

ISSN 0042-1324

Том 127, Номер 2

Март - Апрель 2007



# УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ



75  
ЛЕТ  
ЖУРНАЛУ

<http://www.naukaran.ru>  
<http://www.maik.ru>



“НАУКА”

УДК 595.798:591.51(477.72)

## СВЯЗЬ ОКРАСКИ ОСЫ *POLISTES DOMINULUS* С ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ ЕЕ ПОПУЛЯЦИИ В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ

© 2007 г. Л. Ю. Русина<sup>1,2</sup>, А. В. Гилев<sup>3</sup>, О. В. Скороход<sup>2</sup>, Н. Б. Филимонова<sup>4</sup>, Л. А. Фирман<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup> Херсонский государственный университет

<sup>3</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

<sup>4</sup> Национальный университет им. Т. Шевченко, Киев

В поселении *Polistes dominulus* на растениях в Черноморском биосферном заповеднике (май–начало июня 2003–2005 гг.) изучали способ основания семьи, пространственное распределение гнезд и социальные ранги самок-основательниц. Показано, что плотность гнездящихся самок в скоплении сходна и не зависит от колебания популяционной численности, однако меняется плотность размещения гнезд и число самок-основательниц в семье. Склонность к плеометротичному основанию семьи и доминированию проявляют самки разной окраски. Самки, имеющие более темные варианты окраски тела, основывают семьи в одиночку и являются доминантами в небольших (по количеству самок-основательниц) семьях при плеометрозе. Самки со светлыми вариантами клипеуса и темными вариантами мезонотума существенно меньше по размерам, чем самки других морфотипов, и в отдельные годы предпочитают гнездиться совместно, а в крупных семьях не проявляют склонности к доминированию. Предполагается, что окраска тела маркирует особей, придерживающихся разных репродуктивных стратегий

### ВВЕДЕНИЕ

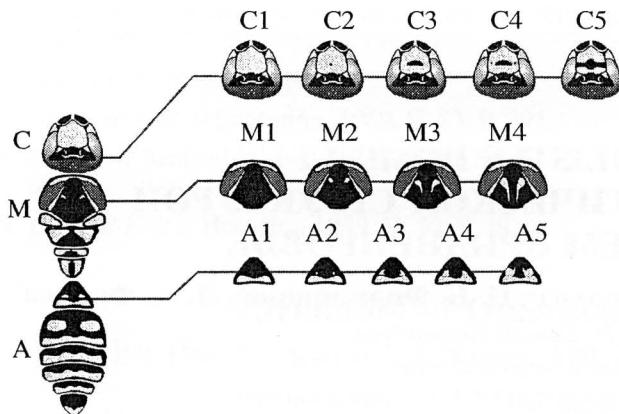
Окраска животных выполняет различные функции: защитную, сигнальную, терморегуляционную и т.д. [3, 20]. Сигнальное значение окраски очень многообразно – от демонстрации физиологического состояния особи и поиска брачного партнера до индивидуального опознания.

В семье бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) степень расчлененности рисунка клипеуса у самок-основательниц служит зрительным сигналом социального статуса самки [35]. Известно, что весной самки-основательницы этого вида строят гнездо и выращивают рабочих как в одиночку (гаплометроз), так и группой самок (плеометроз). В плеометротичной семье доминантные самки крупнее подчиненных, имеют более развитые яичники и более высокую эндокринную активность [27–29, 36, 37]. Если при гаплометрозе зимовавшие самки вовлечены в размножение все без исключения, то при плеометрозе они вследствие конкуренции дифференцированы по репродуктивному успеху [6, 25, 31]. Фактором, определяющим репродуктивный успех особи, является ее статус в семейной иерархии. Доминантные самки могут быть выделены по особым формам поведения, связанным с осуществлением репродуктивной монополии: на уровне оогенеза – поведенческим доминированием; на уровне яйцекладки – заполнением пустых ячей; на уровне эмбриогенеза – дифференциальной оофагией [19, 22]. У

*P. dominulus* при плеометрозе, так же как и у ряда других видов ос-полистов с частыми доминантно-субординантными отношениями, в той или иной степени развито разделение функций [18, 33, 38]. Репродуктивные функции принадлежат  $\alpha$ -самке, а подчиненные особи приносят корм личинкам и строят гнездо. Результаты генетического анализа потомства показывают, что подчиненные самки *P. dominulus* производят 0.2–2.6% потомства [23].

У этого вида на юге Украины обнаружен устойчивый полиморфизм по окраске и меланиновому рисунку на клипеусе, груди и первом тергите брюшка [10, 12]. Показано, что склонность к формированию плеометротичных семей проявляют самки разных окрасочных морф [12]. Самки-основательницы с темными вариантами окраски клипеуса характеризуются высокой агрессивностью. Подселяясь в чужую семью после разрушения их собственного гнезда хищниками, они подчиняют самку-резидента [12]. Вместе с тем вопрос, существует ли взаимосвязь между спецификой окраски самок и распределением репродуктивных функций в семье и в популяции на разных фазах ее численности, остается неисследованным.

Настоящая работа посвящена анализу взаимосвязи окраски тела самок-основательниц *P. dominulus* и характера пространственно-этологической структуры популяции при гнездовании на растениях в Черноморском биосферном заповеднике (Херсонская обл., Украина).



