck., *Ligustrum vulgare* L., *Centaurea diffusa* L., *Rosa turcica* Rouy. и *R. canina* L., а *P. dominula*, кроме того, на мшанковых известняках и в укрытиях антропогенного происхождения (Литвинюк и др., 2022). В окрестностях Симферополя осы гнездились чаще всего на *Centaurea diffusa*, *Cichorium intybus* L., *Marrubium peligrinum* L. и *Cephalaria transsylvanica*.

Общие черты жизненного цикла ос-полистов. Презимовавшие осемененные самки-основательницы в конце апреля – 1-й декаде мая строят гнездо (поодиночке – гаплометроз или группой – плеометроз). Облигатный гаплометроз отмечен у *P. mongolicus*. Часть семей *P. dominula* и *P. nimpha* (Christ, 1791) основываются группой основательниц (Русина, 2006, 2009). Первое поколение рабочих особей появляется в 1-й половине июня. Развиваясь, семья переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание происходят в конце лета и осенью. Осенью осы покидают гнезда.

При исследовании взаимоотношений ос и пауков определяли, в какой период развития семьи происходило появление:

- 1) паука, его убежищ в гнезде (до или после выхода рабочих, съеден ли был в нем расплод);
- 2) ловчих сетей.

Роль пауков как фактора гибели расплода и семей до выхода рабочих и в первые две недели после их появления была прослежена на территории Казантипа 27–29 мая и 15–19 июня 2022 года. При описании структуры этого локального поселения ос-полистов регистрировали состав каждой семьи: наличие и число самок-основательниц, яиц в гнезде, яиц, личинок I–V возрастов и куколок (Русина, 2006). Отмечали число семей, погибших до или после выхода рабочих и имевших пауков и/или паутину (рис. 1) в ячейках гнезда.

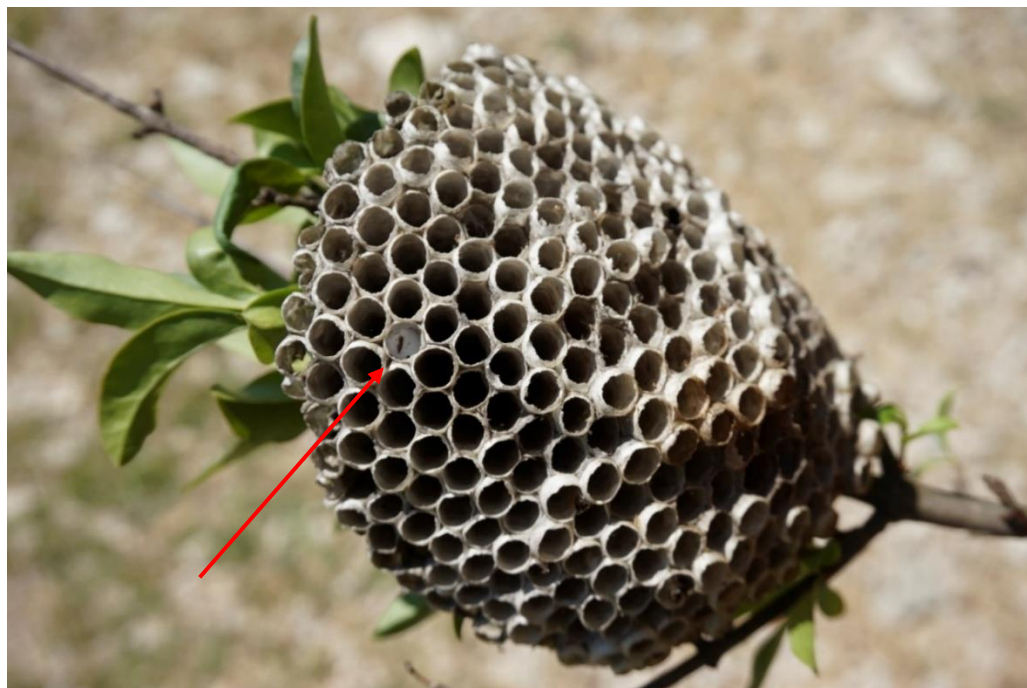


Рис. 1. Убежище паука в ячейке прошлогоднего гнезда *Polistes dominula* (ГПЗ «Казантипский», 17.06.22) (фото А. И. Русина)

При анализе роли пауков в поимке имаго ос в каждом локальном поселении ос (ЧБЗ и ГПЗ «Казантипский») отмечали вид паука и на каком расстоянии от гнезда ос располагались тенета пауков. Различия в характере распределения ловчих сетей в пространстве (возле гнезд ос в пределах до 1 м или в ином месте) оценили с помощью критерия χ^2 .

