

Численная реакция первой генерации *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) в поселениях хозяев *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae)

Numerical response of the first generation of *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in the host populations of *Polistes nimpha* (Christ) and *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae)

А.Ю. Русина*, М.П. Богущкий**, И.Ю. Русин**,
А.В. Рева**, Е.С. Орлова**
L.Yu. Rusina*, M.P. Bogutskiy**, I. Yu Rusin**,
A.V. Reva**, E.S. Orlova**

* Московский зоопарк, ул. Большая Грузинская 1, Москва 123242 Россия. E-mail: lirusina@yandex.ru.

* Moscow Zoo, B. Gruzinskaya Str., 1, Moscow 123242 Russia.

** Херсонский государственный университет, ул. 40 лет Октября, 27, Херсон 73000 Украина. E-mail: kikimos@yandex.ru.

** Kherson State University, 40 let Oktyabrya Str. 27, Kherson 73000 Ukraine.

Ключевые слова: социальные осы, паразитоиды, функциональная и численная реакции, зараженность семьи и локального поселения, *Latibulus argiolus*, *Polistes nimpha*, *P. gallicus*

Key words: social wasps, insect parasitoids, functional and numerical responses, colony and population infestation, *Latibulus argiolus*, *Polistes nimpha*, *P. gallicus*

Резюме. Поведенческие реакции паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) 1-й генерации были нами проанализированы по данным картирования 553 гнезд, собранных в июне–июле 2007–2010 гг. на территории Херсонской, Луганской и Сумской областей Украины в 7 локальных поселениях *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae). Встречаемость зараженных семей в локальных поселениях составила в среднем около 38 %. Обнаружено, что во всех изученных локальных поселениях, кроме тех, где отмечена низкая встречаемость зараженных семей, самки *Latibulus argiolus* 1-й генерации выбирали наиболее крупные семьи осы-хозяина. Оказалось, что процесс заражения упорядочен: чем выше встречаемость зараженных семей в локальных поселениях, тем чаще семьи заражены до выхода рабочих. Полагаем, что регуляция паразитоидами семейной продукции осы-хозяина, отмечаемая в природе в годы относительного обилия паразитоида, обусловлена в первую очередь действием агрегативного компонента.

Abstract. The behavioral response of the 1st generation of *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitoids were analyzed according to data of 553 nest mappings from seven *Polistes nimpha* (Christ) and *P. gallicus* (Linnaeus) (Hymenoptera: Vespidae) local settlements in June–July, 2007–2010 from the territories of Kherson, Lugansk and Sumy Provinces of Ukraine. The fraction of infested colonies in the local settlements was on average about 38 %. It was revealed that in all settlements studied, except those

with low frequency of infested colonies, the *Latibulus argiolus* females of the 1st generation selected the largest host colonies. It was found that the infestation process was ordered: the higher was the fraction of infested colonies in the local settlements, the more often colonies were infested before worker emergence. We consider that colony productivity regulation observed when the parasitoids were abundant is caused primarily by the impact of the aggregation component.

Введение

Самки паразитоидов ресоциальных ос-полистов и белоногастеров (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae, *Polistes* Latreille, 1802, *Belonogaster* Saussure, 1853) проявляют поведенческую реакцию на плотность популяции осы-хозяина (размеры пищевого пятна), выбирая для заражения наиболее крупные (по числу личинок в гнезде, пригодных для заражения) и/или близко расположенные семьи [Strassmann, 1981; Keeping, Crewe, 1983; Rusina, 2008, 2013; Русина, 2009, 2011a (Rusina, 2009, 2011a)]. Известно, что на зараженность пищевого пятна оказывают влияние особенности защитного поведения хозяина [Strassmann, 1981; Lutz et al., 1984; Makino, 1989; Makino, Sayama, 1994; Rusina, 2008; Русина, 2009 (Rusina, 2009)], а также такие биологические особенности паразитоида, как его про- или синовигенность, специфика зи-

мовки, внутри- и межвидовая конкуренция, клещевая инвазийность хозяина, а также время, затрачиваемое на поиски пригодного для заражения хозяина, ограниченное число готовых к откладке яиц и др. [Hassell, Waage, 1984; Makino, 1989; Makino, Sayama, 1994; Rusina, 2008, 2011b, 2013; Русина, 2009, 2011a (Rusina, 2009, 2011a); Русина и др., 2015 (Rusina et al., 2015)]. Обнаружено, что степень участия паразитоида в регуляции численности хозяина может зависеть от периода развития семьи, на который приходится заражение [Makino, Sayama, 1994; Rusina, 2008, 2013; Русина, 2011a (Rusina, 2011a)]. Регулирующий эффект становится заметным лишь при таком совпадении фаз жизненных циклов паразитоида и хозяина, когда зараженными оказываются личинки, дающие первую когорту рабочих ос. Существенный интерес в связи с этим представляет изучение факторов заражения паразитоидами расплода ресоциальных ос до выхода рабочих, что и стало целью нашего исследования.

