

Реакция паразитоидов социальной осы
***Polistes dominula* (Christ, 1791) на клещевую инвазию хозяина**

Reaction of parasitoids of social paper wasp
***Polistes dominula* (Christ, 1791) on the mite infestation of the host**

А.Ю. Русина¹, Е.С. Орлова², Л.А. Фирман³
L.Yu. Rusina¹, E.S. Orlova², L.A. Firman³

¹Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, ул. Большая Никитская, 6, Москва 125009 Россия

²Херсонский государственный университет, ул. 40 лет Октября, 27, Херсон 73000 Украина

³Сумской государственный педагогический университет им. А.С. Макаренко, ул. Роменская, 87, Сумы 40002 Украина

¹Zoological Museum of Moscow Lomonosov State University, Bolshaya Nikitskaya str., 6, Moscow 125009 Russia. E-mail: lirusina@yandex.ru

²Kherson State University, 40 let Oktyabrya Str., 27, Kherson 73000 Ukraine. E-mail: orlova-ek@yandex.ua

³Sumy State Pedagogical University A.S. Makarenko, Romenskaya Str., 87, Sumy 40002 Ukraine. E-mail: lesyafirman@yandex.ua

Ключевые слова: социальные осы, клещи, паразитоиды, экстенсивность и интенсивность инвазии, мутуализм, *Polistes dominula*, *Latibulus argiolus*, *Elasmus schmitti*, *Sphexicozela connivens*.

Key words: social wasps, mites, parasitoids, extensiveness and intensity of infestation, mutualism, Vespidae, *Polistes dominula*, *Latibulus argiolus*, *Elasmus schmitti*, *Sphexicozela connivens*.

Резюме. В 2003, 2005, 2011 и 2012 годах проведен анализ экстенсивности и интенсивности инвазии клещей *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari: Winterschmidtidae) на куколках и имаго полового поколения из семей социальной осы *Polistes dominula* (Christ, 1791), не зараженных и зараженных паразитоидами *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae) и *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera: Eulophidae). Показано, что в условиях Черноморского биосферного заповедника (юг Украины) в семьях *P. dominula*, зараженных *E. schmitti*, интенсивность клещевой инвазии ос ниже, чем в незараженных семьях или семьях с *L. argiolus*. Обнаружена отрицательная корреляция между интенсивностью и экстенсивностью клещевой инвазии и числом (долей) ячеек, содержащих зараженный *E. schmitti* расплод. Клещи на куколках хозяина с личинками *E. schmitti* не обнаружены. У *L. argiolus* такой корреляции не найдено: клещи обитают как на личинках хозяина, так и на личинках паразитоида. В лабораторном эксперименте показано, что самки *E. schmitti* в отличие от *L. argiolus*, оказавшись случайно на сильно зараженном клещами гнезде, покидают его. Избирательность паразитоидов в отношении клещевой инвазии хозяина рассматривается в связи с особенностями их биологии.

Abstract. In 2003, 2005, 2011–2012 extensiveness and intensity of mite infestation of *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari: Winterschmidtidae) of social wasp *Polistes dominula* (Christ, 1791) pupae and adult sexual generation on colonies not infested and infested by parasitoids *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae) and *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera: Eulophidae) were analyzed. It is shown that

under the conditions of the Black Sea Biosphere Reserve (Southern Ukraine) the intensity of mite infestation in *P. dominula* colonies infected by *Elasmus schmitti* was lower than that in uninfested wasp colonies or colonies with *L. argiolus*. A negative correlation between intensity and extensiveness of mite infestation and the number (share) of wasp nest cells containing infected *E. schmitti* brood was revealed. Mites on the host pupae containing *E. schmitti* larvae were not recorded. Such correlations were not revealed in case of *L. argiolus*. Mites live both on host larvae and parasitoid larvae. Laboratory experiments have shown that *E. schmitti* females, unlike *L. argiolus*, leave heavily infected by mites wasp nest if they were there by accident. Parasitoids selectivity in regard to mite infestation of wasp host is considered in connection with their biology peculiarities.