Исследования роли пауков как фактора недостаточного потребления пищи личинками (пищевой депривации) проводили во второй декаде июля – августе 2009–2010 годов в природных условиях ЧБЗ в период выращивания семьями *P. dominula* будущих основательниц. Помещенные в специальные садки семьи с окольцованными имаго были возвращены на прежнее место гнездования. Каждые 2 или 3 дня семьи забирали ночью в лабораторию для картирования гнезд и кольцевания отродившихся имаго, а утром возвращали назад. Во всех семьях проводили описание фенотипа отродившихся будущих самок-основательниц. Варианты рисунка клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы у 292 самок определяли визуально, сверяясь с эталонным рисунком (рис. 2).

В 2009 году мы описали и сравнили фенооблик будущих самок-основательниц из 3 семей, возле которых были обнаружены тенета пауков, с таковыми из 4 успешных семей. Специальный эксперимент был проведен 4–21 августа 2010 года (Русина, Орлова, 2010), который состоял в уменьшении получаемого личинками количества пищи путем удаления части рабочих в 7 семьях. При этом, исходя из данных гнездовой карты, в каждой конкретной семье число личинок старшего возраста, приходящихся на рабочую самку, увеличивали в 1,5–2 раза. Контрольную группу (№ 1) составили 112 самок, окуклившихся до момента удаления рабочих. Экспериментальную группу (№ 3) составили 36 самок, окуклившихся спустя 3 суток после начала опыта. Контрольная группа (№ 2) включала 4 семьи, возле которых расположили свои ловчие сети *Argiope bruennichi*.

Сравнение частот вариантов рисунков особей контрольных и экспериментальных выборок в каждом опыте проводили с помощью критерия χ^2 .

Поскольку распределение изучаемых параметров гнезд ос-полистов разных видов отличается от нормального (критерий Шапиро-Уилка, $p < 0,05$), выборки в таблице 1 представляли в виде медианы Me [25; 75] [min; max] (25 и 75 – 1-й и 3-й квартили, min и max –

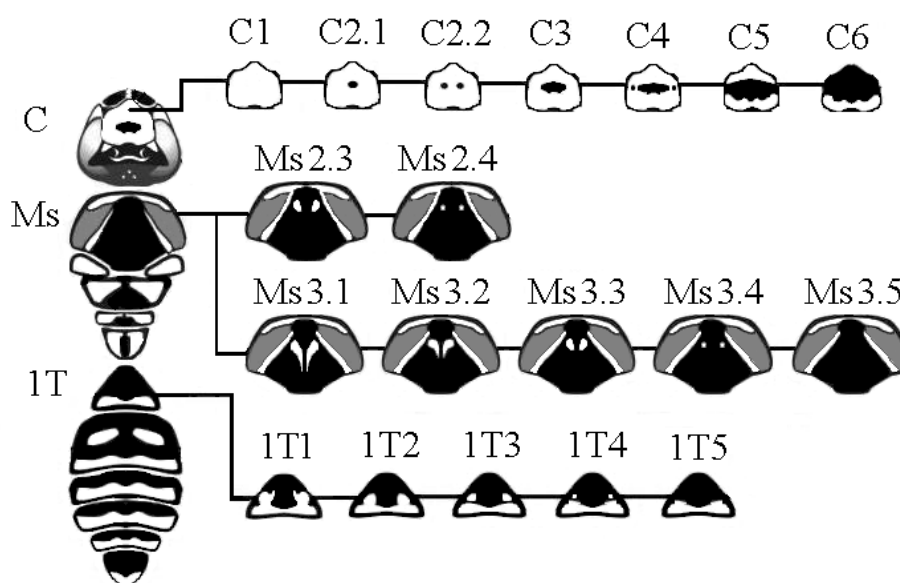


Рис. 2. Варианты меланинового рисунка самки *Polistes dominula*
 C – клипеус, Ms – мезоскутум, 1T – 1-й тергит метасомы (Русина и др., 2007).

минимальное и максимальное значение) (Гланц, 1999). Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001) и программы Biostatistica 4.03 (S.A. Glantz, McGrawHill, перевод на русский язык – «Практика», 1999). Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез принимали равным 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пауки как фактор гибели расплода и семей *Polistes mongolicus* и *P. dominula* в фазе до выхода рабочих

Семьи исследуемых видов на заповедных территориях демонстрировали разную чувствительность к повреждающим факторам, что, вероятно, зависит от условий их гнездования, способов основания семьи и от видового состава энтомофагов.