Ранее было показано, что увеличение плотности гнездования ос *Polistes dominula* (Christ, 1791) и *P. nimpha* (Christ, 1791) в укрытиях сопровождается возрастанием доли расплода, зараженного паразитоидами *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae) и *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera: Eulophidae) [Rusina, 2008; 2013]. При этом заражение семей ос-полистов начинается в более ранние сроки и часто до выхода рабочих. В последнем случае развиваются самые мелкие гнезда в популяции, в которых не менее 5 %, а иногда и более 10 % ячеек имеют следы пребывания паразитоидов [Русина, 2009, 2011a (Rusina, 2009, 2011a)].

Обнаружено, что к заражению семей до выхода рабочих могут приводить также сдвиги начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки из-за специфичных погодных условий в период основания семьи [Русина, 2009, 2011a (Rusina, 2009, 2011a)]. Вместе с тем зараженные до выхода рабочих семьи были отмечены и при более низкой плотности гнезд хозяина, а также при более благоприятных погодных условиях у гнездящихся на растениях *P. gallicus* (Linnaeus, 1767) и *Polistes nimpha* (Christ, 1791). Эти виды, населяющие степные и лесостепные ландшафты, а также урбаноценозы Украины были выбраны в качестве модельных видов осы-хозяина [Русина, 2006 (Rusina, 2006)].

Общие черты их жизненного цикла таковы. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы в 1-й декаде мая строят гнездо и выращивают первое поколение рабочих особей, которые появляются 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. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Среди паразитоидов был выбран ихневмонид *Latibulus argiolus*, который наиболее часто встречается в районе исследований. Этот вид имеет 2 гене-

рации: самки 1-й генерации заражают семьи хозяина с конца мая до середины июня, а самки 2-й — со второй половины июля до начала августа. Самки нового поколения нуждаются для созревания яиц в дополнительном питании (синовигенный паразитоид). Потребность в дополнительном питании заставляет паразитоида покидать участки со скоплениями хозяев и затем снова их находить. При этом зараженность хозяев ограничена тем, что за определенный отрезок времени самка *L. argiolus* способна отложить лишь созревшую часть яиц даже при постоянном наличии в гнезде пригодных личинок. На личинку осы-хозяина самка *L. argiolus* откладывает одно яйцо [Makino, 1983; Русина, 2009 (Rusina, 2009)].

Материалы и методы

Исследования поведенческой реакции природной популяции паразитоида *Latibulus argiolus* 1-й генерации проводилось в сроки, когда результаты их активности в семьях *P. gallicus* и *P. nimpha* могли быть проанализированы по гнездовым картам (июнь — июль 2007–2010 гг.).

Перечисленные ниже 7 локальных поселений ос хотя и относятся к разным видам, географическим точкам и годам, но представляют с известной долей приближения срезы развития разных категорий семей (зараженных и незараженных) в сезонном аспекте: (I) 6–8 июня 2009 г. — *P. gallicus* в окрестностях г. Херсон; (II) 9–17 июня 2010 г. — *P. nimpha* в окрестностях с. Вакаловщина Сумского района, Сумской области; (III) 16–26 июня 2007 г. — *P. nimpha* на степных участках отделения Провальская степь Луганского природного заповедника (ЛПЗ); (IV) 30 июня–4 июля 2008 г. — *P. nimpha* на степных участках отделения Стрельцовская степь ЛПЗ; (V и VI) 5–12 июля 2008 и 15–18 июля 2009 гг. — *P. nimpha* на степных участках отделения Провальская степь ЛПЗ; (VII) 18–22 июля 2009 г. — *P. gallicus* в окрестностях г. Луганск.

В каждом локальном поселении отмечали как населенные осами гнезда (неповрежденные или поврежденные хищниками в той или иной степени), так и брошенные ими. В качестве показателя относительной численности паразитоида использовалось число семей с *L. argiolus*, выраженное в процентах от общего числа семей в поселении (далее — встречаемость зараженных семей или зараженность поселения). Этот способ не позволяет учесть абсолютное число самок *L. argiolus*, а также определить характер их реакции (функциональной или численной), но все же дает возможность оценить некоторые особенности их поведенческих реакций.

Различия между локальными поселениями по встречаемости зараженных семей оценивали с помощью критерия χ^2 .