**Рис. 1.** Вариации окраски самки *Polistes dominulus*. С – клипеус, М – мезонотум, А – первый тергит брюшка.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В Нижнем Приднепровье *P. dominulus* широко распространен как в природных ландшафтах (колковая лесостепь, плавни реки и озер, овражно-балочные местности, террасные известняковые обнажения и др.), так и в антропогенных местообитаниях (чердаки хозяйственных и жилых зданий, металлические каркасные трубы, кровля крыши, ульи и т.д.). Гнезда располагаются на растениях и в разнообразных укрытиях [8].

Поселение *P. dominulus* в колковой лесостепи Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) изучается нами с 1992 г. Высокая численность за-гнездившихся ос и повышение доли плеометроза регистрировались в 1994, 1998 и 2004 гг. [7, 12].

*P. dominulus* на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ ( $46^{\circ}25'$  с. ш.,  $32^{\circ}07'$  в. д.) гнездится в степных растительных сообществах с доминированием *Artemisia marschalliana* Spreng, *Elytrigia elongata* Nevs-ki и *Phragmites australis* Trin в понижениях рельефа, вокруг озер и березово-дубовых колков [7]. Для анализа пространственного размещения гнезд проводили их точное картирование и определяли коэффициент агрегированности [13]. В данной работе проанализированы численность и пространственное размещение 825 гнезд в первой половине мая 2003–2005 гг. За время исследования популяция претерпевала сезонные и межгодовые изменения численности [12].

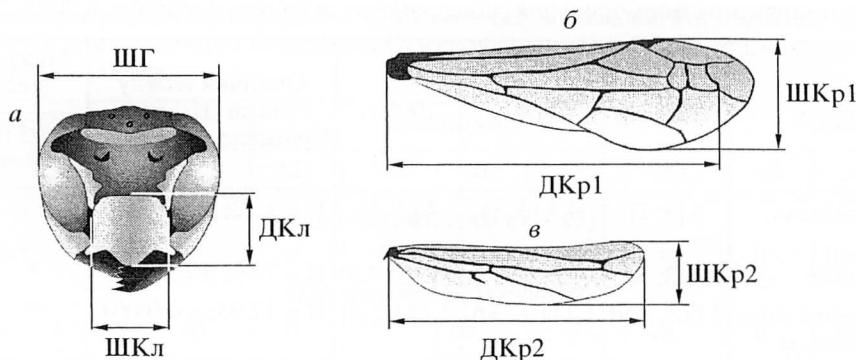
Вариации окраски клипеуса, мезонотума и брюшка 967 самок-основательниц из 83 плеометротических и 742 гаплометротических семей регистрировали визуально, сверяясь с эталонным рисунком (рис. 1). Связь между склонностью к определенному типу гнездования и основания семьи (одиночному или в скоплениях, гаплометрому или плеометрому) и окраской самок-основательниц оценивали при помощи критерия  $\chi^2$ .

Изучение доминантной иерархии в 62 плеометротических семьях провели в последней декаде

мая – начале июня 2004 г. В гнездах имелись яйца, личинки и куколки, т.е. семьи находились на стадии перед выходом первых рабочих. Определение иерархической структуры проводили путем наблюдений за поведением самок в природе или в лаборатории (метод перенесения гнезд в садки описан ранее [10]). Регистрировали взаимодействия самок в течение 1–3 ч и с учетом линейного характера иерархии доминирования в семье считали, что:  $\alpha$ -особь ощупывает усики голову или грудь, брюшко, крылья у всех подчиненных самок,  $\beta$ -особь – у всех, кроме  $\alpha$ -самки,  $\gamma$ -особь – у всех, кроме  $\alpha$  и  $\beta$ , и т.д. [6, 22, 26]. Признаком субординатного статуса самки считали позу подчинения (усики опущены, тело прижато к субстрату) либо избегание контакта. Кроме того, учитывали, что социальный статус самки связан со спецификой ее активности:  $\alpha$ -самка, как правило, держится в центре сата, инициирует многие взаимодействия, чаще всех остальных самок откладывает яйца, при фуражировке доставляет в гнездо строительный материал; подчиненные самки, напротив, реже находятся на гнезде, приносят пищу (белковую и углеводную) для личинок, строительный материал и воду [16, 35]. В тех случаях, когда порядок соподчинения особей установить было затруднительно,  $\alpha$ -самку убрали из садка. При этом частота агрессивных контактов между подчиненными соосновательницами повышалась, что позволяло определить их ранговую позицию в иерархии семьи. Через 2 ч  $\alpha$ -самку возвращали в гнездо. Общая продолжительность наблюдений составила 97 ч.

Сравнение распределения социальных рангов у самок разных окрасочных морф проведено с помощью критерия сравнения  $\chi^2$ . Для оценки степени меланизации рисунка клипеуса использовали индекс относительной пигментации – отношение площади пигментированного участка к площади всей поверхности клипеуса.