На территории ГПЗ «Казантипский» и в его окрестностях в 2022 году *Polistes mongolicus* гнезился исключительно на растениях, а *P. dominula* – на растениях, мшанковых известняках и в металлических трубах (так же, как и в 2021 году) (Литвинюк и др., 2022). Часть гнезд *P. dominula*, в отличие от гаплотропичного *P. mongolicus*, была основана группой перезимовавших самок (плеометроз). Доля плеометроза в 2022 году составила 32,1 % (9 из 28 гнезд).

В 2022 году *P. dominula* начинал гнездиться раньше, чем *P. mongolicus*. Об этом косвенно свидетельствуют данные сравнительного анализа гнездовых карт гаплотропичных семей разных видов, составленных 27–28.05.2022 в период до окукливания первых личинок (табл. 1).

Так, в семьях гаплотропичных самок *P. dominula* на 27–28 мая 2022 года статистически значимо больше насчитывали личинок IV и V возрастов, а меньше личинок I возраста, чем в семьях *P. mongolicus* (табл. 1). По размерам гнезд (числу ячеек) сравниваемые выборки двух видов при гаплотропии были сходны.

В 18,99 % (15 из 79) гнезд *P. mongolicus*, найденных в этот период, были обнаружены пауки и/или следы их пребывания в ячейках (в виде убежищ). В 8 гнездах пауки поедали

Таблица 1

Размеры гаплометротичных семей *Polistes dominula* и *P. mongolicus*, гнездящихся в котловине ГПЗ «Казантипский»

Параметры семьи	<i>P. mongolicus</i> (N = 41)	<i>P. dominula</i> (N = 7)	Тест Манна-Уитни
Размер гнезда (в ячейках)	34 [31; 40] [20; 62]	31 [28; 38] [26; 44]	NS
Число яиц	2 [1; 3] [0; 20]	1 [0; 4] [0; 5]	NS
Число личинок 1-го возраста	5 [3; 9] [1; 14]	0 [0; 4] [0; 6]	**
Число личинок 2-го возраста	3 [0; 2] [0; 4]	3 [0; 4] [0; 4]	NS
Число личинок 3-го возраста	1 [0; 3] [0; 8]	2 [2; 3] [1; 3]	NS
Число личинок 4-го возраста	0 [0; 1] [0; 4]	3 [2; 5] [1; 5]	***
Число личинок 5-го возраста	0 [0; 0] [0; 3]	1 [0; 2] [0; 2]	*
Число яиц и личинок 1–3 возраста	11 [8; 17] [0; 22]	9 [3; 15] [2; 17]	NS
Число личинок 4 – 5 возраста	0 [0; 2] [0; 6]	4 [3; 5] [2; 7]	***

Примечание к таблице. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ и NS – $p > 0,05$. Выборки представлены в виде Me [25; 75] [min; max].

личинок. Отловленные в трех гнездах пауки принадлежали к сем. Araneidae. В остальных 5 гнездах наблюдали представителей семейств Salticidae и некоторых других пауков (их отловить не удалось).

Были отмечены некоторые нетипичные особенности в состоянии расплода отдельных гнезд, которые могут свидетельствовать о посещении гнезд энтомофагами. Так, в гнезде из 34 ячеек обнаружена только одна личинка IV возраста; в двух гнездах из 30 и 40 ячеек отмечено по одной личинке I возраста; а в гнезде из 27 ячеек – 8 личинок I возраста.

Брошенные самками *P. mongolicus* гнезда (29,1 %, 27 из 79) насчитывали в среднем 33 [24; 37] [7; 48] ячейки. В 7 из них входы в часть ячеек были плотно оплетены паутиной. Только в одном таком гнезде находился паук. По-видимому, эти семьи погибли либо в связи с гибелью самки на фуражировке, либо из-за энтомофагов (в том числе пауков, съевших расплод).

По результатам анализа состояния семей, проведенного позже (18–20.06.2022), самки *P. mongolicus* не вернулись в гнезда, в которых в мае были обнаружены пауки.

В одном поврежденном гнезде *P. mongolicus* 19 июня была отмечена самка *Pisaura mirabilis* (Clerck, 1757) (Araneae, Pisauridae) (рис. 3). Однако не удалось выяснить, с ней ли оказалась связана гибель расплода и семьи осы.

Плотнo оплетенные ячейки были найдены в одном брошенном гнезде *P. dominula* 28 мая, а в другом – 20 июня. Самка паука-рыси *Oxyopes heterophthalmus* (Latreille, 1804) (Araneae, Oxyopidae) обнаружена в брошенном гнезде *P. dominula* 19 июня 2022 года (рис. 4).