О неслучайном выборе паразитоидом гнезд судили по результатам сравнения размеров семей (зараженных и незараженных) с помощью критерия Манна-Уитни (в случае множественных сравнений

учитывалась поправка Бонферрони). В населенных осами гнездах оценивалось потенциальное число имаго (ПЧИ), т.е. сумма числа рабочих и самцов, вышедших из куколок, а также числа ячеек с паразитоидами. Для этого анализа были отобраны 463 неповрежденных гнезда, по которым были также составлены гнездовые карты [Русина, 2006 (Rusina, 2006)]. На трафарет из шестиугольников наносили контур гнезда и отмечали расположение в ячейках разных категорий расплода (яиц, личинок I–V возрастов и куколок), а также следы пребывания паразитоидов, личинки которых съедают куколку хозяина. Присутствие *L. argiolus* определяли по наличию по краям ячейки овально скошенных остатков личинной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета [Makino, 1983].

В I и II локальных поселениях (Херсон, 2009 и Сумской обл., 2010) с целью сравнения были собраны 90 брошенных гнезд *P. gallicus* и *P. nimpha*, зараженных и незараженных *L. argiolus*. Брошенное гнездо имело менее 60 ячеек каждое и было без признаков повреждения. Гибель расплода и семьи происходит в результате исчезновения самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки) до выхода рабочих. Заполняя гнездовую карту брошенного гнезда, отмечали его размеры (число ячеек), число мекониев в соте и число ячеек с паразитоидом. Меконий представляет собой содержимое задней кишки, который выделяет личинка перед окукливанием на дно ячейки.

С помощью теста Крускала-Уоллиса (критерий H), а также путем попарного сравнения по критерию Данна (критерий Q) [Гланц, 1999 (Glantz, 1999)] провели оценку сезонного развития и размеров следующих категорий семей: (1) — семей с зараженностью паразитоидами свыше 5%; (2) — семей с зараженностью до 5%; (3) — незараженных паразитоидами семей. Для сравнения семей с разной степенью зараженности (до и свыше 5% соответственно) с помощью критерия Манна-Уитни (учитывалась поправка Бонферрони) использовали данные гнездовых карт по числу ячеек с *L. argiolus*.

Были определены, в какой период развития семьи происходило заражение расплода. (1) — 1-я генерация паразитоида заражает семью до выхода рабочих; пораженными оказываются личинки, из которых должны были развиваться первые рабочие; ячейки со следами пребывания паразитоида располагаются в центре гнезда; размеры гнезда — до 50 ячеек. (2) — 1-я генерация заражает личинок вскоре после выхода рабочих, т.е. личинок, из которых должны были развиваться более поздние рабочие; ячейки с паразитоидами располагаются как в центре, так и на периферии гнезда; размеры гнезда — от 50 ячеек и выше.

С помощью теста корреляции Спирмена (r_s) оценивали связь относительной численности паразитоидов (зараженности локального поселения осы-хозяина) и сроков заражения (встречаемость семей, в которые паразитоиды проникли до выхода рабочих).

Поскольку распределение изучаемых параметров отличается от нормального (критерий Шапиро-Уилка, $p < 0,05$), то на рисунках выборки представляли в виде медианы Me [25; 75] [min; max] (25 и 75 — 1-й и 3-й квартили, min и max — минимальное и максимальное значение) [Гланц, 1999 (Glantz, 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

Встречаемость семей *P. gallicus* и *P. nimpha*, в гнездах которых были обнаружены следы пребывания паразитоида *L. argiolus*, в среднем составила 38,7 [31,1; 70,6] [23,3; 89,3]%. Выборки существенно различались по встречаемости зараженных семей: $\chi^2 = 90,36$; $df = 6$; $p < 0,001$. Высокая встречаемость зараженных семей (от 38 и свыше 89%) отмечена в I, III, V и VI поселениях: 89,3% (50 из 56), 70,6% (36 из 51), 38,7% (41 из 106) и 55,9% (57 из 102). В поселениях II и IV встречаемость семей с *L. argiolus* была умеренной: 31,1% (69 из 222) и 33,8% (22 из 65), а в поселении VII — низкой: 23,3% (14 из 60) соответственно. В выборке VII луганских *P. gallicus* 2009 г. (низкая зараженность поселения) по сравнению с выборками I, III, V и VI (высокая зараженность поселения) семьи с *L. argiolus* отмечались статистически значимо реже (критерий $\chi^2 = 50,94$; 24,87; 8,92 и 9,25, соответственно; все $df = 1$; $0,001 < p < 0,01$).

В гнездах с паразитоидом в среднем 2 [1; 4] [1; 14] ячеек имели следы пребывания *L. argiolus*. В сильно зараженных гнездах, в которых доля ячеек с паразитоидом 5 и более%, число ячеек с *L. argiolus* составило 5 [4; 6] [3; 14]. В слабо зараженных гнездах (доля ячеек с паразитоидом менее 5%) — 2 [1; 2] [1; 7].

Как видно на рис. 1, в каждой из выборок, кроме VII, незараженные семьи уступали по ПЧИ зараженным. Следовательно можно утверждать, что самки *L. argiolus* 1-й генерации выбирали наиболее крупные семьи ос *P. nimpha* и *P. gallicus*. Эти зараженные *L. argiolus* семьи были, по-видимому, основаны раногнездящимися самками-генералистами с высокой плодовитостью. Сходство в размерах зараженных и незараженных семей в выборке VII связано, по-видимому, в первую очередь с низкой встречаемостью паразитоида.