Для морфометрических измерений подготовили препараты голов и крыльев 69 самок-основательниц по [1, 5]. Сканированные компьютерные изображения голов и крыльев ос обрабатывали в программе Corel Draw 8.0, после чего определяли следующие линейные размеры: длину и ширину клипеуса (ДКл, ШКл), максимальную ширину головы (ШГ), а также длину и ширину 1 и 2 пары крыльев (ДКр1, ШКр1, ДКр2, ШКр2) (рис. 2). Для сравнения размеров самок-основательниц разных окрасочных морф использовали критерии Стьюдента или Манна–Уитни. По критерию Шапиро–Уилка проводили анализ вида распределения изучаемых параметров. В том случае, когда распределение признаков оказывалось нормальным, при равных дисперсиях использовали критерий Стьюдента, а при различных дисперсиях по критерию Левена – его модификацию с раздельными оценками дисперсий. В случае ненормального



**Рис. 2.** Схема измерений параметров головы и крыльев *Polistes dominulus*: *а* – голова, *б* – 1-я пара крыльев, *в* – 2-я пара крыльев. ШГ, ДКл, ШКл, ДКр1, ШКр1, ДКр2, ШКр2 – обозначения см. в тексте в разделе “Материалы и методы”.

распределения использовали тест Манна–Уитни. Описание выборочного распределения признаков в тексте и в таблицах указывали в случае нормального распределения в виде среднего  $M$  (95% доверительного интервала среднего); среднеквадратического отклонения  $s$ ; а в случае ненормального распределения параметров –  $Me$  [25, 75] ( $Me$  – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили).

Для проверки предположения о взаимосвязи морфологических, поведенческих характеристик самок и популяционной структуры рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена: а) между размерами тела самок и их окраской (были использованы варианты окраски клипеуса и мезонотума, так как у 96% ос встречался только один вариант окраски брюшка – А3), б) между окраской и рангом, в) между долей подчиненных самок в семье и плотностью гнездования. Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Численность, пространственная структура поселения в ЧБЗ и характер гнездования

Благодаря высокой экологической пластиности *P. dominulus* успешно заселяет разнообразные биотопы, однако в отдельные годы прослеживается заметно выраженная дифференциация в

предпочтении гнездования на растениях определенных растительных ассоциаций [9]. В 2003–2005 гг. *P. dominulus* гнездился преимущественно в тростниково-разнотравных сообществах. Высокая численность загнездившихся ос наблюдалась весной 2004 г., а низкая – в 2003 г. (табл. 1). Плотность гнезд в пределах участков обитания варьировала от 1 до 38 гнезд на 100 м<sup>2</sup>. Одиночные гнезда и гнезда в скоплениях, насчитывающих в среднем по 5 гнезд, размещались друг от друга на расстоянии от 20 м до 1–2 км. Пространственное размещение гнезд в скоплениях было неоднородным и агрегированным: коэффициент агрегированности  $K^2 > 1$ . Скопления гнезд в 2004–2005 гг. формировались на месте успешного прошлогоднего гнездования, а большинство одиночных гнезд находили в новых местообитаниях. После холодной и продолжительной зимы 2002–2003 гг. перезимовавшие самки гнездились в скоплениях чаще, чем весной 2004 и 2005 гг. (зимние погодные условия в 2002–2005 гг. приведены ранее [12]). Если число самок в скоплении в исследуемые годы не менялось, то число гнезд и среднее минимальное расстояние между ними оказывалось разным как в целом по годам (критерий Краскела–Уоллиса), так и при попарном сравнении по годам (критерий Манна–Уитни) (табл. 2). На пике численности популяции (2004 г.) в скоп-

**Таблица 1.** Характер весеннего основания семьи *Polistes dominulus* в Черноморском биосферном заповеднике в 2003–2005 гг.

Год	Число гнезд	Доля гнезд в скоплениях, %	Доля плеометроза, %	Число плеометрических гнезд			
				2 самки	3 самки	4 самки	≥5 самок
2003	134	65	13.4	13	4	1	–
2004	424	35	14.6	22	10	15	15
2005	267	36	1.1	2	1	–	–
Всего	825	$M \pm SD$ 45.3 ± 17	$M \pm SD$ 9.7 ± 7.5	37	15	16	15

Таблица 2. Показатели характера формирования скоплений гнезд *Polistes dominulus* в 2003–2005 гг. (Ме [25, 75])

Параметр скопления	2003 г.	2004 г.	2005 г.	Отличия между годами (Н – тест Краскела–Уоллиса)	Межгодовые сравнения (тест Манна–Уитни)		
					2003 и 2004 гг.	2004 и 2005 гг.	2003 и 2005 гг.
Число самок-основательниц в скоплении	4 [3; 7]	4.5 [3; 8]	4 [3; 5]	H = 1.22; p = 0.54	n.s.	n.s.	n.s.
Число гнезд в скоплении	3 [3; 5]	3 [2; 3]	4 [2.5; 4.5]	H = 7.99; p = 0.02	*	*	n.s.
Минимальное расстояние между гнездами в скоплении, м	3 [2.5; 4.9]	2.2 [1.8; 3.6]	4.75 [2; 8]	H = 17.93; p < 0.001	**	**	n.s.

Примечание. Сравнение по Манну–Уитни: n.s. – статистически незначимые различия; \* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.001$ .

лении было меньше гнезд, и они размещались ближе друг к другу, чем в 2003 и 2005 гг. (табл. 2).

