РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Южный Научный Центр

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Southern Scientific Centre

Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 7. Вып. 1

Vol. 7. No. 1

Ростов-на-Дону
2011

Продуктивность семей осы *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera: Vespidae) в разных частях ареала

Productivity of *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae) colonies in different parts of its area

А.Ю. Русина

L.Yu. Rusina

Кафедра физиологии человека и животных Института Естествознания Херсонского государственного университета, ул. 40 лет Октября, 27, Херсон 73000 Украина

Human and animal physiology department of Institute of Natural Sciences, Kherson State University, 40 let Oktyabrya street, 27, Kherson 73000 Ukraine. E-mail: lirusina@yandex.ru

Ключевые слова: Vespidae, *Polistes gallicus*, семья, самка-основательница, продуктивность семьи, популяция.

Key words: Vespidae, *Polistes gallicus*, colony, foundress, colony productivity, population.

Резюме. Собранные в сентябре 2007 года выборки гнезд *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) из Херсонской и Луганской областей Украины и Краснодарского края России (всего 138 гнезд) различались по числу ячеек, числу мекониев и по характеру использования ячеек гнезда для выращивания личинок, между тем значимых различий по эффективности использования ячеек гнезда не обнаружено. Обнаружена положительная корреляция продуктивности семей с широтой и долготой местности и поэтому предполагается влияние на продуктивность погодно-климатических факторов. Обсуждается перспективность использования в биометоды семей ос-полистов с востока Украины.

Abstract. Samples of *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) nests collected in September 2007 in Kherson and Lugansk regions of Ukraine and Krasnodar province of Russia (138 nests in total) differed in the cell number, meconium number and the pattern of the cell use for larvae rearing. However, they didn't display significant differences in cell use efficiency. Positive correlations between colony productivity and local latitude and longitude was found, therefore the impact of whether and climate factors on colony productivity is suggested. The prospects of using *Polistes* wasp colonies from eastern Ukraine in biocontrol are discussed.

Введение

В период интенсивного выкармливания личинок осы-полисты потребляют значительное количество листогрызущих насекомых и играют важную роль в естественном контроле их численности [Morimoto, 1960a, b; Oliver, 1964; Edwards, 1980]. Некоторые виды полистов нашли применение в биометоды [Gillaspy, 1982; Gould, Jeanne, 1984].

Косвенным выражением активности полистов как насекомых-энтомофагов является продуктивность

их семей (число выращенных особей имаго нового поколения) [Gillaspy, 1982]. Анализ факторов, влияющих на продуктивность семей полистов [Фирман, Русина, 2005; Русина, 2006], представляет интерес в связи с отбором видов и популяций, перспективных в отношении их использования в агроценозах.

На юге Украины продуктивность семьи экологически пластичного *Polistes dominula* (Christ, 1791) зависит от способа ее основания (одной или несколькими самками) и места гнездования (на растениях или в укрытиях) [Русина, 2006]. Семьи, основанные одиночными самками, уступают в продуктивности семьям с несколькими основательницами.

В укрытиях, несмотря на преобладание гнезд, основанных несколькими самками-основательницами, общая продуктивность семей *P. dominula* (размеры гнезд и число выращенных имаго) оказываются ниже, чем на растениях, что связано с высокой зараженностью семей паразитоидами [Русина, 2008]. Обнаружено, что чем раньше паразитоид проникает в семью, тем меньшей по размеру она оказывается в дальнейшем [Русина, 2010, 2011].

Как в укрытиях, так и на растениях продуктивность семей *P. dominula* колеблется из года в год и сопряжена с плодовитостью и продолжительностью жизни самок-основательниц. В свою очередь, эти показатели коррелируют с погодными условиями предыдущего сезона и зимовки, а также с исходной весенней численностью особей в популяции [Русина, 2006, 2009, 2010]. На пике численности популяции продуктивность семей этого вида снижена.

Вместе с тем, сведений о влиянии весенне-летних погодных или климатических условий на продуктивность семей полистов крайне недостаточно. Известно лишь, что засуха влияет на продолжительность жизненного цикла, а следовательно, и на продуктивность семьи *P. exclamans* Viereck, 1906 [Strassmann, 1985].