Дополнительным свидетельством выбора паразитоидами более крупных семей в поселении служат данные по брошенным гнездам, т.е. гнездам, утратившим основательницу до выхода рабочих. Так, гнезда зараженных и незараженных херсонских семей *P. gallicus* 2009 г. и сумских *P. nimpha* 2010 г. по размерам были сходны (рис. 2 А). Однако, гнезда со следами нахождения в ячейках паразитоидов имели больше мекониев, чем незараженные (рис. 2 Б).

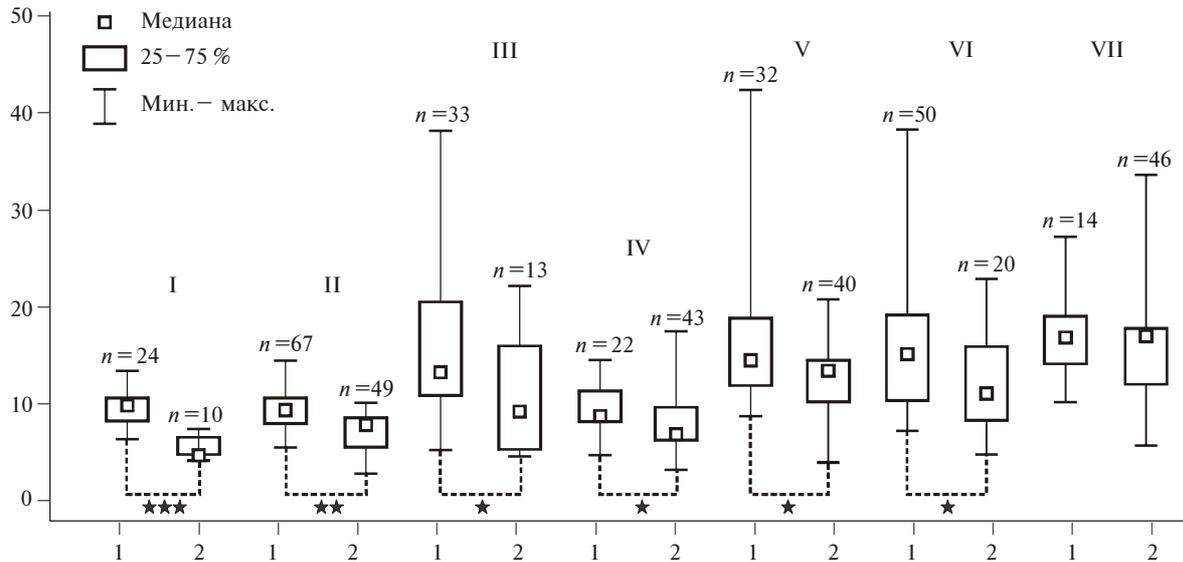


Рис. 1. Размеры зараженных и незараженных 1-й генерацией паразитоида *Latibulus argiolus* семей *Polistes nimpha* и *P. gallicus* [по: Русина, 2011a (Rusina, 2011 a); Rusina, Orlova, 2011 с дополнениями]. По оси ординат: потенциальное число имаго. По оси абсцисс: 1 — зараженные семьи; 2 — незараженные семьи; Тест Манна-Уитни с поправкой Бонферрони: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$. I–VII — места выборки и даты сбора данных указаны в тексте.

Fig. 1. The sizes of *Polistes nimpha* and *P. gallicus* colonies infested and non-infested by the first generation of *Latibulus argiolus* (after Rusina, 2011a; Rusina, Orlova, 2011 with additions). X-axis: 1 — infested colonies; 2 — non-infested colonies. The the Mann–Whitney U-test with Bonferroni correction: — $p < 0.05$; ** — $p < 0.01$; *** — $p < 0.001$. I–VII — localities and dated of colonies collections are in text.

Выбор паразитоидами 1-й генерации наиболее крупных семей в поселении хозяина, а также более высокую их активность в таких семьях можно проследить на рис. 3 и 4.