Доля плеометроза в 2003 и 2004 гг. была статистически значимо выше, чем в 2005 г. ( $\chi^2 = 27.24$ ;  $p < 0.001$  и  $\chi^2 = 35.03$ ;  $p < 0.001$ ), разницы в соотношении разных способов гнездования в 2003–2004 гг. не обнаружено ( $\chi^2 = 0.117$ ;  $p = 0.732$ ). Однако в 2004 г. по сравнению с 2003 и 2005 гг. отмечены семьи, в составе которых находилось более 5 самок-основательниц. Разница между годами по числу самок-основательниц при плеометрозе статистически значима ( $\chi^2 = 13.45$ ;  $p = 0.037$ ). В 2004 г. доля субординат при плеометрозе отрицательно коррелировала с числом гнезд в скоплении ( $r_s = -0.5$ ;  $p = 0.023$ ).

#### Окраска самок-основательниц и характер гнездования

Варианты окраски самок-основательниц в 2003–2005 гг. приведены в табл. 3. Между самками из одиночно расположенных гнезд и самками из скоплений обнаружены различия по частотам окрасочных морф как в 2004, так и в 2005 гг. (табл. 4). Самки из одиночно расположенных гнезд в поселении чаще имели светлый вариант груди M3, чем самки из скоплений. Этот вариант окраски груди также преобладал и у самок, которые основывают семью в одиночку, по сравнению с самками из плеометротических семей (табл. 3, 4). Однако самки из малочисленных семей (2–4 самки) статистически значимо отличались от гаплометротических самок как по окраске груди, так и брюшка: у них незначительно преобладал вариант груди M2, снижена доля встречаемости светлого варианта брюшка A4, но повышен соответствующий показатель темного варианта брюшка A2. Преобладающий вариант окраски брюшка у обеих групп – A3. Самки из семей с большим числом особей (5–9 самок) не отличались от гаплометротических самок по окраске груди и брюшка, но статистически значимо различались по окраске клипеуса. У них снижена частота темных вари-

антов C4 и C5, но повышена частота светлых вариантов C1 и C2. Преобладающий вариант окраски клипеуса у обеих групп – C3. Самки из малочисленных семей чаще имели варианты клипеуса C4 и C5 и брюшка A2 по сравнению с самками из больших семей; по окраске груди различий не найдено (табл. 3, 4).

#### Размеры и окраска самок-основательниц

Самки-основательницы разных окрасочных морф различались по размерам (табл. 5). Особи со светлым клипеусом (C1 и C2) были меньше по размерам обоих крыльев и головы, чем самки с более темными вариантами окраски клипеуса (C3–C5). Самки с вариантом окраски мезонотума M2 уступали M4 в размерах клипеуса, головы и обоих крыльев. Различий в размерах между самками M3 и M4 не выявлено.

Обнаружены статистически значимые корреляции между длиной, шириной 1-й пары крыльев и длиной 2-й пары крыльев и вариантами окраски клипеуса (для ДКрI –  $r_s = 0.4$ ;  $p < 0.01$ ; для ШКрI –  $r_s = 0.35$ ;  $p < 0.01$ ; для ДКрII –  $r_s = 0.4$ ;  $p < 0.01$ ), а также между длиной клипеуса, шириной головы и вариантами окраски мезонотума (для ДКл –  $r_s = 0.5$ ;  $p < 0.01$ ; для ШГ –  $r_s = 0.4$ ;  $p < 0.01$ ).

#### Доминантный ранг и окраска

Ранг самок-основательниц не зависел от окраски: особь низкого ранга из одной семьи могла быть окрашена, как  $\alpha$ -самка из другой. Однако в каждой конкретной семье относительная интенсивность окраски брюшка самки, а в малочисленных семьях – и клипеуса соотносилась с ее позицией в доминантной иерархии (табл. 6).

Самки высоких рангов ( $\alpha$  и  $\beta$ ) не отличались от гаплометротических самок (табл. 3, 6). У самок низких рангов ( $\gamma$  и ниже) в сравнении с гаплометротическими достоверно реже встречался вариант окраски груди M3, но чаще – M2 и, кроме того,

**Таблица 3.** Встречаемость вариантов окраски (в %) у самок-основательниц *Polistes dominulus* при гапло- и плеометрозе (2003–2005 гг.), при одиночном гнездовании и в скоплениях (2004–2005 гг.), в малочисленных и больших семьях при плеометрозе в 2004 г.