Введение

Среди обитателей гнезд одиночных и социальных перепончатокрылых насекомых обычны клещи: хищники, паразиты и комменсалы [Eickwort, 1990; Schmid-Hempel, 1998; OConnor, 2009]. Некоторые виды клещей, паразитирующие на личинках и куколках ос и пчел, защищают своих хозяев от нападения на них хальцид рода *Melittobia* Westwood, 1833 (Hymenoptera: Eulophidae), при этом мутуалистический характер отношений клещей и их хозяев часто скрыт, в связи с чем его обнаружение требует специальных исследований [Makino, Okabe, 2003; Okabe, Makino, 2008, 2010, 2011]. У отдельных видов одиночных пчел и ос даже имеются акариарии – специфические морфологические образования для транспортировки различных видов клещей [Soika, 1987; OConnor, Klompen, 1999; Makino, Okabe, 2003; Okabe, Makino, 2008].

В гнездах некоторых видов социальных ос-полистов встречаются как клещи, так и насекомые-паразиты [Mahunka, 1970; Rusina, Orlova, 2011; Орлова и др., 2011]. Существенный интерес в связи с этим представляет изучение реакций паразитов социальных ос на клещевую инвазию их хозяев, что и послужило целью нашего исследования.

В качестве модельного вида осы-хозяина был выбран *Polistes dominula* (Christ, 1791) (Hymenoptera: Vespidae), который широко распространен в степных ландшафтах Нижнего Приднепровья Украины. В Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) осы предпочитают гнездиться в пограничной полосе тростниково-разнотравных ассоциаций, в злаково-полюнных понижениях и неподалеку от колков [Русина, 2006].

Общие черты жизненного цикла осы-хозяина следующие. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы *P. dominula*, которые в 1-й декаде мая приступают к постройке гнезда, являются переносчиками гетероморфных дейтонимф (гипопусов) *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari: Astigmatina: Winterschmidtidae), и, следовательно, служат источником инвазии дочернего поколения [Орлова и др., 2011]. Весной доля основательниц-форонтов (переносиц гетероморфных дейтонимф) в среднем достигает 34%. При этом на особи может находиться до 33 гипопусов. Перейдя с самок-основательниц в гнездо, они линяют в тритонимф, а затем начинают паразитировать на личинках 1-й когорты рабочих особей ос, которые появляются в первой половине июня. Развитие клещей и весь их жизненный цикл в дальнейшем протекает в гнезде и непосредственно связан с жизненным циклом осы-хозяина. Семья полиста, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц), которые появляются с середины июля. Экстенсивность и интенсивность клещевой инвазивности семьи в сезоне растет: на отдельных личинках, куколках и имаго может находиться более 100 клещей [Русина и др., 2013]. Гетероморфные дейтонимфы клеща при этом появляются на поздних рабочих, самцах и будущих основательницах. Спаривание и распад семьи полиста происходят в конце лета и осенью. Зимуют только будущие основательницы, а рабочие и самцы осенью погибают.

Паразиты *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera: Eulophidae) и *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera, Ichneumonidae) имеют две генерации: самки 1-й генерации заражают семьи хозяина с конца мая до середины июня, а самки 2-й – со второй половины июля до начала августа. Годовая зараженность поселений полистов паразитами невысока и в среднем составляет до 10% семей [Rusina, 2008]. Показано, что самки хальциды *E. schmitti* в локальных поселениях *P. dominula* выбирают наиболее крупные гнезда ос, проявляя тем самым поведенческую реакцию на размеры пищевого пятна. При увеличении плотности гнездования хозяина на территории ЧБЗ также растут число и процент зараженных хальцидой

особей. Ихневмонид *L. argiolus* в этих условиях также проявляет поведенческую реакцию, поскольку в местах наибольшей плотности гнезд хозяина его самки откладывают больше яиц [Русина, 2009].

При специфических погодно-климатических условиях (холодной весной) заражение семей хозяина начинается в более ранние сроки, иногда до выхода рабочих. В последнем случае развиваются самые мелкие гнезда в популяции, в которых не менее 5%, а подчас и более 10% ячеек имеет следы пребывания паразитов [Rusina, 2008; Русина, 2009].