Семьи, зараженные на 5 и более %, на более ранних стадиях их сезонного развития — самые круп-

ные по ПЧИ (выборка херсонские *P. gallicus* 2009 г. и сумские *P. nimpha* 2010 г.) (рис. 3), даже несмотря на низкую численность рабочих в них. В более поздние сроки сезонного развития семей различия между разными их категориями (зараженными на 5 % и более, зараженными менее 5 % и незараженными)

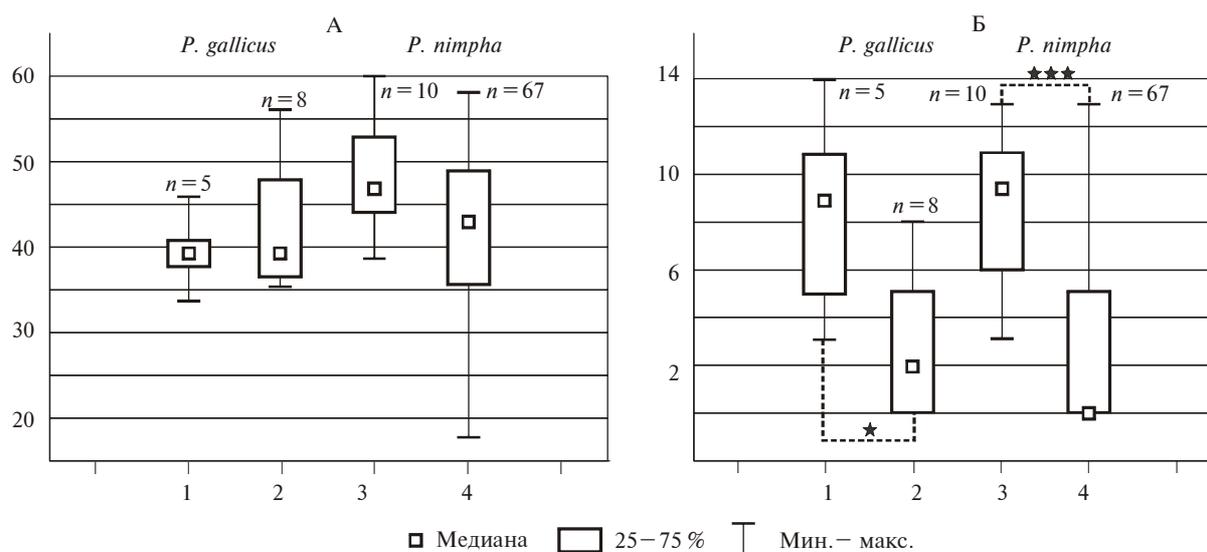


Рис. 2. Размеры зараженных и незараженных семей *Polistes nimpha* и *P. gallicus*, погибших на стадиях до выхода рабочих, по числу яиц (А) и числу мекониев (Б). По оси ординат: 1, 3 — зараженные семьи; 2, 4 — незараженные семьи. Тест Манна-Уитни с поправкой Бонферрони: * — $p < 0,05$; *** — $p < 0,001$.

Fig. 2. The sizes of infested and non-infested *Polistes nimpha* and *P. gallicus* colonies, measured by number of cells (A), and number of meconium (B), which were perished on stages before worker emergence. Y-axis: 1, 3 — infested colonies; 2, 4 — non-infested colonies. The Mann–Whitney U-test with Bonferroni correction: * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$.

выражены по-иному. Наиболее крупными по ПЧИ, как видно на рис. 3, оказываются семьи, которые были заражены паразитоидами в более поздние сроки или в меньшей степени. Их когорта рабочих пострадала существенно меньше, поскольку в сильно зараженных семьях по сравнению с семьями, зараженными слабо, в гнездах обнаружено статистически значимо больше ячеек с паразитоидом (рис. 4).

В дальнейшем по нашим наблюдениям именно слабо- и незараженные семьи активно развиваются в сезоне и чаще подвергаются нападению 2-й генерации паразитоидов.

Встречаемость в поселениях семей, зараженных до выхода рабочих, составила: 50, 5,9, 13,7, 0, 0, 9,8 и 0 % соответственно. При низкой зараженности поселений паразитоиды 1-й генерации приступали к заражению только после выхода рабочих. Однако при высокой, а в ряде случаев и при умеренной численности паразитоида заражению в семье подвергались те личинки, из которых обычно развивается 1-я когорта рабочих.

При объединении данных этого исследования и опубликованных ранее [Rusina, 2013] в общую совокупность обнаружено, что процесс заражения упорядочен: чем выше зараженность поселения первой генерацией паразитоидов, тем выше встречаемость семей, зараженных до выхода рабочих ($r_s = 0,77$, $n = 19$, $p < 0,001$). Таким образом, с увеличением зараженности поселений наблюдается сдвиг сроков заражения на более ранние этапы развития семьи хозяина.

Обсуждение

Исследование регуляторной роли паразитоидов социальных ос затруднено методически из-за сложности разграничения их функциональной и численной реакций, а также из-за специфики сезонного развития семьи осы-хозяина, сопровождающейся увеличением числа пригодных для заражения личинок.

Судя по опубликованным ранее [Rusina, 2013] и приведенным в данном исследовании результатам, у самок *L. argiolus* поведенческая реакция на размеры пищевого пятна не проявляется при низкой их численности. Зараженные и незараженные семьи в таких локальных поселениях сходны по размерам, и крайне редко встречаются или вообще отсутствуют гнезда, в которых 5 и более % ячеек имеют следы пребывания паразитоида.