Клипеус					Мезонотум				Брюшко				
C1	C2	C3	C4	C5	M1	M2	M3	M4	A1	A2	A3	A4	A5
Гаплометроз, 2003 ( <i>N</i> = 23)													
8.7	4.4	26.1	30.4	30.4	0	0	100	0	0	0	100	0	0
Плеометроз, 2003 ( <i>N</i> = 10)													
20	40	20	10	10	0	0	100	0	10	0	90	0	0
Гаплометроз, 2004 ( <i>N</i> = 302)													
11.6	13.6	46.4	13.2	15.2	0	36.1	63.9	0	0.7	5.3	83.8	10.2	0
Плеометроз, 2004 ( <i>N</i> = 215)													
7.5	17.2	51.6	13	10.7	0.9	47.9	51.2	0	0	7.4	85.2	7.4	0
Самки из одиночных гнезд, 2004 ( <i>N</i> = 46)													
13	13	47.8	15.3	10.9	0	2.2	41.3	56.5	0	0	97.8	2.2	0
Самки из скоплений, 2004 ( <i>N</i> = 149)													
13.4	17.4	50.3	8.2	10.7	0	13.4	63.1	23.5	0	6	86.6	7.4	0
Самки из малочисленных семей, 2004 ( <i>N</i> = 122)													
4.9	11.5	52.5	14.8	16.3	1.6	50.8	47.6	0	0	11.4	85.3	3.3	0
Самки из больших семей, 2004 ( <i>N</i> = 93)													
10.8	24.7	50.5	10.8	3.2	0	44	56	0	0	2.2	85	12.8	0
Самки высоких рангов, 2004 ( <i>N</i> = 68)													
7.4	14.6	50	17.7	10.3	0	47	53	0	0	3.0	88.2	8.8	0
Самки низких рангов, 2004 ( <i>N</i> = 147)													
7.5	18.4	52.3	10.9	10.9	1.4	48.3	50.3	0	0	9.5	83.7	6.8	0
Гаплометроз, 2005 ( <i>N</i> = 211)													
18.5	15.6	47.4	10.9	7.6	0.5	20.9	78.1	0.5	0	6.7	63.5	26.5	3.3
Плеометроз, 2005 ( <i>N</i> = 13)													
0	30.8	61.5	7.7	0	0	15.4	84.6	0	0	0	69.2	23.1	7.7
Самки из одиночных гнезд, 2005 ( <i>N</i> = 19)													
15.7	21.1	31.6	15.8	15.8	0	5.3	57.9	36.8	0	5.3	63.1	31.6	0
Самки из скоплений, 2005 ( <i>N</i> = 85)													
12.9	20	50.6	11.8	4.7	0	14.1	82.4	3.5	0	11.8	65.8	22.4	0

появлялся вариант M1, хотя и в незначительном количестве.

В качестве сигнала социального статуса особи может выступать не только характер рисунка, но и степень меланизации. Анализ связи индекса относительной пигментации клипеуса с социальным статусом особи и числом самок-основательниц в плеометротических семьях показал, что объединение различно окрашенных особей в группы происходит не случайно (рис. 3): с увеличением числа самок-основательниц индекс пигментации в среднем снижался, т.е. в большие семьи объединялись более светлые самки, а в небольшие – более темные особи. В малочисленных семьях (2–4 самки) окраска клипеуса у  $\alpha$ -особи чаще была бо-

лее темной, чем у подчиненных, а в больших семьях (5–9 самок) этого не наблюдалось ( $\chi^2 = 3.87$ ,  $p = 0.049$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В течение последних 60 лет изучения социальной структуры ос-полистов усиленный интерес исследователей направлялся прежде всего на анализ конкурентных отношений между эквипотенциальными, на первый взгляд, соосновательницами в семье [24], а не в популяции в целом. При таком подходе морфофизиологические и поведенческие характеристики особи рассматриваются среди основных механизмов становления моногинии до-

**Таблица 4.** Различия окраски самок-основательниц *Polistes dominulus* в разных группах в 2004–2005 гг. по критерию  $\chi^2$

Группы самок	Клипеус	Мезонотум	Брюшко
Самки из одиночных гнезд и самки из гнезд в скоплениях, 2004 г.	1.227 <i>df</i> = 2 <i>p</i> = 0.541 2.946 <i>df</i> = 2 <i>p</i> = 0.229 5.947 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.203 5.187 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.724 <b>14.378</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.006 <b>17.042</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.002	<b>19.268</b> <i>df</i> = 2 <i>p</i> < 0.001 <b>20.089</b> <i>df</i> = 2 <i>p</i> < 0.001 <b>10.565</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.032 <b>13.556</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.009 1.929 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.749 11.159 <i>df</i> = 14 <i>p</i> = 0.674	4.827 <i>df</i> = 2 <i>p</i> = 0.090 1.188 <i>df</i> = 2 <i>p</i> = 0.552 3.484 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.480 <b>10.655</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.031 2.628 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.622 <b>12.735</b> <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.002
Самки из одиночных гнезд и самки из гнезд в скоплениях, 2005 г.			
Гапло- и плеометроз, 2004 г.			
Гаплометроз и семьи из 2–4 самок, 2004 г.			
Гаплометроз и семьи из 5–9 самок, 2004 г.			
Семьи из 2–4 самок и семьи из 5–9 самок, 2004 г.			

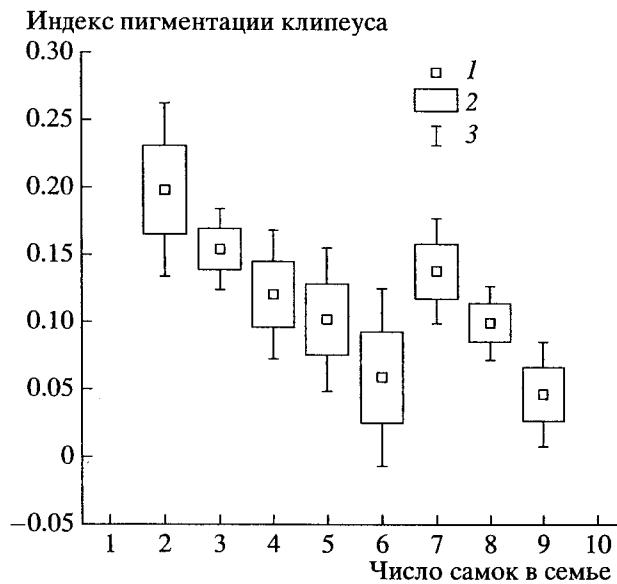
Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые отличия.