Материал и методы

На территории Ивано-Рыбальчанского (2003, 2005 и 2012 годы) и Солеозерного (2011 год) участков ЧБЗ (Херсонская область, Украина) провели исследования влияния инвазии клещей *Sph. connivens* в семьях *P. dominula* на вероятность их заражения паразитами *E. schmitti* и *L. argiolus*.

Исследование экстенсивности и интенсивности клещевой инвазии зараженных и не зараженных паразитами семей. В конце июля – августе 2003, 2005, 2011 и 2012 годов были отловлены, помечены индивидуально-групповыми пластиковыми кольцами, помещены в спирт, а позже осмотрены на наличие гетероморфных дейтонимф *Sph. connivens* 1261 имаго полового поколения, а также 58 куколок (2011 год) из 174 семей *P. dominula*. Экстенсивность инвазии семьи *P. dominula* клещом *Sph. connivens* определяли как долю зараженных особей в выборке, выраженную в процентах, а интенсивность инвазии – как среднее значение числа клещей на особи. Это позволило выделить сильно (более 10 клещей/особь), умеренно (5–10 клещей/особь), слабо (менее 5 клещей/особь) зараженные и не зараженные клещом семьи. Связь между экстенсивностью и интенсивностью клещевой инвазии оценивали с помощью теста корреляции Спирмена.

Исследование зараженности семей паразитами. При осмотре гнезда указывали его размеры (общее число ячеек) и подсчитывали ячейки со следами паразитов в нем. Присутствие в гнезде ихневмонида *L. argiolus* определяли по наличию по краям ячеек овально скошенных остатков личиночной кутикулы паразита светло-желтого или светло-оранжевого цвета [Makino, 1983]. Зараженность хальцидой *E. schmitti* устанавливали по наличию в ячейке гнезда осы-хозяина крышечки темно-серого цвета, которую личинки паразита формируют из мекониев перед окукливанием [Gumovsky et al., 2007]. Под зараженностью семьи (гнезда) паразитами здесь мы будем понимать долю ячеек со следами паразита от общего числа ячеек в гнезде, выраженную в процентах.

С помощью теста Крускала-Уоллиса (критерий H), а также путем попарного сравнения по критерию Данна (критерий Q) [Гланц, 1999] провели оценку интенсивности клещевой инвазии куколок и имаго *P. dominula* из разных категорий семей: 1) семей с *E. schmitti*, 2) семей с *L. argiolus*, 3) не зараженных паразитами семей.