В данной работе приведен анализ продуктивности семей *P. gallicus* (Linnaeus, 1767) в разных частях ареала. Этот вид распространен в Южной Европе, Украине, России, Армении, Азербайджане, Туркменистане, Монголии, Китае, Иране, Афганистане, Турции, Израиле, Северной Африке и Эфиопии [Carpenter, 1996]. По нашим данным, в Украине *P. gallicus* встречается в степной зоне, однако в зональных ландшафтах редок и приурочен преимущественно к интразональным местообитаниям. Его численность высока в антропогенных местообитаниях на рудеральной растительности [Русина, Гречка, 1993; Шевцова и др., 1999; Русина, Шиян-Глотова, 2007]. В Нижнем Приднпровье отмечаются периодические всплески численности популяции этого вида в азональной колковой лесостепи [Русина, 2006; Фирман, 2004]. Гнездится на растениях и имеет типичный для социальных ос умеренных широт годичный цикл развития. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной в одиночку (облигатный гаплотетроз) выращивают первое поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц), продолжительность выращивания которых зависит от погодных условий. Распад семьи и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают. Выбор этого вида для исследования обусловлен его более высокой по сравнению с *P. dominula* продуктивностью в условиях Украины [Фирман, Русина, 2005].

Материал и методы

Гнезда *P. gallicus* были собраны для исследования в сентябре 2007 году в Херсонской области (на Ивано-Рыбальчанском участке Черноморского биосферного заповедника и в окрестностях микрорайона Таврический города Херсона), в Луганской области Украины (на старопашье с рудеральной растительностью из окрестностей кварталов Заречный и Мирный Артемовского района города Луганска, а также по склонам балок Калмыцкий яр и Плоская); и в Краснодарском крае России (в окрестностях станицы Голубицкой Темрюкского района, в урочище Дубовый рынок, на Карабетовой горе, вдоль побережья Азовского моря и на мысе Тузла).

По данным областной Луганской и Бехтерской (Херсонская область) метеостанций конец августа и сентябрь 2007 года характеризовались повышенными среднедекадными температурами воздуха.

Для анализа продуктивности семьи заполняли гнездовую карту, очерчивая на трафарете контуры гнезда [Гречка, Кипятков, 1984]. В качестве показателя продуктивности использовали число выращенных личинок, которое определяли путем подсчета числа мекониев в каждой ячейке и в гнезде в целом. При картировании отмечали также следы заражения паразитоидами, личинки которых съедают куколку хозяина. Зараженность *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) учитывалась по наличию в ячейках гнезда коконов или овально скошенных остатков личиночной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета [Makino,

1983]. Присутствие *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 определяли по наличию в ячейке крышечки темно-серого цвета, которую личинки паразитоида формируют сообщая из мекониев перед окукливанием [Gumovsky et al., 2007]. Число выращенных имаго рассчитывали как разницу между числом мекониев в гнезде и числом ячеек с паразитоидами. Эффективность использования ячеек гнезда рассчитывали как отношение числа мекониев (окуклившихся личинок) к общему числу ячеек в гнезде.

С помощью теста корреляции Спирмена оценивали связь продуктивности семей с географическими координатами (широтой и долготой) мест их обитания. Множественное сравнение выборок гнезд из трех областей проводили по критерию Краскела-Уоллиса и Данна [Гланц, 1999].

Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984-2001) и программы Biostatica 4.03 (S.A. Glantz, McGraw Hill, перевод на русский язык – «Практика», 1999).

Результаты

Типы семей и гнезд в поселении. В каждом из поселений гнезда *P. gallicus* распределены на классы:

1. Семья на первичном гнезде. Семьи этой категории проходят цикл развития частично или полностью. Размеры гнезд разнообразны и зависят от продолжительности нахождения самок-основательниц в составе семьи, а также от характера заражения семьи паразитоидами:

1. Незараженная успешная семья. Семьи продолжительно сохраняют самку-основательницу. Гнезда разнообразны по размерам. При низком уровне зараженности поселения среди незараженных семей отмечаются крупные гнезда (максимальное число ячеек 367), а при высоком эта категория представлена небольшими по размерам семьями поздно загнездившихся самок. Частота повторного использования ячеек высока.