Повышение численности *L. argiolus* сопровождается заражением ими крупных семей хозяина. При этом в крупных по размерам семьях (и в местах с высокой скученностью гнезд) *L. argiolus* заражают и большее число (долю) личинок [Rusina, 2008, 2013]. Сколько самок паразитоида участвует в заражении таких семей остается пока не выясненным.

Как было показано при изучении паразитоидов одиночных насекомых [Hassell, 1966, 2000; Виктор, 1975, 1976 (Viktorov, 1975, 1976); Хорхордин, 1975, 1977 (Khorkhordin, 1975, 1977); Hassell, Waage, 1984; Гурьянова, 1984 (Guryanova, 1984)], если наблюдается рост зараженности хозяина на относительно низ-

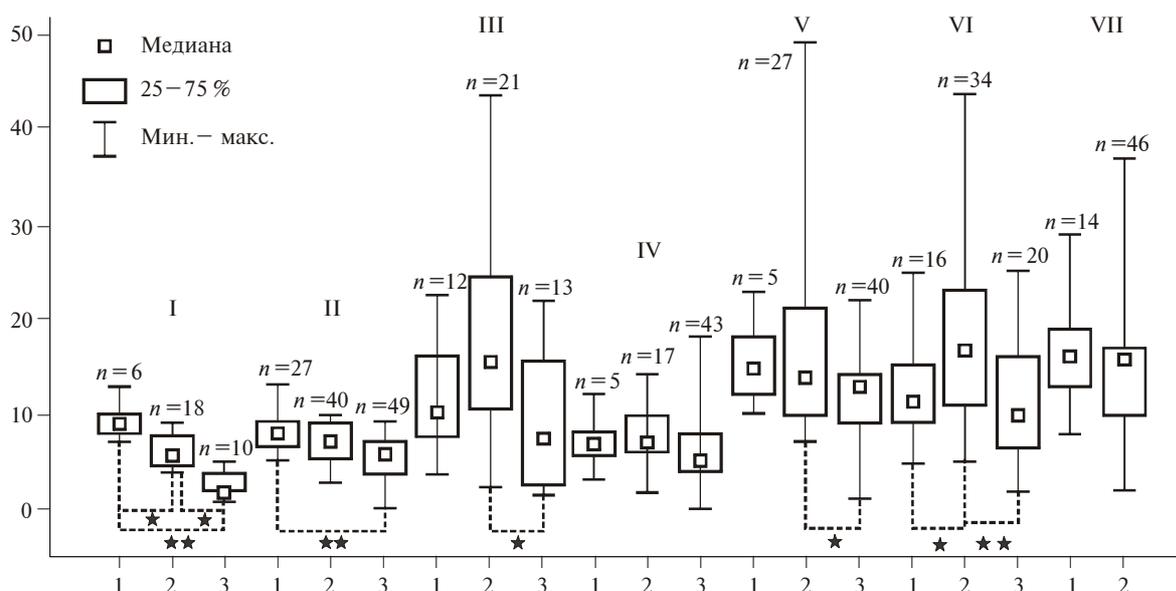


Рис. 3. Размеры семей ос-полистов, оцененные по потенциальному числу имаго (ПЧИ), с разной степенью зараженности паразитоидом *Latibulus argiolus*. 1 — семьи, зараженные на 5 и более %; 2 — семьи, зараженные менее 5 %; 3 — незараженные семьи. Множественное сравнение по критерию Данна: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Fig. 3. The sizes of *Polistes* colonies, measured by potential imago number (PIN) with different stage of infestation by parasitoid *Latibulus argiolus*. 1 — nests with 5 % or more infested cells; 2 — nests with less than 5 % infested cells; 3 — non-infested nests. Dunn's multiple comparison test: * — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