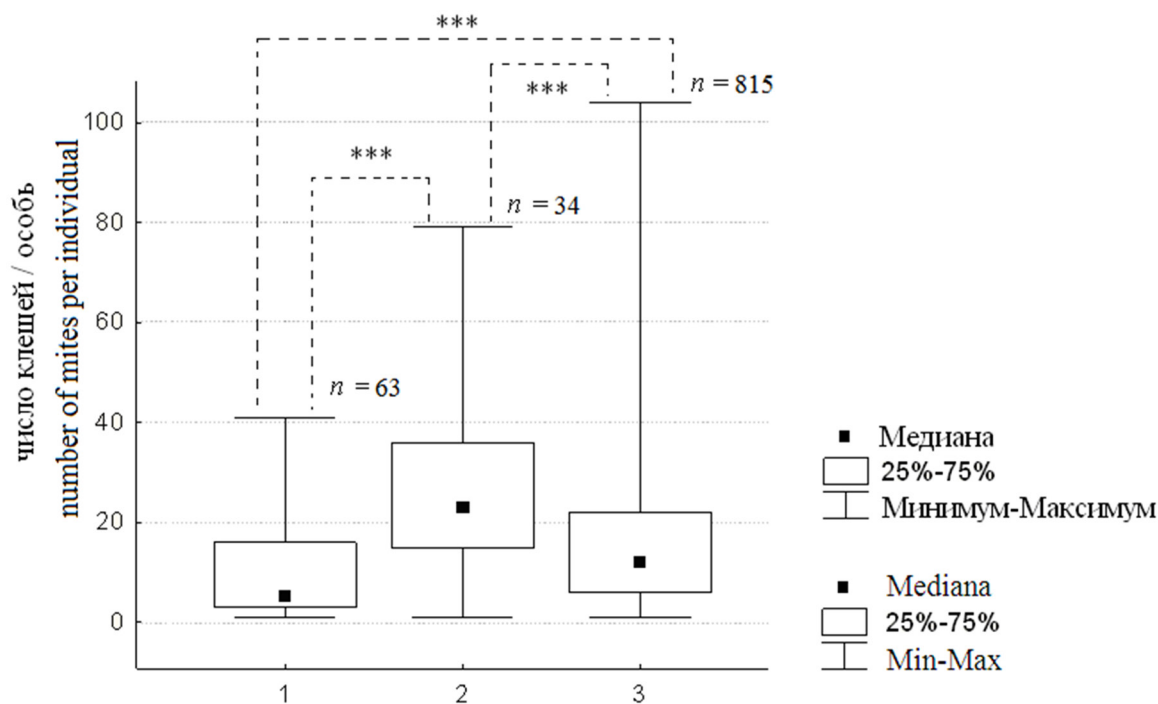


Рис. 1. Интенсивность клещевой *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 инвазии имаго и расплода *Polistes dominula* (Christ, 1791), выращенных в разных типах семей: 1 – зараженные *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920; 2 – зараженные *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790); 3 – не зараженные паразитоидами. Тест Крускала-Уоллиса: $H = 26.5$; $n = 912$; $p < 0.0001$. *** – тест Данна: $p < 0.001$.

Fig. 1. The intensity of mite *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 infestation of *Polistes dominula* (Christ, 1791) adults and brood grown in different types of colonies: 1 – infected by *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920; 2 – infected by *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790); 3 – not infected by parasitoids. Kruskal-Wallis test: $H = 26.5$; $n = 12$; $p < 0.0001$. *** – Dunn's multiple comparison test: $p < 0.001$.

Связь числа и доли зараженного расплода семьи с параметрами ее клещевой инвазии (экстенсивностью и интенсивностью) оценивали с помощью теста корреляции Спирмена (r_s).

Экспериментальное исследование влияния клеща *Sph. connivens* на выбор паразитоидами *E. schmitti* и *L. argiolus* семей хозяина проведено в лаборатории Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ в 2012 году. На основании осмотра взятых в лабораторию гнезд *P. dominula* и 3–5 куколок в каждом из них 26 гнезд разделили на две группы: 1) незараженные и 2) сильно зараженные клещом (слабо зараженные гнезда в эксперимент включены не были).

В пластиковый садок попарно помещали зараженное и не зараженное клещом гнезда, располагая их на расстоянии 15–20 см друг от друга. По числу личинок старших возрастов и куколок гнезда в паре не различались (тест Уилкоксона, все $p > 0.05$). Через отверстие в стенке садка запускали самку *E. schmitti* или *L. argiolus*. В течение 1 часа наблюдали за поведением паразитоида, отмечая продолжительность его нахождения в гнезде осы-хозяина. Каждая самка *E. schmitti* или *L. argiolus* тестировалась по 3 или 4 раза. Всего в эксперименте приняли участие 16 самок *E. schmitti* и 5 самок *L. argiolus*. Все самки паразитоидов были выведены из не зараженных клещом семей. С помощью критерия Уилкоксона провели оценку продолжительности пребывания самок *E. schmitti* и *L. argiolus* в разных категориях семей хозяина.

На рисунках выборки представляли (ненормальное

распределение параметров) в виде медианы Me [25; 75] [min; max] (25 и 75 – 1-й и 3-й квартили, min и max – минимальное и максимальное значения) [Гланц, 1999]. Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001) и программы Biostastica 4.03 (S.A. Glantz, McGrawHill, перевод на русский язык – «Практика», 1999). Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез принимали равным 0.05.

Результаты

Клещевая инвазийность семей *P. dominula* в 2003, 2005, 2011 и 2012 годах. Как показывает анализ, 66.7% (116 из 174) семей *P. dominula* 2003, 2005, 2011 и 2012 годов, взятых в совокупности, были заражены клещом *Sph. connivens*. Экстенсивность и интенсивность клещевой инвазии осмотренных особей составили соответственно 69.1% (912 из 1319 особей) и 16 клещей/особь.