2. Семья заражена первой генерацией паразитоидов *L. argiolus* и/или *E. schmitti*. Эти семьи также продолжительно сохраняют основательницу, однако заражение происходит на ранних этапах жизненного цикла до или после выхода рабочих. Размеры гнезда в конце жизненного цикла до 50 ячеек в первом случае, и 50–120 ячеек – во втором. Паразитоид локализуется в центральных ячейках и поражает личинок, которые должны были дать первую или последующие когорты рабочих. Повторное использование ячеек гнезда для выращивания личинок отмечается редко.

3. Семья заражена второй генерацией паразитоидов. Паразитоиды второй генерации проникают в семью, выращивающую репродуктивное поколение. В гнездах более 100 ячеек, максимально 369. Ячейки с паразитоидами располагаются как в центре, так и на периферии гнезда. Ячейки часто используются повторно.

4. Сиротская семья. Семья утрачивает самку-основательницу незадолго перед выходом рабочих или сразу после их появления. Гнезда небольших размеров. Семья продолжает функционировать благодаря

рабочим. Семьи могут быть заражены паразитоидами. Повторное использование ячеек наблюдается редко.

5. Разоренная семья. К разоренным относили гнезда, в разной степени поврежденные (вплоть до полного разрушения) хищниками. В некоторых гнездах отмечались следы пребывания паразитоидов.

II. Семья на вторичном гнезде. После разрушения или повреждения гнезда хищниками или погодными факторами самки-основательницы в одиночку (до выхода рабочих) или вместе с рабочими основывают новое гнездо. Зараженные семьи отсутствуют. Гнезда могут насчитывать более 60 ячеек, максимально – 100.

Ячейки гнезда используются однократно, много пустых ячеек.

Поселения ос различались по своей структуре (табл. 1), однако поскольку выборки в отдельных поселениях были невелики по объему, то сравнение встречаемости разных категорий семей не проводилось. Заслуживает упоминания тот факт, что паразитоид *E. schmitti* отмечен в двух из десяти поселений, а *L. argiolus* – в семи. В окрестностях станицы Голубицкой Краснодарского края семьи изучаемого вида были заражены лишь *E. schmitti*. Еще одно гнездо с *E. schmitti* было найдено на старопашье в окрестностях Луганска. Сильно зараженные семьи встречались редко.

Таблица 1. Структура поселений *Polistes gallicus* в 2007 году из Херсонской, Луганской областей Украины и Краснодарского края России.
Table 1. Population structure of *Polistes gallicus* in 2007 from Kherson, Lugansk region of Ukraine and Krasnodar province of Russia.

Выборки гнезд Nest samples	Типы гнезд и семей (%) Nest and colony types (%)						N
	1	2	3	4	5	6	
Херсонская область / Kherson region							
Черноморский заповедник Black Sea reserve	12.3	0	0	11.54	23.08	23.08	26
Окрестности Херсона Kherson outskirts	80	0	20 ^l	0	0	0	5
Луганская область / Lugansk region							
Окрестности Луганска, старопашье Lugansk outskirts, fallow land	6.45	3.23 ^l	61.29 ^{l,e}	12.9	9.68	6.45	31
Балка Калмыцкий яр Kalmitskiy yar gully	14.28	0	28.57 ^l	0	14.28	42.87	7
Балка Плоская Ploskaya gully	46.15	0	7.69 ^l	0	23.08	23.08	13
Краснодарский край / Krasnodar province							
Карabetова гора Karabetov Mountain	66.67	0	0	0	33.33	0	3
Мыс Тузла Cape Tuzla	57.14	0	42.86 ^l	0	0	0	7
Дубовый рынок Duboviy rinok	7.69	15.38 ^l	65.39 ^l	7.69	3.85	0	26
Станица Голубицкая Темрюкского района Stanitsa Golubitskaya, Temryuk District	20	8 ^e	64 ^e	4	4	0	25
Побережье Азовского моря Azov sea coast	21.43	21.43 ^l	42.86 ^l	7.14	0	7.14	14

Примечание. N – число гнезд. Типы семей: 1) успешная незараженная; 2) зараженная первой генерацией паразитоидов; 3) зараженная второй генерацией паразитоидов; 4) сиротская; 5) разоренная семья; 6) семья на вторичном гнезде.