минантной самки, а их роль на популяционном уровне не обсуждается.

Известно, что в популяции многих групп животных регуляция постоянных взаимодействий в

системе “популяция – среда” поддерживается благодаря системе полиморфизма [4, 14, 15]. Полиморфные популяции состоят из нескольких групп особей, придерживающихся разных стратегий, по-разному реагирующих на условия внешней среды, в том числе и на разную плотность.

Как видно из результатов нашего исследования, самки-основательницы разных окрасочных морф различаются по размерам и по склонности к формированию различных типов пространственной структуры поселения и основания семьи в зависимости от численности популяции. Важно отметить, что, если осенне соотношение будущих основательниц разных окрасочных морф оказывается стабильным, то весеннее, напротив, меняется из года в год, по-видимому, прежде всего из-за условий зимовки [12]. Межгодовые колебания численности ос весной связаны как с погодными условиями в зимний период, так и с сезонной выживаемостью самок-основательниц и их семей предыдущим летом. Кроме того, полученные результаты свидетельствуют о высокой степени структурированности популяции на отдельные семьи (скопления) и неслучайном характере формирования такой организации. Самки *P. dominulus* при выборе мест гнездования требовательны к условиям защищенности биотопа, предпочитая участки с густой растительностью или разнообразные укрытия. Среди основных причин, вызывающих



**Рис. 3.** Связь степени пигментации клипеуса и числа самок-основательниц в плеометрической семье: 1 – среднее; 2 – ошибка среднего; 3 – доверительный интервал.

**Таблица 5.** Размеры головы и крыльев самок-основательниц *Polistes dominulus* с разными вариантами окраски клипеуса и мезонотума

Размеры, мм	Признаки окраски			Сравнение групп по критериям Стьюдента или Манна–Уитни		
	Клипеус			C1–C2 и C3	C1–C2 и C4–C5	C3 и C4–C5
	C1–C2 М (95% ДИ); s или Me [25; 75]	C3 М (95% ДИ); s или Me [25; 75]	C4–C5 М (95% ДИ); s или Me [25; 75]			
ДКрI	10.8 (10.50–11.06); 0.701	11.4 (11.05–11.69); 0.530	11.4 (11.09–11.64); 0.481	*	**	n.s.
ШКрI	3.9 (3.79–3.97); 0.229	4.0 (3.95–4.14); 0.172	4.1 (3.95–4.17); 0.194	*	*	n.s.
ДКрII	7.9 (7.73–8.10); 0.476	8.3 [8.1; 8.5] 8.4	(8.12–8.65); 0.410	*	**	n.s.
ШКрII	2.1 (2.03–2.15); 0.165	2.6 (1.67–3.48); 1.561	2.2 (2.07–2.26); 0.174	n.s.	n.s.	n.s.
ДКл	1.5 (1.44–1.52); 0.105	1.5 (1.48–1.56); 0.075	1.6 (1.51–1.59); 0.086	n.s.	*	n.s.
ШКл	1.6 (1.59–1.65); 0.079	1.7 (1.65–1.72); 0.067	1.7 (1.63–1.70); 0.073	**	*	n.s.
ШГ	3.7 (3.69–3.70); 0.145	3.8 (3.78–3.91); 0.123	3.8 [3.7; 3.9]	*	n.s.	n.s.
Мезонотум						
	M2	M3	M4	M2 и M3	M2 и M4	M3 и M4
ДКрI	10.6 (9.99–11.25); 0.603	11.2 (10.92–11.38); 0.592	11.4 (11.11–11.61); 0.353	n.s.	**	n.s.
ШКрI	3.9 (3.84–4.04); 0.117	3.9 (3.91–4.08); 0.219	4.1 (3.98–4.14); 0.111	n.s.	*	n.s.
ДКрII	7.9 (7.49–8.34); 0.460	8.2 (8.00–8.36); 0.457	8.3 (8.11–8.57); 0.323	n.s.	*	n.s.
ШКрII	2.1 (2.01–2.24); 0.138	2.2 (2.08–2.24); 0.200	2.2 (2.09–2.25); 0.100	n.s.	n.s.	n.s.
ДКл	1.5 (1.44–1.53); 0.066	1.5 (1.47–1.54); 0.084	1.5 (1.50–1.57); 0.043	n.s.	n.s.	n.s.
ШКл	1.6 (1.55–1.66); 0.085	1.7 (1.63–1.70); 0.080	1.7 (1.63–1.75); 0.080	n.s.	*	n.s.
ШГ	3.7 (3.63–3.80); 0.129	3.8 (3.76–3.85); 0.130	3.9 (3.80–3.92); 0.080	*	**	n.s.

Примечание: n.s. – недостоверные различия; \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ . ДКрI, ШКрI, ДКрII, ШКрII, ДКл, ШКл, ШГ – см. в тексте в разделе “Материалы и методы”.