Паразитоид *L. argiolus* был отмечен в 7 зараженных клещами семьях (46.7%, из 15 семей), а *E. schmitti* – в 10 (52.6%, из 19).

Отметим, что 4 семьи *P. dominula* с *L. argiolus* и 3 с *E. schmitti* были сильно заражены клещом *Sph. connivens*. Интенсивность инвазии таких семей, зараженных ихневмонидом, составила в 2005 году 13 и 44, а в 2011 году – 35 и 15 клещей/особь. У семей, зараженных хальцидой, в 2003 году 20, а в 2005 году – 30 и 11 клещей/особь. Из этого числа 3 и 1 семья

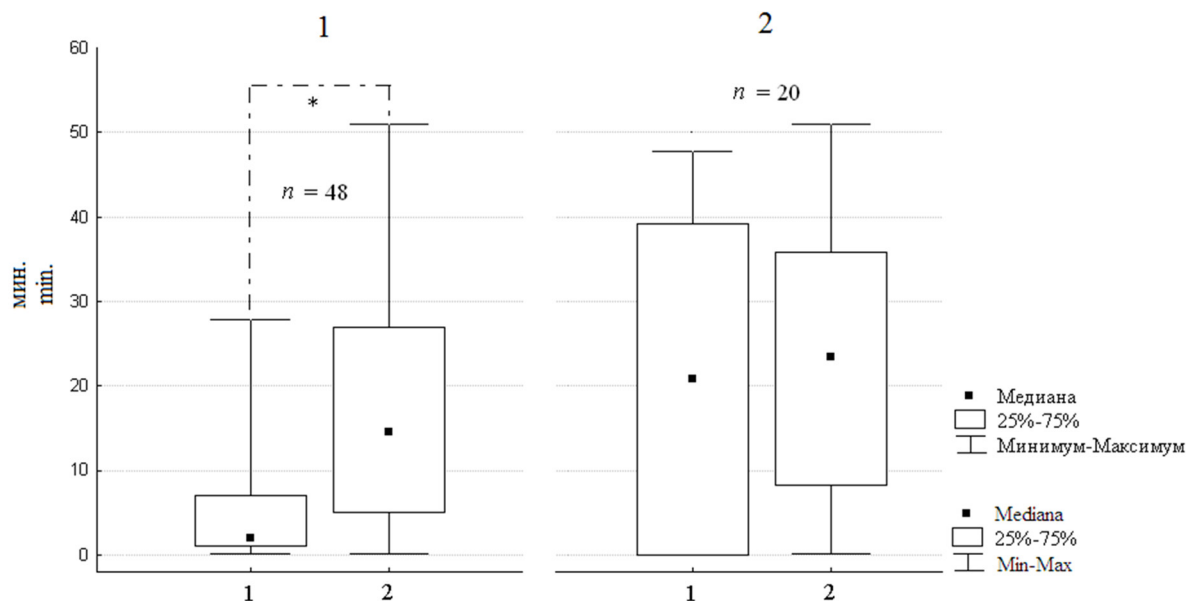


Рис. 2. Продолжительность пребывания *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (1) и *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (2) в гнездах *Polistes dominula* (Christ, 1791) (в минутах): 1 – семьи, зараженные *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970; 2 – не зараженные клещом семьи. * – тест Уилкоксона: $p < 0.05$.

Fig. 2. Longevity of *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (1) and *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (2) on *Polistes dominula* (Christ, 1791) nests (in minutes): 1 – colonies infected by *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970; 2 – colonies not infected by mites. * – Wilcoxon test: $p < 0.05$.

соответственно были со 100%-й экстенсивностью, т.е. все осмотренные имаго имели клещей. Можно предположить, что в семьях со 100%-й инвазией все особи были заражены клещом, включая тех, которые впоследствии подверглись нападению паразитоидов. Однако отметим, что выборки особей из осмотренных семей (с *L. argiolus* – 7, 7 и 12, а из семьи с *E. schmitti* – 3) невелики по объему, что повышает вероятность случайного невключения в выборку незараженных особей.