^l – семья заражена *Latibulus argiolus*; ^e – семья заражена *Elasmus schmitti*.

Note: N – nest number. Colony types: 1) successful and non-infested colony; 2) colony infested by first generation of parasitoids; 3) colony infested by second generation of parasitoids; 4) orphan colony; 5) destroyed colony; 6) colony on secondary nest.

^l – colony infested by *Latibulus argiolus*; ^e – colony infested by *Elasmus schmitti*.

Характер использования ячеек гнезда и общая продуктивность семей. Для сравнительного анализа продуктивности семей из разных выборок использовали успешные и зараженные второй генерацией паразитоидов семьи. Анализ показал положительную корреляцию отдельных показателей продуктивности семей (число мекониев в гнезде) и характера использования гнезда для выращивания личинок до окукливания с широтой и долготой их местообитания (табл. 2). Это означает, что продуктивность семей на востоке Украины выше, чем в южных регионах Украины и России.

Ниже приводятся результаты другого анализа, также подтверждающие это заключение. В таблице 3 представлены усредненные показатели продуктивности семей и гнезд (число выращенных имаго, число

(%) ячеек гнезда, использованных однократно или повторно) из разных местообитаний в виде медианы, квартилей, минимального и максимального значения признака (Me [25; 75] [min; max]). Как показал однофакторный анализ (тест Краскела-Уоллиса), выборки существенно различаются по размерам гнезд, характеру использования ячеек гнезда, а также по числу окуклившихся личинок. Семьи из Херсонской области и Краснодарского края уступают луганским по размерам гнезд, числу ячеек с одним меконием, а также числу окуклившихся личинок, т.е. числу мекониев (тест Данна, все $p < 0.05$).

В семьях на Херсонщине чаще, чем в Краснодарском крае, ячейки гнезда используются повторно (тест Данна, $p < 0.05$), однако это не приводит к повышению продуктивности семей.

Таблица 2. Коэффициент корреляции Спирмена (r_s) характера использования гнезд для выращивания личинок с широтой (N) и долготой (E) местности.

Table 2. Spearman rank correlation (r_s) between patterns of cell use for larvae rearing and local latitude (N) and longitude (E).

Параметры Parameters	N	E	Параметры Parameters	N	E
Число ячеек Cell number	0.27**	0.31**	Число мекониев Meconium number	0.28**	0.29**
Число ячеек с 1 меконием Number of cells with 1 meconium	0.32**	0.42***	Доля ячеек с 1 меконием Share of cells with 1 meconium	0.2*	0.36***
Число ячеек с 2 мекониями Number of cells with 2 meconiums	0.16 n.s.	-0.01 n.s.	Доля ячеек с 2 мекониями Share of cells with 2 meconiums	0.04 n.s.	-0.11 n.s.
Число ячеек с 3 мекониями Number of cells with 3 meconiums	0.23*	0.03 n.s.	Доля ячеек с 3 мекониями Share of cells with 3 meconiums	0.21*	0.01 n.s.
Эффективность использования ячеек гнезда Nest cell efficiency	0.27**	0.21*	Доля незаполненных ячеек Share of empty cells	-0.2 n.s.	-0.25*

Примечание. Здесь и далее полужирным выделены статистически значимые значения; n.s. – незначительные различия; * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Note. Here and below statistically significant values are marked in bold; n.s. – non-significant differences, * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ and *** – $p < 0.001$.

Обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о более высокой продуктивности семей *P. gallicus* из восточных регионов Украины. Благоприятные погодные условия конца августа и сентября 2007 года во всех местообитаниях способствовали удлинению периода выращивания полового поколения. В другие годы, по нашим неопубликованным данным (проводилось сравнение луганских и херсонских выборок семей в 2008–2009 годах), это явление выражено не так отчетливо, по-видимому, вследствие летне-осенних похолоданий.