**Таблица 6.** Сравнение вариантов окраски самок-основательниц *Polistes dominulus* 2004 г. разного социального ранга по критерию  $\chi^2$ 

Группы самок	Клипеус	Мезонотум	Брюшко
Гаплометроз и самки 1–2 рангов	2.839 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.585	2.830 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.587	1.329 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.856
Гаплометроз и самки низких рангов	5.663 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.226	<b>10.844</b> <b><i>df</i> = 4 <b><i>p</i> = 0.028</b></b>	4.914 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.296
Самки 1–2 рангов и ниже (в популяции)	2.062 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.724	1.002 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.910	3.078 <i>df</i> = 4 <i>p</i> = 0.545
Самки 1 ранга и ниже (в семье)	12.122 <i>df</i> = 20 <i>p</i> = 0.911	4.296 <i>df</i> = 5 <i>p</i> = 0.508	<b>18.752</b> <b><i>df</i> = 10 <b><i>p</i> = 0.044</b></b>

Примечание. См. табл. 4.

обилие или отсутствие ос *P. dominulus* на различных участках одного и того же биотопа, решающее значение имеют филопатрия ос и степень защищенности гнезда [8]. Семьи с несколькими ос-

новательницами успешно защищают расплод от нападения беспозвоночных хищников и противостоят внутривидовой узурпации семьи чужой самкой [8, 30].

По нашим данным, массовые фенотипы особей в изучаемом поселении ЧБЗ на растениях представлены вариантами С3 для клипеуса, М3 для мезонотума, а также разными вариантами брюшка [12]. Самки с такими признаками окраски – наиболее крупные по размерам особи в популяции, они могут быть основателями нового поселения и чаще гнездятся в одиночку. Можно предположить, что эти варианты окраски маркируют в популяции ос-“генералистов” – особей, способных гнездиться в самых разнообразных условиях. К плеометрозу тяготеют самки с более темными вариантами окраски груди и брюшка и более светлыми вариантами клипеуса. При этом самки высоких рангов ( $\alpha$  и  $\beta$ ) не отличаются от гаплометротичных самок в популяции. По-видимому, они и есть первичные основательницы семьи. Самки низких рангов ( $\gamma$  и ниже) – более мелкие по размерам и миролюбивые особи – обладают редкими фенотипами в популяции. Они появляются на пике численности популяции после благоприятной зимы. Самки этой группы заметно отличаются по фенооблику от гаплометротичных самок, они склонны к присоединению и формированию большой семьи даже при наличии свободных мест для гнездования и достаточной кормовой базы. Соответственно эти варианты окраски маркируют группу “специалистов”, отчетливо предпочитающих групповую закладку гнезда. Вероятно, поэтому повышается выживаемость таких ос и их семей по сравнению с одиночным способом основания семьи. Несмотря на их низкий ранг, самки этой группы все же оставляют некоторое количество потомства. Можно предположить, что доля именно таких фенотипов повышается в укрытиях, где среднегодовой плеометроз достигает 40% [8]. Такая картина фенооблика поселения отмечена нами у этого вида в металлических каркасных трубах в г. Геническе Херсонской области [11]. Существенно, что пространственно-этологическая (микробиотическое размещение, плотность гнезд в скоплении, число подчиненных самок в семье) и фенотипическая структуры взаимосвязаны и могут меняться в зависимости от экологической ситуации.

Таким образом, тип рисунка, характер его расчлененности и степень меланизации на разных частях тела различается у самок-основательниц с разными репродуктивными стратегиями как в фазе формирования поселений (результаты данного исследования и [34]), так и в процессе перестройки популяционной структуры [12]. Поскольку конкурирующие за доминантный статус самки обладают неравными размерами и разными физиологическими характеристиками [24–26], то внешним проявлением их потенциальных возможностей может выступать характер рисунка и окраска клипеуса. Существование подобной сигнальной системы будет способствовать возраста-

нию предсказуемости взаимоотношений самок и их выживанию в популяции благодаря снижению числа драк и предупреждению травматизма на ранних этапах выяснения ранговой позиции особи в иерархии.

В целом же структура популяции *P. dominulus* представляется следующей. Основу популяции составляют “генералисты”, особи массовых фенотипов, способные гнездиться в различных условиях. Доля “специалистов”, маркированных редкими фенотипами, мала и сильно колеблется в зависимости от условий, увеличиваясь после мягких зим, при наличии большого количества укрытий и т.д. Вопрос о характере наследственной основы различий между “генералистами” и “специалистами” в настоящее время остается открытым, однако можно утверждать, что нами обнаружены хорошие фенотипические маркеры этих стратегий у ос. Как и у некоторых видов млекопитающих, птиц, ящериц и амфибий [2, 17, 21, 32], социальное поведение у *P. dominulus* оказывается тесно связано с механизмами поддержания окрасочного полиморфизма популяции.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., Томпсон Л.Ч. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 283.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Музыка В.Ю. // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 1. С. 69.
- Котт Х. Приспособительная окраска животных. М.: Изд-во Иностранной литературы, 1950. 544 с.
- Креславский А.Г. // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1984. Т. 89. № 5. С. 50.
- Перфильева К.С. // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 11. С. 1305.
- Русина Л.Ю. // Вестн. зоол. 1999. Т. 4–5. С. 3.
- Русина Л.Ю. // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. Мат-лы межрегион. науч. чтений. Оренбург, 1999. С. 118.
- Русина Л.Ю. Структура популяції та соціальна організація ос-полістів (Нутепорта, Vespidae) в Нижньому Придніпров'ї: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ: Ін-т зоології НАНУ, 2000. 20 с.
- Русина Л.Ю., Ниточки М.И., Шевцова О.Н. // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. Мат-лы межрегион. науч. чтений. Оренбург, 1999. С. 119.
- Русина Л.Ю., Скороход О.В., Гилев А.В. // Тр. Русск. энтомол. об-ва. 2004. Т. 75. № 1. С. 270.
- Русина Л.Ю., Скороход О.В., Гилев А.В. // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем. Мат-лы VIII Междунар. науч. экологической конф. Белгород, 2004. С. 187.
- Русина Л.Ю., Гилев А.В., Скороход О.В., Фирман Л.А. // Энтомол. обозрение. 2006. Т. 85. № 1. С. 55.
- Романовский Ю.Э., Смурров А.В. // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 227.