Приведем примеры из выборки не зараженных паразитоидами семей, которые могут подтверждать эту мысль. По данным 2003 года, в 7 сильно зараженных *Sph. connivens* семьях клещи не найдены на 5 из 19, 1 из 19, 37 из 104, 1 из 33, 4 из 39, 1 из 36 и 2 из 16 особях. В 2005 году такие ситуации отмечены реже: так, в 2 семьях клещей не имели 6 из 24 и 1 из 6 обследованных особей. Как видно из рисунка 1, интенсивность клещевой инвазии особей из семей, зараженных *E. schmitti*, ниже, чем из семей с *L. argiolus* и незараженных семей. Незараженные семьи уступают по интенсивности клещевой инвазии семьям с *L. argiolus*.

Обнаружены статистически значимые корреляции между показателями клещевой инвазии семьи и ее зараженностью *E. schmitti*. Так, при объединении данных за разные годы в общую совокупность обнаружено, что чем ниже была интенсивность клещевой инвазии, тем больше предкуколок хозяина было заражено самками *E. schmitti* 1-й генерации ($r_s = -0.82$, $n = 8$, $p < 0.05$). Чем выше была экстенсивность клещевой инвазии, тем меньше предкуколок хозяина было заражено самками как 1-й, так и 2-й генераций этого вида паразитоида ($r_s = -0.80$, $n = 8$, $p < 0.05$ и $r_s = -0.89$, $n = 10$, $p < 0.001$ соответственно). Чем ниже была экстенсивность клещевой инвазии, тем выше оказалась в гнезде доля

ячей с расплодом, зараженным *E. schmitti* ($r_s = -0.87$, $n = 10$, $p < 0.01$).

Число и доля в семье расплода, зараженного *L. argiolus*, не обнаруживает статистически значимых корреляций ни с интенсивностью, ни с экстенсивностью клещевой инвазии.

Клещевая инвазийность семей *P. dominula* в период развития в их гнездах паразитоидов. В конце июля 2011 года из 8 гнезд *P. dominula* с *E. schmitti* (3 семьи были заражены 1-й генерацией паразитоида и 5 – 2-й генерацией), а также из 2 гнезд, зараженных 2-й генерацией *L. argiolus*, были извлечены и обследованы на наличие клеща 58 куколок ос.

В 4 гнездах с *E. schmitti* (11 куколок) клещи не были обнаружены. В других 4 гнездах (28 куколок) слабо зараженной оказалась лишь часть куколок. При этом 7 куколок *P. dominula* (взятые из 3 семей), на которых обнаружены личинки *E. schmitti* 2-й генерации, оказались не заражены *Sph. connivens*. Экстенсивность и интенсивность клещевой инвазии этой выборки составила 67.9% (19 из 28) и 2 клеща/особь.

В 2 гнездах *P. dominula* с *L. argiolus* сильно зараженными оказались как куколки хозяина с личинками паразитоида, так и без них: экстенсивность инвазии составила 87.7% (из 19 особей), интенсивность – 27.5 клещей/особь.

Влияние клещевой инвазии на выбор паразитоидами гнезда хозяина в эксперименте. По данным эксперимента, в не зараженных клещом гнездах *P. dominula* по сравнению с сильно зараженными гнездами, самки паразитоида *E. schmitti* находились статистически значимо дольше (рис. 2.1). Продолжительность присутствия самок *L. argiolus* в не зараженных и зараженных клещом гнездах оказалась сходной (рис. 2.2).

Обсуждение

На основании приведенных в этой работе прямых и косвенных наблюдений и экспериментов можно предположить, что наездники *E. schmitti* и *L. argiolus* по-разному относятся к клещевой инвазийности семьи осы-хозяина. Такие различия, по-видимому, связаны с особенностями биологии паразитоидов и выживаемостью этих видов в условиях клещевой инвазии. Так, размеры *E. schmitti* составляют около 2.5 мм, паразитоид является проовигенным (отродившиеся имаго уже имеют зрелые яйца длиной 0.3–0.4 мм и дают потомство нередко в этом же гнезде) и гregarным (одна самка откладывает несколько яиц на личинку хозяина) [Gumovsky et al., 2007]. Размеры его яиц и личинок первых возрастов сопоставимы с размерами самок *Sph. connivens* – 0.4 мм [Mahunka, 1970]. Примечательно, что откладку яиц самка *E. schmitti* начинает после окукливания личинки V возраста осы-хозяина, при этом хальцида прокалывает яйцекладом стенку ячейки.