Интересно, что в окрестностях Симферополя 27–29 мая 2023 года наблюдали 3 самцов и 2 самок *O. heterophthalmus*, которые располагались под 18,5 % (5 из 27) гнезд *P. mongolicus* (рис. 5).

Когда пауки *O. heterophthalmus* пытались приблизиться к гнезду осы, самки-основательницы совершали броски и их отгоняли.

В этом же локальном поселении *P. mongolicus* на следующий год 8–16 мая 2024 года были отмечены 12 пауков-рысей под 22 % (11 из 50) гнезд. Под одним гнездом 11 мая обнаружили 2 самок *O. heterophthalmus*, сидящих на расстоянии около 30–40 см друг от друга. Фуражировочная активность самок-основательниц из этих гнезд была существенно снижена.

В окрестностях Казантипского заповедника 19 мая 2024 года возле гаплометротичного гнезда *P. dominula* отметили 1 самку *O. heterophthalmus*.



Рис. 3. Самка *Pisaura mirabilis* в гнезде *Polistes mongolicus*.
(ГПЗ «Казантипский», 18.06.2022) (фото А. И. Русина)



Рис. 4. Самка *Oxyopes heterophthalmus* в гнезде *Polistes dominula*
(ГПЗ «Казантипский», 19.06.2022) (фото А. И. Русина)

Охота пауков-кругопрядов (Araneae, Araneidae) на имаго ос-полистов на этапе выращивания рабочих и репродуктивных особей

На территории Ивано-Рыбальчанского и Соленоозерного участков ЧБЗ в июле – августе 2004–2010 годов найдены 34 ловчие сети *Argiope bruennichi*, 25 из которых были на расстоянии 50–100 см от 16 гнезд *P. dominula* и 9 гнезд *P. mongolicus*. Статистический анализ показал, что пауки строили ловчие сети рядом с гнездами ос, то есть располагали их не случайным образом ($\chi^2 = 12,24$; $df = 1$; $p < 0,001$).

Каждые 3–5 дней в тенета попадали в среднем до 3–4 особей ос. Это были, как правило, нескольцованные особи (47 из 56, 83.93 %), то есть недавно отродившиеся. Таким образом,



Рис. 5. Самец (a) и самка (b) *Oxyopes heterophthalmus* под гнездами *Polistes mongolicus* (окр. Симферополя, 27–28.05. 23) (фото А. И. Русина)

пауки в отдельных семьях снижали число рабочих особей, что могло приводить к пищевой депривации выращиваемых половых особей.

В 2009–2010 годах обнаружены различия по встречаемости вариантов рисунка клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы между самками из гнезд, возле которых располагались ловчие сети пауков, и из контрольных успешных семей (табл. 2 и 3).

Анализ меланинового рисунка будущих самок-основательниц 2009 года, выращиваемых в семьях *P. dominula*, показал, что недостаточное питание личинок в семьях, возле которых *A. bruennichi* располагали ловчие сети, усиливает меланизацию 1-го тергита метасомы, а их клипеус оказывается практически непигментированным. При этом будущие основательницы из экспериментальных семей (2010 года) и семей, в которых часть рабочих была съедена

Таблица 2

Встречаемость (в %) вариантов рисунка
у будущих самок-основательниц *Polistes dominula*, выращенных в разных
категориях семей в 2009–2010 годах в Черноморском биосферном заповеднике

Часть тела	Варианты рисунка	2009		2010		
		1 (N = 81)	2 (N = 29)	1 (N = 112)	2 (N = 34)	3 (N = 36)
Клипеус	C1	0	6,9	1,8	26,5	22,2
	C2	7,4	17,2	19,6	17,7	13,9
	C3	61,7	65,5	57,2	52,9	61,1
	C4	11,1	6,9	19,6	2,9	2,8
	C5	19,8	3,5	1,8	0	0
Мезоскутум	Ms3.1	0	0	0	0	0
	Ms3.2	9,9	3,4	40,2	2,9	5,6
	Ms3.3	85,2	75,9	52,7	47,1	44,4
	Ms3.4	4,9	20,7	7,1	47,1	47,2
	Ms3.5	0	0	0	2,9	2,8
1-й тергит метасомы	1T1	0	0	4,5	0	0
	1T2	12,3	3,45	40,1	41,2	41,7
	1T3	85,2	93,1	55,4	44,1	47,2
	1T4	2,5	3,45	0	14,7	11,1

Примечание к таблице. 1 – будущие самки-основательницы из успешных семей; 2 – из семей, рядом с которыми располагались ловчие сети *Argiope bruennichi*; 3 – будущие самки-основательницы из экспериментальных семей (по: Русина, Орлова, 2010).