В литературе для некоторых видов ос-полистов приводятся данные о колебаниях продуктивности семей в разные годы. Так, у *P. versicolor* (Olivier, 1791) из Южной Бразилии было зарегистрировано увеличение числа выращенных имаго в 1976 по сравнению с 1975

годом [Gobbi, Zucchi, 1985]. Подобные колебания продуктивности семей в разные годы отмечены и для полистов Херсонской области [Русина, 2006; Привалова, Русина, 2007]. Показано, что степень повторного использования ячеек в гнезде (отношения числа ячеек, используемых повторно для выращивания личинки до окукливания к общему числу ячеек) различается в разные фазы динамики численности популяции. В фазе роста численности популяции показатели максимально выражены, а в фазах пика и депрессии численности они минимальны. По нашим данным, у всех видов полистов, населяющих Черноморский биосферный заповедник, в 1997 году, в отличие от 1996, было отмечено последовательное выращивание в ячейках трех особей подряд. Кроме того, в 1997 году увеличилось число ячеек, в которых последовательно были выращены две особи [Русина, 2006].

Таким образом, о существенной роли погодно-

Таблица 3. Продуктивность семей *Polistes gallicus* из Херсонской области (1), Краснодарского края (2) и Луганской области (3) в 2007 году.
Table 3. Productivity of *Polistes gallicus* colonies from Kherson (1), Krasnodar (2) and Lugansk (3) regions in 2007.

Параметры Parameters	1 (N = 16)	2 (N = 56)	3 (N = 31)	Тест Краскела-Уоллиса, критерий <i>H</i> Kruskal-Wallis test, criterion <i>H</i>
Размеры гнезда, в ячейх Nest size, in cells	109 [96; 117][62; 369]	125 [81; 166][46; 244]	146 [123; 194][58; 367]	8.48*
Число ячеек с 1 меконием Number of cells with 1 meconium	45 [33; 49][7; 129]	53 [35; 78][8; 113]	76 [50; 96][28; 319]	14.63***
Доля ячеек с 1 меконием Share of cells with 1 meconium	35.0 [29.5; 41.9][11.3; 55.4]	45.4 [36.0; 51.3][0; 68.1]	45.9 [43.9; 55.2][33.2; 86.9]	11.61*
Число ячеек с 2 мекониями Number of cells with 2 meconiums	17 [12; 26][4; 36]	11 [4; 19][0; 39]	14 [8; 19][2; 53]	4.96 n.s.
Доля ячеек с 2 мекониями Share of cells with 2 meconiums	13.8 [9.2; 15.9][0.0; 23.2]	8.0 [4.1; 12.8][0.0; 23.7]	8.5 [6.1; 12.1][1.1; 27.7]	4.29 n.s.
Число ячеек с 3 мекониями Number of cells with 3 meconiums	1 [0; 2][0; 5]	0 [0; 0][0; 4]	0 [0; 1][0; 3]	10.07**
Доля ячеек с 3 мекониями Share of cells with 3 meconiums	0.3 [0.0; 1.8][0.0; 4.2]	0.0 [0.0; 0.0][0; 3.4]	0.0 [0.0; 0.8][0.0; 2.9]	9.89**
Доля неиспользованных ячеек Share of unused cell	51.2 [45.2; 55.7] [35.9; 82.3]	45.9 [35.2; 60.9][20.5; 82.0]	41.2 [31.6; 51.9][3.8; 62.8]	5.81 n.s.
Общее число мекониев Total meconium number	81 [57; 97][15; 200]	71 [49; 110][20; 184]	103 [67; 137][48; 390]	8.06*
Эффективность использования ячеек гнезда Nest cell efficiency	0.6 [0.5; 0.8][0.2; 0.8]	0.6 [0.4; 0.8][0.2; 3.3]	0.8 [0.5; 0.8][0.4; 1.2]	3.79 n.s.