Другой вид, *L. argiolus*, длиной около 1.5 см, относится к синовигенным паразитоидам (имаго нового поколения нуждается в дополнительном питании для созревания яиц). На личинку осы-хозяина самка *L. argiolus* откладывает одно яйцо, которое по размерам крупнее клеща.

При этих обстоятельствах способность к распознаванию клещей на личинке хозяина должна быть адаптивной именно для *E. schmitti*. Действительно, на теле куколок *P. dominula* с личинками этого вида паразитоида, в отличие от таковых с *L. argiolus*, клещи не найдены.

Семьи с *E. schmitti* характеризуются более низкими значениями интенсивности и экстенсивности клещевой инвазии.

Обработка всей совокупности данных показала, что число и доля расплода в гнезде *P. dominula*, зараженного *E. schmitti*, снижается по мере увеличения экстенсивности и интенсивности клещевой инвазии. Однако способны ли самки *E. schmitti* выбирать для откладки яиц в гнезде не зараженные клещом предкуколки хозяина, остается невыясненным, для чего необходимы специальные исследования.

Благодарности

Выражаем благодарность дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения исследований. Авторы искренне признательны А.А. Хаустову (Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия), С.А. Белокобыльскому (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия), А.В. Лопатину (Воронежский университет, Воронеж, Россия) и А.В. Фатерыге (Карадагский природный заповедник, Феодосия, Россия) за ценные замечания при работе над рукописью.

Литература

- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика. 459 с.
- Орлова Е.С., Фирман Л.А., Русина Л.Ю. 2011. Встречаемость клеща *Sphexicozella connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на юге Украины. *Природничий альманах. Біологічні науки*. 16: 101–111.
- Русина Л.Ю. 2006. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Херсон: Изд-во Херсонского государственного университета. 200 с.
- Русина Л.Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). В кн.: Труды Русского энтомологического общества. Т. 79. СПб.: Зоологический ин-т РАН: 1–217.
- Русина Л.Ю., Фирман Л.А., Орлова Е.С. 2013. Связь репродуктивных стратегий самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) с клещевой инвазией *Sphexicozella connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в Черноморском биосферном заповеднике. *Природничий альманах. Біологічні науки*. 18: 135–146.
- Eickwort G.C. 1990. Associations of mites with social insects. *Annual Review of Entomology*. 35: 469–488.
- 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.
- Mahunka S. 1970. *Sphexicozella connivens* gen. n., sp. n. (Acari, Acaridoidea): a new mite from wasp nest. *Parasitologia Hungarica*. 3: 77–86.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). *Kontyû*. 51(3): 426–434.
- Makino S., Okabe K. 2003. Structure of acarinarium in the wasp *Allodynerus delphinalis* (Hymenoptera: Eumenidae) and distribution of deutonymphs of the associated mite *Ensliniella parasitica* (Acari: Winterschmidtidae) on the host. *International Journal of Acarology*. 29: 251–258.
- O'Connor B., Klompen J.S.H. 1999. Phylogenetic perspectives on mite-insect associations: the evolution of acarinarium. In: Acarology IX. Vol. 2. Symposia. (G.R. Needham, R. Mitchell, D.J. Horn, W.C. Welbourn eds). Columbus: Ohio Biology Survey: 63–71.
- O'Connor B.M. 2009. Cohort Astigmatina. In: A Manual of Acarology. (G.W. Krantz, D.E. Walter eds.). Lubbock: Texas Technical University Press: 565–658.
- Okabe K., Makino S. 2008. Parasitic mites as part-time bodyguards of a host wasp. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 2293–2297.
- Okabe K., Makino S. 2010. Conditional mutualism between *Allodynerus delphinalis* (Hymenoptera: Vespidae) and *Ensliniella parasitica* (Astigmata: Winterschmidtidae) may determine maximum parasitic mite infestation. *Environmental Entomology*. 39: 424–429.
- Okabe K., Makino S. 2011. Behavioural observations of the bodyguard mite *Ensliniella parasitica*. *Zoosymposia*. 6: 193–199.
- 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., 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 *Sphexicozella connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae). *Entomological Review*. 91(6): 685–691.
- Schmid-Hempel P. 1998. Parasites in Social Insects. Princeton: Princeton University Press. 409 p.
- Soika G.A. 1987. Sulla presenza di acarinarium nei *Eumenidi solitari* e descrizione dell'*Acarepipona insolita* n. gen. n. sp., con un acarinarium di nuovo tipo. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. 34: 189–196.