Таблица 3

Различия по встречаемости вариантов рисунка у будущих самок-основательниц
Polistes dominula из разных семей в 2009–2010 годах по критерию χ^2

Категории семей	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Самки из семей 1 и 2 (2009 г.)	11,8*; $df = 4$;	7,1*; $df = 2$	18,6***; $df = 2$
Самки из семей 1–3 (2010 г.)	32,4***; $df = 8$	55,3***; $df = 3$	18,7**; $df = 6$
1 и 2	23,0** $df = 4$	40,2* $df = 3$	18,6** $df = 3$
1 и 3	26,5*** $df = 4$	39,7*** $df = 3$	14,2** $df = 3$
2 и 3	NS	NS	NS

Примечание к таблице. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; NS – статистически незначимые различия.

пауками, были сходны по фенооблику (табл. 2, 3). Будущие самки-основательницы экспериментальной группы (опыт 2) в отличие от таковых из контрольной группы чаще имели более светлый вариант клипеуса ($\chi^2 = 22,7$; $df = 2$; $p < 0,001$) и более темные варианты мезоскутума и 1-го тергита метасомы (соответственно, $\chi^2 = 17,2$; $df = 4$; $p < 0,01$ и $\chi^2 = 15,6$; $df = 3$; $p < 0,01$).

На территории ГПЗ «Казантипский», по данным наблюдений 18–20 июня 2022 года, на расстоянии полуметра от двух семей *P. mongolicus* и одной семьи *P. dominula* (на мшанковом известняке) располагались тенета *Araneus angulatus* Clerck, 1757 (Araneae, Araneidae).

Одна рабочая особь *P. mongolicus* была поймана самцом *A. circe* (Audouin, 1826) 19 июня 2022 года (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что многие виды пауков в качестве укрытия от врагов в период линьки и переживания непогоды, для охоты из засады, спаривания или же для устройства гнезда используют замкнутые пространства небольшого объема (Иванов, 1965; Тыщенко, 1971; Foelix, 2011; Михайлов, 2017).

Впервые проведенные специальные наблюдения и полевые учеты на территории ЧБЗ и ГПЗ «Казантипский» показали, что выбор пауками места для питания и линьки осуществляется под влиянием некоторых специфических факторов, таких как вид осы, сроки начала ее гнездования, способы основания семьи и появления рабочих.

Наиболее чувствительными к такому фактору, как хищничество пауков, оказались семьи до появления рабочих, причем гибли в первую очередь те, которые имели одну основательницу и начинали гнездиться позднее, в начале мая. При этом складывается впечатление, что гибель семей от пауков происходила независимо от размеров и состава расплода в гнездах, то есть не избирательно. Однако мы не знаем, сколько личинок и яиц было в каждой конкретной семье до появления около них пауков, какие виды пауков и на какой стадии своего развития попадают в них и как соотносится наблюдаемое явление с их зимовкой в прошлогодних гнездах ос. Показано, что в осенне-зимний период на территории ГПЗ «Казантипский» в гнездах *P. dominula*, имеющего более крупные ячейки, чем у *P. mongolicus*, было и больше ячеек, оплетенных паутиной (Русина и др., 2024). В 13 гнездах, собранных



Рис. 6. Ловчая сеть самца *Araneus circe* и его добыча – рабочая особь *Polistes mongolicus* (ГПЗ Казантипский, 19.06.22) (фото А. И. Русина)

осенью 2022 и зимой – весной 2023 годов, были отловлены 13 пауков на ювенильных стадиях из 8 родов 4 семейств (Русина и др., 2024). Среди них преобладали представители сем. Salticidae (69,2 %, 9 из 13), в основном *Pellenes* sp. (5 особей), а также *Phlegra* sp. (2 особи), *Neon* sp. и по 1 особи двух видов, родовая принадлежность которых не была установлена. Семейства Araneidae (15,4 %, 2 из 13 особей), Cheiracanthiidae (7,69 %, 1 из 13) и Thomisidae (7,69 %, 1 из 13) были представлены ювенильными особями из родов *Agalenatea* Archer, 1951, *Cheiracanthium* C. L. Koch, 1839 и *Xysticus* C. L. Koch, 1835 соответственно.

Последующее содержание и дорастивание некоторых отловленных ювенильных особей из гнезд *Polistes mongolicus* (окр. Симферополя) и *P. dominula* (ГПЗ «Казантипский») в лаборатории павильона «Арахноландия» Московского зоопарка позволило определить их как *Pellenes seriatus* (Thorell, 1875) и *Agalenatea redii* (Scopoli, 1763).