климатических условий в продуктивности семей свидетельствуют, с одной стороны, сходные изменения показателей продуктивности у разных видов в различные годы, несмотря на межвидовые особенности в характере использования ячеек [Фирман, Русина, 2005; Русина, 2006; Русина, Шиян-Глотова, 2007]. С другой – данные этой работы, показывающие различия в продуктивности семей *P. gallicus* из разных частей ареала. Изучаемый вид полиста очень перспективен для применения в биометод, однако семьи плохо приживаются в искусственных гнездовьях, что обуславливает необходимость разработки специальных методов его содержания. Представляется важным учитывать также более высокую продуктивность семей из восточных популяций Украины и именно их рекомендовать для использования в биометод.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность Б.А. Коротяеву (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за организацию экспедиции по Краснодарскому краю и предоставленную возможность сбора гнезд.

Огромную помощь в сборе гнезд и их анализе мне оказали С.В. Глотов, А.В. Шиян-Глотова (Луганский природный заповедник) и Е.А. Привалова (Херсонский государственный университет), выражаю им огромную благодарность.

Литература

- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика. 459 с.
- Гречка Е.О., Кипятков В.Е. 1984. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). II. Динамика роста и продуктивность колонии // Зоол. журнал. 63(1): 81–94.
- Привалова Е., Русина А. 2007. Продуктивность семей *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Природничий альманах. 9: 144–153.
- Русина А.Ю. 2006. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Херсон: Изд-во ХГУ. 200 с.
- Русина А.Ю. 2008. Реакция паразитоидов бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) на распределение хозяина // Энтомол. обозрение. 87(3): 514–536.
- Русина А.Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Русск. энтомол. общ-ва. 79: 1–217.
- Русина А. Ю. 2010. Самоорганизация популяций у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) // Энтомол. обозрение. 89(2): 295–319.

- Русина А.Ю. 2011. Пространственно-временные аспекты взаимоотношений паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) с ресоциальной осой-хозяином *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Зоологического института РАН. 315(1): 53–62.
- Русина А., Шиян-Глотова А. 2007. Осы-полисты в окрестностях г. Луганска // Природничий альманах. 9: 154–164.
- Русина А.Ю., Гречка Е.О. 1993. Жизненный цикл осы *Polistes chinensis* в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. СПб: 157–167.
- Фирман Л.А. 2004. О вспышке численности *Polistes gallicus* (L.) в Черноморском заповеднике // Природничий альманах. 6: 152–157.
- Фирман Л.А., Русина А.Ю. 2005. Продуктивность семей ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике // Природничий альманах. 6: 206–210.
- Шевцова О., Трохимчук Т., Русина А. 1999. О динамике численности популяций *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae) в окрестностях г. Херсона // Фальцфейнівські читання: Матер. міжнарод. наук. конф. Херсон: ХДУ: 191–193.
- Carpenter J.M. 1996. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini) // Novitates. 3188: 1–39.
- Edwards R. 1980. Social wasps. Their biology and control. East Grinstead: Rentokil Ltd. 398 p.
- Gillaspay J.E. 1982. Management of polistes wasps for caterpillar predation // Southeast. Entomol. 4: 334–350.
- Gobbi N., Zucchi R. 1985. On the ecology of the *Polistes versicolor versicolor* (Oliver) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). II. Colonial productivity // Naturalia. 10: 21–25.
- Gould W.P., Jeanne R.L. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests // Environ. Entomol. 13: 150–156.
- Gumovsky A., Rusina L., Firman L. 2007. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae) // Entomological Science. 10: 21–34.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) // Kontyu. 51(3): 426–434.
- Morimoto R. 1960a. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests (Studies on the social Hymenoptera of Japan IX) // Sci. Bull. Fac. Agricul. Kyushu Univ. 18: 109–116.
- Morimoto R. 1960b. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests (Studies on the social Hymenoptera of Japan X) // Sci. Bull. Fac. Agricul. Kyushu Univ. 18: 117–132.
- Oliver A.D. 1964. Studies on the biological control of the fall webform, *Hyphantia cunea*, in Louisiana // J. Econ. Ent. 57: 314–318.
- Strassmann J.E. 1985. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp, *Polistes exclamans* // Insectes Soc. 32: 275–285.