References

- Eickwort G.C. 1990. Associations of mites with social insects. *Annual Review of Entomology*. 35: 469–488.
- Glants S. 1999. Mediko-biologicheskaya statistika [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika. 459 p. (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.
- Mahunka S. 1970. *Sphexicozela connivens* gen. n., sp. n. (Acari, Acaridoidea): a new mite from wasp nest. *Parasitologia Hungarica*. 3: 77–86.
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). *Kontyú*. 51(3): 426–434.
- Makino S., Okabe K. 2003. Structure of acarinarium in the wasp *Allodynerus delphinalis* (Hymenoptera: Eumenidae) and distribution of deutonymphs of the associated mite *Ensliniella parasitica* (Acari: Winterschmidtidae) on the host. *International Journal of Acarology*. 29: 251–258.
- O'Connor B., Klompen J.S.H. 1999. Phylogenetic perspectives on mite-insect associations: the evolution of acarinarium. In: *Acarology IX*. Vol. 2. Symposia. (G.R. Needham, R. Mitchell, D.J. Horn, W.C. Welbourn eds). Columbus: Ohio Biology Survey: 63–71.
- O'Connor B.M. 2009. Cohort Astigmatina. In: *A Manual of Acarology*. (G.W. Krantz, D.E. Walter eds.). Lubbock: Texas Technical University Press: 565–658.
- Okabe K., Makino S. 2008. Parasitic mites as part-time bodyguards of a host wasp. *Proceedings of the Royal Society B*. 275: 2293–2297.
- Okabe K., Makino S. 2010. Conditional mutualism between *Allodynerus delphinalis* (Hymenoptera: Vespidae) and *Ensliniella parasitica* (Astigmata: Winterschmidtidae) may determine maximum parasitic mite infestation. *Environmental Entomology*. 39: 424–429.
- Okabe K., Makino S. 2011. Behavioural observations of the bodyguard mite *Ensliniella parasitica*. *Zoosymposia*. 6: 193–199.
- Orlova E.S., Firman L.A., Rusina L.Yu. 2011. Occurrence of the *Sphexicozela connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) mites in the different type of colonies of *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) wasps in Southern Ukraine. *Pryrodnychyy al'manah. Biologichni nauky*. 16: 101–111 (in Russian).
- Rusina L.Yu. 2006. Osy-polisty v prirodnykh i antropogennykh landshaftakh Nizhnego Pridneprov'a [Polistine wasps in natural and anthropogenic landscapes of the Lower Dnieper area]. Kherson: Kherson State University Press. 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. Structure and functional organization of *Polistes* wasps population (Hymenoptera, Vespidae). In: *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. T. 79 [Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 79]. St. Petersburg: Zoological Institute of RAS: 1–217 (in Russian).
- Rusina L.Yu., Firman L.A., Orlova E.S. 2013. The relationship of reproductive strategies of *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) males with mite *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) invasion in the Black Sea Biosphere Reserve. *Pryrodnychyy al'manah. Biologichni nauky*. 18: 135–146 (in Russian).
- 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*. 91(6): 685–691.
- Schmid-Hempel P. 1998. Parasites in Social Insects. Princeton: Princeton University Press. 409 p.
- Soika G.A. 1987. Sulla presenza di acarinarium nei *Eumenidi solitari* e descrizione dell'*Acarepipona insolita* n. gen. n. sp., con un acarinarium di nuovo tipo. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. 34: 189–196.