По результатам нашего исследования на территории ЧБЗ показан существенный недокорм выращиваемых личинок будущих основательниц *P. dominula* из-за поедания пауками-кругопрядами *Agriope bruennichi* рабочих из гнезд, возле которых пауки располагали свои тенета.

Существенная пищевая депривация выращиваемых самцов и будущих основательниц была отмечена также в семьях, сильно зараженных паразитоидами 1-й генерации *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera, Ichneumonidae) и *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera, Eulophidae), а также клещом *Sphexicozella connivens* Mahunka, 1970 (Acari, Astigmata: Winterschmidtidae) (Русина, 2008, 2009; Русина и др., 2016).

Условия недокорма личинок складываются в ЧБЗ по разным причинам почти у 50 % производящих половое поколение семей *P. dominula* при их гнездовании на растениях. Самки, выращенные в условиях пищевой депривации, сходны в фенотипическом отношении с теми, которые тяготеют к более поздней закладке гнезд весной, а также к гнездованию в скоплениях и к плеометрозу (Русина, 2009).

Остается неизученным влияние хищничества пауков-кругопрядов на недокорм личинок самцов, на фенооблик имаго и репродуктивные тактики самцов *P. dominula*. Показано, что самцы-мигранты у этого вида выращиваются в сиротских и перезаложенных семьях, а

групповое токование связано с высокой интенсивностью их заражения клещом *S. connivens* (Русина и др., 2009, 2013). Очень перспективным модельным видом в такого рода исследованиях может оказаться *P. mongolicus*, поскольку его жизненный цикл продолжается до конца августа и клещ *S. connivens* в их семьях не отмечен (Русина, 2009). Массовый выход самцов этого вида отмечается в последней декаде июля и начале августа. Самцы приступают к токованию в середине сентября поодиночке и группой (Русина и др., 2009).

Необходимость проведения дальнейших исследований видового состава пауков-энтомофагов и их роли как фактора гибели семей ос-полистов до выхода рабочих и фактора пищевой депривации, влияющего на фенотипическую изменчивость будущих основательниц, выбор ими брачного партнера, репродуктивные тактики самцов и особенности формирования пространственно-временной структуры поселений ос-полистов в целом очевидна.

Благодарности. Мы глубоко признательны дирекции и сотрудникам Черноморского Биосферного заповедника и ГПЗ «Казантипский» за предоставленную возможность проведения исследования и содействие в нем, а также А. П. Моргачеву и Д. С. Малову за активное участие в поиске гнезд. Искренне благодарим мы также к. б. н. А. В. Фатерыгу за помощь в определении растений, д. б. н. С. Я. Резника, д. б. н. Б. А. Коротяева, д. б. н. С. А. Белокобыльского и проф. Э. Джианнотти (Бразилия) за ценные замечания при обсуждении результатов и работе над рукописью.

Мы выражаем глубокую благодарность д-ру Р. Ноймейеру (Швейцария) за определение *Polistes mongolicus*, проведенного на основании молекулярно-генетического анализа их митохондриального гена COI (баркодинга).

Работа А. А. Надольного была выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме № 124022400148-4.

Список литературы

- Антошкина А. И., Леонова Л. В., Симакова С. Ю. Новый взгляд на формирование миоценовых мшанковых биогермных известняков мыса Казантип, Крым // Доклады Российской академии наук. Науки о земле. – 2020. – Т. 491, № 2. – С. 10–14.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
- Иванов А. В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. – Л.: Издательство Ленинградского университета, 1965. – 304 с.
- Корженевский В. В., Рыфф Л. Э., Литвинюк Н. А. Анализ флоры высших сосудистых растений Казантипского природного заповедника // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2006. – Т. 126. – С. 165–189.
- Литвинюк Н. А., Русина Л. Ю., Фатерыга А. В. Осы-полисты (Hymenoptera, Vespidae) окрестностей Казантипского заповедника // Научные исследования в зоологических парках. – 2022. – Т. 37. – С. 353–362.
- Маринич А. М., Пашенко В. М., Шищенко П. Г. Ландшафты и физико-географическое районирование. – Киев: Наукова думка, 1985. – 221 с.
- Михайлов К. Г. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 2. Пауки. Морфология, анатомия, биология. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 63 с.
- Новосад В. В. Флора Керченско-Таманского региона. – Киев: Наукова думка, 1992. – 278 с.
- Русина Л. Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. – Херсон: Издательство Херсонского государственного университета, 2006. – 200 с.
- Русина Л. Ю. Реакция паразитоидов бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) на распределение хозяина // Энтомологическое обозрение. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 514–536.
- Русина Л. Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Русского энтомологического общества. – 2009. – Т. 79. – С. 1–217.
- Русина Л. Ю. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae) // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, вып. 12. – С. 1520–1530.
- Русина Л. Ю. Пространственно-временные аспекты взаимоотношений паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) с ресоциальной осой-хозяином *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Зоологического института РАН. – 2011. – Т. 315, вып. 1. – С. 53–62.
- Русина Л. Ю. Роль паразитоидов в регуляции численности популяции ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) // Энтомологическое обозрение. – 2012. – Т. 91, вып. 4. – С. 691–703.