References

- Carpenter J.M. 1996. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini). *Novitates*. 3188: 1–39.
- Edwards R. 1980. Social wasps. Their biology and control. East Grinstead: Rentokil Ltd. 398 p.
- Firman L.A. 2004. On the surge of the number of *Polistes gallicus* (L.) in the Black Sea Reserve. *Pryrodnychyj al'manah*. 6: 152–157 (in Russian).
- Firman L.A., Rusina L.Yu. 2005. Productivity of families *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae) in the Black Sea Reserve. *Pryrodnychyj al'manah*. 6: 206–210 (in Russian).
- Gillaspay J.E. 1982. Management of polistes wasps for caterpillar predation. *Southwestern Entomologist*. 4: 334–350.
- Glants S. 1999. Mediko-biologicheskaya statistika [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika. 459 p. (in Russian).
- Gobbi N., Zucchi R. 1985. On the ecology of the *Polistes versicolor versicolor* (Oliver) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). II. Colonial productivity. *Naturalia*. 10: 21–25.
- Gould W.P., Jeanne R.L. 1984. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests. *Environmental Entomology*. 13: 150–156.
- Grechka E.O., Kipyatkov V.E. 1984. Seasonal cycle of development and caste determination in social wasp *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). II. The dynamics of growth and productivity of the colony. *Zoologicheskii zhurnal*. 63(1): 81–94 (in Russian).
- Gumovsky A., Rusina L., Firman L. 2007. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae). *Entomological Science*. 10: 21–34.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). *Kontyu*. 51(3): 426–434.
- Morimoto R. 1960a. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests (Studies on the social Hymenoptera of Japan IX). *Scientific Bulletin of the Faculty of Agriculture Kyushu University*. 18: 109–116.
- Morimoto R. 1960b. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests (Studies on the social Hymenoptera of Japan X). *Scientific Bulletin of the Faculty of Agriculture Kyushu University*. 18: 117–132.
- Oliver A.D. 1964. Studies on the biological control of the fall webform, *Hyphantria cunea*, in Louisiana. *Journal of Economic Entomology*. 57: 314–318.
- Privalova E., Rusina L. 2007. Productivity of families of *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Pryrodnychyj al'manah*. 9: 144–153 (in Russian).
- Rusina L., Shiyani-Glotova A. 2007. *Polistes* wasps around Lugansk. *Pryrodnychyj al'manah*. 9: 154–164 (in Russian).
- Rusina L.Yu. 2006. Osy-polisty v prirodnykh i antropogennykh landshaftakh Nizhnego Pridneprov'ya [*Polistes* wasps in natural and anthropogenic landscapes of the Lower Dnieper region]. Kherson: Kherson State University. 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*. 88(8): 881–897.
- Rusina L.Yu. 2009. Structural and functional organization of populations of *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae). In: Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Russian Entomological Society]. Vol. 79. St. Petersburg: 1–217 (in Russian).
- Rusina L.Yu. 2010. Self-organization of populations of Polistine wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Entomological Review*. 90(7): 811–829.
- Rusina L.Yu. 2011. Spatial and temporal aspects of the relationship between *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) parasitoid and the resocial host wasp *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae). *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*. 315(1): 53–62 (in Russian).
- Rusina L.Yu., Grechka E.O. 1993. The life cycle of *Polistes chinensis* in the Kherson Region. In: Materialy kollokviumov po obshchestvennym nasekomym [Materials of symposiums on social insects]. St. Petersburg: 157–167 (in Russian).
- Shevtsova O., Trokhimchuk T., Rusina L. 1999. On the dynamics of populations of *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae) in the vicinity of the city of Kherson. In: Fal'cejnivs'ki chytannja: Materialy mizhnaridnoi naukovej konferencii [Valzvein reading: Proceedings of the International Conference]. Kherson: Kherson State University: 191–193 (in Russian).
- Strassmann J.E. 1985. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Insectes Sociaux*. 32: 275–285.