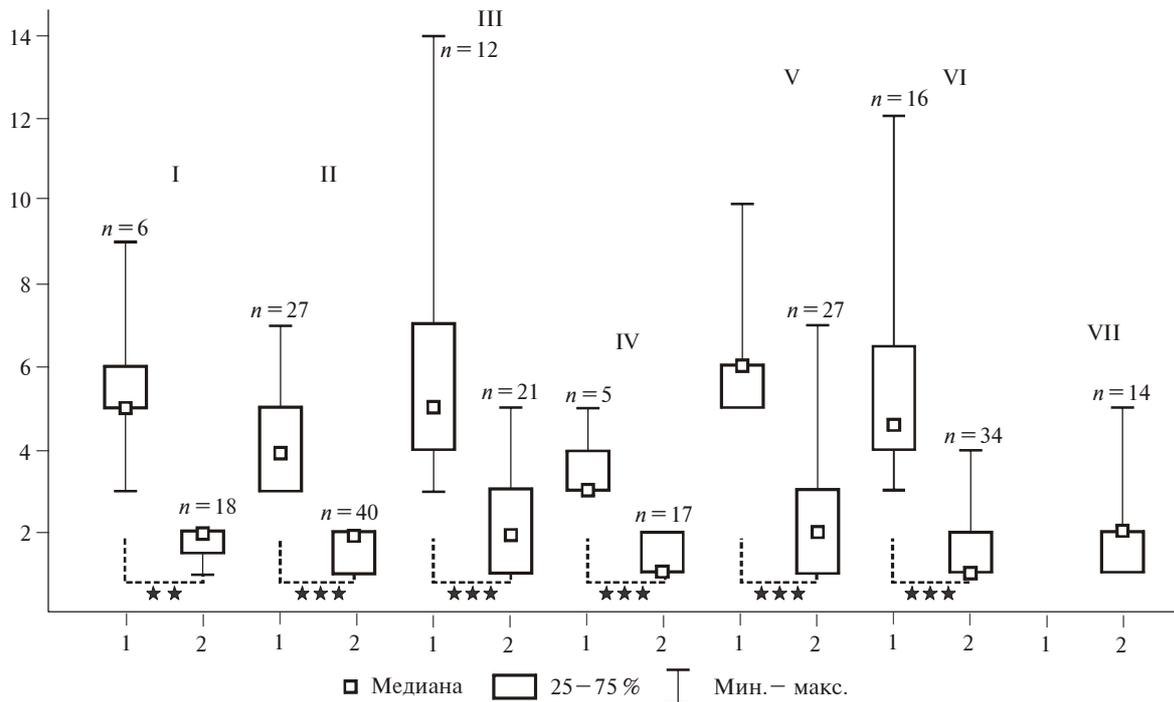


Рис. 4. Число ячеек с *Latibulus argiolus* в гнездах ос-полистов с разной степенью зараженности: 1 — семьи, зараженные на 5 и более %; 2 — семьи, зараженные менее 5 %. Тест Манна-Уитни с поправкой Бонферрони: ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

Fig. 4. The number of cells with *Latibulus argiolus* in *Polistes* colonies with different infestation. 1 — nests with 5 % or more infested cells; 2 — nests with less than 5 % infested cells. The Mann-Whitney U-test with Bonferroni correction: ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$.

ких уровнях его плотности, то можно говорить о регулирующем воздействии паразитоида на численность хозяина. Низкая плотность популяции хозяина, при которой паразитоид регулирует численность ресоциальной оси, соответствует определенной фазе развития семей в сезоне, а именно, фазе до выхода рабочих [Rusina, 2008, 2013; Русина, 2011a (Rusina, 2011a)]. Показано, что продуктивность семей, зараженных до выхода рабочих, понижена по сравнению с зараженными в более поздние сроки развития семьи.

К заражению семей до выхода рабочих приводят по крайней мере два механизма. Первый из них связан с изменением сроков начала гнездования хозяина, вызванным спецификой погодных условий в период основания семьи. Так, холодная весна 2007 г. у *P. nimpha* из ЛПЗ привела к сдвигу начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки [Русина, 2011a (Rusina, 2011a)]. Сходное явление наблюдалось у *P. dominula* из Черноморского биосферного заповедника в 2004 г. [Rusina, 2008]. Заражение же паразитоидом происходило в обычные сроки и, таким образом, пришлось на более ранние фазы развития семей хозяина, в результате чего от паразитоида пострадала уже 1-я когорта рабочих.

Второй механизм обусловлен процессами, происходящими в популяции хозяина и паразитоида. Обнаружено, что в ходе изменения относительной численности паразитоидов 1-й генерации наблюда-

ется сдвиг сроков заражения на более ранние этапы развития семьи хозяина. Так, при низкой и умеренной численности семей хозяина самки паразитоида первой генерации приступают к заражению после выхода рабочих. При увеличении плотности популяции хозяина в некоторых его местообитаниях зараженными оказываются личинки 1-й когорты рабочих. Можно предположить, что перераспределение *L. argiolus* в зависимости от скученности гнезд хозяев связано с особенностями его зимовки. Часть твердых коконов *L. argiolus* зимует в гнездах, часть выпадает из них и залегает в подстилке. В некоторых растительных сообществах и в укрытиях (на чердаках) имеются, по-видимому, условия для лучшей выживаемости коконов и проявления межгенерационной численной реакции на плотность гнезд хозяина: зараженные на 5–10 % семьи расположены ближе к незараженным семьям. Именно такие зараженные семьи оказываются самыми мелкими в популяции, и у них существенно снижена продуктивность.

Таким образом, есть основания полагать, что регуляция паразитоидами семейной продукции ос-хозяина, отмечаемая в природе в годы относительного обилия паразитоида, обусловлена в первую очередь действием агрегативного компонента.