14. Сергиевский С.О. // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 190.
15. Сергиевский С.О. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 160. С. 41.
16. Cant M.A., Field J. // Proc. R. Soc. Lond. B. 2001. V. 268. P. 1959.
17. Ewald P.W., Rohwer S. // Behav. Ecol. Sociobiol. 1980. V. 7. P. 273.
18. Gamboa G.J., Heacock B.D., Wiltjer S.L. // J. Kansas Entomol. Soc. 1978. V. 51. P. 343.
19. Gervet J. // Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. 1964. V. 6. P. 601.
20. Krebs J.R., Davies N.B. An introduction to behavioural ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1993. 420 p.
21. Moller A.P. // Anim. Behav. 1988. V. 35. № 6. P. 1637.
22. Pardi L. // Physiol. Zool. 1948. V. 21. P. 1.
23. Queller D.C., Zacchi F., Cervo R., Turillazzi S., Henshaw M.T., Santorelli L.A., Strassmann J.E. // Nature. 2000. V. 405. P. 784.
24. Reeve H.K. // The social biology of wasps / Ross K. G., Matthews R.W. eds. N.Y.: Cornell University Press, 1991. P. 99.
25. Roseler P.-F. // Experimental behavioral ecology / Holldobler B., Lindauer M. eds. Sinauer, Sunderland, MA, 1985. P. 259.
26. Roseler P.-F. // The social biology of wasps / Ross K.G., Matthews R.W. eds. N.Y.: Cornell University Press, 1991. P. 309.
27. Roseler P.-F., Roseler I., Strambi A. // Insectes Soc. 1980. V. 27. P. 97.
28. Roseler P.-F., Roseler I., Strambi A. // Behav. Ecol. Sociobiol. 1985. V. 18. P. 9.
29. Roseler P.-F., Roseler I., Strambi A., Augier R. // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. V. 15. P. 133.
30. Rusina L. Yu. // Vestn. Zool. 2003. V. 37. P. 96.
31. Rusina L.Yu., Vishnyakova O.A., Laricheva E.N. // Proceedings of the Colloquia on Social Insects / Kipyatkov V.E. ed. St. Petersburg, 1993. P. 103.
32. Sinervo B., Bleay C., Adamopoulos C. // Evolution. 2001. V. 55. № 10. P. 2040.
33. Strassmann J.E. // Florida Entomol. 1981. V. 64. P. 74.
34. Tibbets E.A., Dale J. // Nature. 2004. V. 432. P. 218.
35. Tibbets E.A., Reeve H.K. // Behav. Ecol. Sociobiol. 2000. V. 48. P. 344.
36. Turillazzi S., Pardi L. // Monit. Zool. Ital. (N. S.). 1977. V. 11. P. 101.
37. Turillazzi S., Marino-Piccioli M.T., Hervatin I., Pardi L. // Monit. Zool. Ital. (N. S.). 1982. V. 16. P. 75.
38. West-Eberhard M.J. // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1969. V. 140. P. 1.

## Relationship between Coloration of the Wasp (Polistes dominulus) and Spatial and Ethological Structure of Its Population in the Lower Dnieper Basin

**L. Yu. Rusina<sup>1,2</sup>, A. V. Gilev<sup>3</sup>, O. V. Skorokhod<sup>2</sup>, N. B. Filimonova<sup>4</sup>, L. A. Firman<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

<sup>2</sup>*Kherson State University, Kherson, Ukraine*

<sup>3</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

<sup>4</sup>*Shevchenko National University, Kiev, Ukraine*

At the Black Sea Biosphere Reserve (May – Early June, 2003–2005), the population of *Polistes dominulus* on plants (spatial distribution of nests, mechanisms of colony foundation, and social hierarchy of females-founders) was studied. The density of aggregations of nesting females was shown to be similar, and it did not depend on the changes in the number of wasps. However, the density of the nest distribution and the number of females-founders in a family varied. Females with dark-colored bodies founded their colonies alone and dominated in small (according to the number of females-founders) colonies under pleometrosis. Females with light clypeus were smaller in size than females of other morphs, and in some years, they preferred to nest together. In large colonies, they did not tend to dominate. The color of body is suggested to mark individuals with different reproductive strategies.