- Русина Л. Ю., Богущкий М. П., Русин И. Ю., Рева А. В., Орлова Е. С. Численная реакция первой генерации *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) в поселениях хозяев *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) // Евразийский энтомологический журнал. – 2016. – Т. 15, вып. 1. – С. 116–122.
- Русина Л. Ю., Орлова Е. С. 2010. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии // Труды Русского энтомологического общества. – 2010. – Т. 81, вып. 2. – С. 165–171.
- Русина Л. Ю., Осипов Д. В., Надольный А. А., Русин А. И., Литвинюк Н. А., Попов И. Б. Зимовка ювенильных пауков (Arachnida, Aranei) в гнездах ос-полистов (Insecta, Hymenoptera, Vespidae) и опыт их дорашивания в Московском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. – 2024. – Т. 38. – С. 422–431.
- Русина Л. Ю., Русин А. И., Лукашук Е. В., Егунова О. Е. Реакция паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera, Ichneumonidae) на пространственно-временные аспекты гнездования хозяина *Polistes nimpha* (Christ, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) в Хоперском природном заповеднике // Экосистемы. – 2023. – Т. 33. – С. 97–113.
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Орлова Е. С. Связь репродуктивных стратегий самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) с клещевой инвазией *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Природничий альманах. – 2013. – Т. 18. – С. 135–146.
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Привалова Е. А. Репродуктивные стратегии самцов ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Нижнем Приднестровье // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88, вып. 3. – С. 500–511.
- Тыщенко В. П. Определитель пауков европейской части СССР. – Л.: Наука, 1971. – 283 с.
- Chadab R. Early warning cues for social wasps attacked by army ants // Psyche. – 1979. – Vol. 86. – P. 115–123.
- Chadab R., Rettenmeyer C. W. Comparative behavior of social wasps when attacked by army ants or other predators and parasites // Proc. 9th. Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects. – 1982. – P. 270–274.
- Jeanne R. L. Chemical defense of brood by a social wasp // Science. – 1970. – Vol. 168. – P. 1465–1466.
- Jeanne R. L. The adaptiveness of social wasp nest architecture // The Quarterly Review of Biology. – 1975. – Vol. 50. – P. 267–287.
- Foelix R. F. Biology of Spiders. – New York: Oxford University Press, 2011. – 419 p.
- Keeping M. G. Rubbing behavior and morphology of van der Vecht's gland in *Belonogaster petiolata* (Hymenoptera: Vespidae) // Journal of Insect Behavior. – 1990. – Vol. 3. – P. 85–104.
- London K. B., Jeanne R. J. Envelopes protect social wasps' nests from phorid infestation (Hymenoptera: Vespidae, Diptera: Phoridae) // Journal of the Kansas Entomological Society. – 1998. – Vol. 71, N 2. – P. 175–182.
- London K. B., Jeanne R. J. The interaction between mode of colony founding and nest architecture to ant defense in polistine wasps // Ethology Ecology & Evolution. – 2000. – Vol. 12. – P. 13–35.
- London K. B., Jeanne R. J. Wasps learn to recognize the odor of local ants // Journal of the Kansas Entomological Society. – 2005. – Vol. 78. – P. 134–141.
- Lutz G. G., Strassmann J. E., Hughes C. R. Nest defense by the social wasps, *Polistes exclamans* and *P. instabilis* (Hymenoptera: Vespidae) against the parasitoid *Elasmus polistis* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophidae). Entomological News. – 1984. – Vol. 95, N 2. – P. 47–50.
- Makino S. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). Kontyû. – 1983. – Vol. 51, N 3. – P. 426–434.
- Makino S. 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. – 1989. – Vol. 31, N 1. – P. 1–10.
- Makino S., Sayama K. Bionomics of *Elasmus japonicus* (Hymenoptera, Elasmidae), a parasitoid of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera, Vespidae) // Japanese Journal of Entomology. – 1994. – Vol. 62, N 2. – P. 377–383.
- Manzoli-Palma M. F., Gobbi N. Sting autotomy, sting morphology and sociality in neotropical vespids (Hymenoptera: Vespidae) // Journal of Hymenoptera Research. – 1997. – Vol. 4. – P. 152–162.
- Overall W. L., Simões D., Gobbi N. Colony defense and sting autotomy in *Polybia rejecta* (Hymenoptera: Vespidae) // Revista Brasileira de Entomologia. – 1981. – Vol. 25. – P. 41–47.
- Post D. C., Jeanne R. L. Colony defense against ants by *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Wisconsin // Journal of the Kansas Entomological Society. – 1981. – Vol. 54. – P. 599–615.
- Rusina L. Yu. The impact of birds and grasshopper *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae) on *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and *P. gallicus* paper-wasp populations in the Black Sea Reserve // Vestnik Zoologii. – 2003. – Vol. 37, N 3. – P. 96.
- Smith A. R., O'Donnell S., Jeanne R. L. Correlated evolution of colony defense and social structure: a comparative analysis in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae) // Evolutionary Ecology Research. – 2001. – Vol. 3. – P. 331–344.
- Starr C. K. Enabling mechanisms in the origin of sociality in the Hymenoptera – the sting's the thing // Annals of the Entomological Society of America. – 1985. – Vol. 78. – P. 836–840.
- Starr C. K. In reply, is the sting the thing? // Annals of the Entomological Society of America. – 1989. – Vol. 82. – P. 6–8.
- Strassmann J. E. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans* // Ecology. – 1981. – Vol. 62, N 5. – P. 1225–1233.
- Togni O. C., Giannotti E. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) // Sociobiology. – 2007. – Vol. 50. – P. 1–20.
- Togni O. C., Giannotti E. Nest defense behavior against ant attacks in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) // Acta Ethologica. – 2008. – Vol. 11. – P. 43–54.