Благодарности

Выражаем искреннюю признательность дирекции и сотрудникам Луганского природного заповедника

С.В. Глотову, А.В. Шиян-Глотовой и Н.В. Русиной за предоставленную возможность и содействие в проведении исследования. Благодарим студентов Херсонского государственного университета Е.А. Привалову и А.Ю. Гулак за помощь в сборе материала.

Авторы глубоко признательны рецензентам за ценные замечания.

Литература

- Glantz S.A. 1999. [Primer of Biostatistics]. 4th Ed. Moscow: Praktika. 459 p. [In Russian].
- Guryanova T.M. 1984. [Behavioral mechanisms of interrelations between entomophagous parasites and their hosts, and population regulation in insects] // Manteufel B.P., Zakharov A.A. (Ed.): Povedenie nasekomykh. Moscow: Nauka. P.95–118. [In Russian].
- Hassell M.P. 1966. Evaluation of parasite and predator responses // Journal of Animal Ecology. Vol.35. No.1. P.35–75.
- Hassell M.P. 2000. Host-parasitoid population dynamics // Journal of Animal Ecology. Vol.69. No.4. P.534–566.
- Hassell M.P., Waage J.K. 1984. Host-parasitoid population interactions // Annual Review of Entomology. Vol.29. P.89–114.
- Keeping M.G., Crewe R.M. 1983. Parasitoids, commensals and colony size in nests of *Belonogaster* (Hymenoptera: Vespidae) // Journal of the Entomological Society of Southern Africa. Vol.46. No.2. P.309–323.
- Khorkhordin E.G. 1975. [Response of a natural population of *Pleolophus bazisonus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) to distribution of its host, the European pine sawfly] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.54. No.6. P.952–961. [In Russian].
- Khorkhordin E.G. 1977. [The main concepts and approaches to studying the response of entomophages to pest density] // Uspekhi sovremennoi biologii. Vol.84. No.2. P.305–314. [In Russian].
- Lutz G.G., Strassmann J.E., Hughes C.R. 1984. Nest defense by the social wasps, *Polistes exclamans* and *P. instabilis* (Hymenoptera: Vespidae) against the parasitoid *Elasmus polistis* (Hym.: Chalcidoidea: Eulophidae) // Entomological News. Vol.95. No.2. P.47–50.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) // Kontyû. Vol.51. No.3. P.426–434.
- Makino S. 1989. Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp *Polistes riparius* (Hymenoptera, Vespidae) due to the parasitic wasp *Latibulus* sp. // Researches on Population Ecology. Vol.31. No.1. P.1–10.
- Makino S., Sayama K. 1994. Bionomics of *Elasmus japonicas* (Hymenoptera, Elasmidae), a parasitoid of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera, Vespidae) // Japanese Journal of Entomology. Vol.62. No.2. P.377–383.
- Rusina L.Yu. 2006. [Polistine wasps in natural and anthropogenic landscapes of the Lower Dnieper area]. Kherson: Izdatelstvo Khersonskogo gosudarstvennogo universiteta. 200 p. [In Russian].
- Rusina L.Yu. 2008. Reaction of parasitoids of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) to the host distribution // Entomological Review. Vol.88. No.8. P.881–897.
- Rusina L.Yu. 2009. [Structural and functional organization of paper wasp populations (Hymenoptera, Vespidae)] // Trudy Russkogo Entomologicheskogo Obschestva. Vol.79. P.1–217. [In Russian].
- Rusina L.Yu. 2011a. [Spatiotemporal aspects of interrelations between the parasitoid *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) and the host *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae)] // Trudy Zoologicheskogo Instituta Rossiyskoi Akademii Nauk. Vol.315. No.1. P.53–62. [In Russian].
- Rusina L.Yu. 2011b. Host discrimination by *Elasmus schmitti* (Hymenoptera, Eulophidae) and *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), parasitoids of colonies of *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae) // Entomological Review. Vol.91. No.9. P.1081–1087.
- Rusina L.Yu. 2013. The role of parasitoids in regulation of *Polistes* wasp population (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) // Entomological Review. Vol.93. No.3. P.271–280.
- Rusina L.Yu., Orlova E.S. 2011. The relationship between phenotypic variability in future foundresses of *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) and infestation of their larvae by the mite *Sphexicozela connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) // Entomological Review. Vol.91. No.6. P.685–691.
- Rusina L.Yu., Orlova E.S., Firman L.A. 2015. [Reaction of parasitoids of social paper wasp *Polistes dominula* (Christ, 1791) on the mite infestation of the host] // Kavkazskiy Entomologicheskyy Byulleten'. Vol.11. No.1. P.85–89.
- Strassmann J.E. 1981. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans* // Ecology. Vol.62. No.5. P.1225–1233.
- Viktorov G.A. 1975. [Animal population dynamics and its management] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.54. No.6. P.804–821. [In Russian].
- Viktorov G.A. 1976. [Ecology of entomophagous parasites]. Moscow: Nauka. 152 p. [In Russian].

Поступила в редакцию 28.03.2016