Turillazzi S. *Polistes* venom: a multifunctional secretion // *Annales Zoologici Fennici*. – 2006. – Vol.43. – P. 488–499.

Turillazzi S., Ugolini A. Rubbing behavior in some European *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) // *Monitore Zoologico Italiano*. – 1979. – Vol. 13. – P. 129–142.

West-Eberhard M. J. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini) // *Proceedings of the International Symposium on Social Insects in the Tropics*. – 1982. – P. 97–128.

Rusina L. Yu., Rusin A. I., Nadolny A. A., Litvinyuk N. A., Valyukh I. F. Predator–prey relationships between spiders (Arachnida, Araneae) and social wasps *Polistes dominula* (Christ, 1791) and *P. mongolicus* du Buysson, 1911 (Hymenoptera, Vespidae) // *Ekosistemy*. 2025. Iss. 43. P. 149–161.

The article presents the results of an assessment of predator-prey relationships between spiders (Araneae) and colonies of resocial wasps *Polistes dominula* and *P. mongolicus* (Hymenoptera, Vespidae), nesting in the coastal steppes, in different periods of their life cycle.

In the territory of the Kazantip Nature Reserve (May–June 2022), it was observed that before the emergence of workers, the haplometrotic *P. mongolicus*, nesting later than the pleometrotic *P. dominula*, had a more pronounced death of colonies from brood-eating wasps by juvenile spiders of the families Araneidae and Salticidae. In the vicinity of Simferopol (the second decade of May 2023–2024) males and females of lynx spiders *Oxyopes heterophthalmus* were observed to enter 18.5–22% nests of *P. mongolicus*. The queens of *P. mongolicus* of those colonies reduced their foraging activity and drove away spiders that tried to enter the nests. In the territory of the Black Sea Biosphere Reserve (July–August 2008 and 2009), spiders *Argiope bruennichi*, placing their webs near the nests of *P. dominula* and catching in them the workers, turned out to be an important factor of trophic deprivation of reproductive individuals raised in such colonies. Future foundresses of *P. dominula*, raised under conditions of food deficiency, had darker variants of the mesoscutum and first abdominal tergite, as well as lighter variants of the clypeus. The future queens raised in conditions of food deprivation are phenotypically similar to those that tend to nest later in spring, as well as to nest in clusters and to pleometrosis.

Key words: social wasps, spiders, Vespidae, Araneidae, Salticidae, predator-prey relationships, food deprivation, haplometrosis, pleometrosis, *Polistes dominula*, *Polistes mongolicus*, *Argiope bruennichi*.

Поступила в редакцию 30.09.25

Принята к печати 16.10.25