

На правах рукописи

РУСИНА

Лидия Юрьевна

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
ОС-ПОЛИСТИН (HYMENOPTERA, VESPIDAE: POLISTINAE)

03.02.05 – Энтомология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный консультант:

Тобиас Владимир Иванович, доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Захаров Анатолий Александрович, доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем
экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, ведущий
научный сотрудник лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии

Федосеева Елена Борисовна, доктор биологических наук,
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
профессионального образования Московский государственный университет имени
М. В. Ломоносова, старший научный сотрудник сектора энтомологии научно-
исследовательского Зоологического музея

Фролов Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор,
Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский
институт защиты растений Российской академии сельскохозяйственных наук,
заведующий лабораторией сельскохозяйственной энтомологии

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Биолого-почвенный
институт Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится «__»_____2014 г. в ___ часов на заседании
диссертационного совета Д 002.223.01 при Зоологическом институте РАН по
адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте
(<http://www.zin.ru>) Зоологического института РАН

Автореферат разослан «__»_____ 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования.

На земном шаре известно более 800 видов ос-полистин, распространенных на всех континентах. Они служат удобным модельным объектом для изучения саморегуляции и самоорганизации у ре- и номосоциальных насекомых благодаря разнообразию гнездостроительных инстинктов, структуры и размеров семей, а также в связи с рядом популяционных особенностей.

Самоорганизация у общественных насекомых проявляется в сложных процессах надорганизменного уровня, таких, как разделение функций и регуляция фуражировки, строительная деятельность [Николис, Пригожин, 1990; Karsai, Penzes, 1993, 2000; Bonabeau et al., 1997; Karsai, Wenzel, 2000; Page, Erber, 2002], формирование иерархических отношений [Theraulaz et al., 1995], принятие решений [Deneubourg, Goss, 1989; Seeley et al., 2012], миграции [Couzin, Franks, 2002] и др.

Выделены два основных способа функционирования семьи и популяции общественных насекомых, которые А. А. Захаров [1991, 2005a] обозначил как ресоциальность и номосоциальность. В первом случае существование семьи ограничено жизнью одного поколения репродуктивных особей с циклическим повторением одиночной и семейной фаз, и имеет место неполное разделение двух сфер функционирования (репродукции и обеспечения). Во втором существование семьи не ограничено сроками жизни конкретных репродуктивных особей, семья может функционировать без этапа ресоциализации, и разделение двух сфер функционирования является полным.

Актуальность поставленной темы обусловлена важной биоценотической ролью ос-полистин как хищников во многих ландшафтах Земли, а также использованием некоторых видов в биометодике для регуляции численности листогрызущих насекомых [Gillaspy, 1979; Gould, Jeanne, 1984].

Степень разработанности темы исследования. Хотя различные аспекты функционирования семей некоторых ре- и номосоциальных видов полистин достаточно изучены, немного известно о специфике организации их популяций в разных биоценотических и климатических условиях, а также на разных фазах динамики их численности. Вместе с тем именно на этом уровне биологической организации реализуется устойчивое выживание и воспроизведение вида и его микроэволюционные преобразования, что определило цели и задачи данного исследования.

Цель и задачи исследования. Цель диссертационного исследования – изучение организации популяций ос-полистин, их функционирования и целостности.

В ходе работы решались следующие **задачи**:

1. Выделение набора возможных состояний популяции ос на разных этапах развития семей при различной степени влияния абиотических и биотических факторов и на разных фазах динамики численности.

2. Описание изменчивости размеров тела и меланинового рисунка ос как маркера особенностей их развития, физиологии и поведения.

3. Изучение некоторых экзогенных и эндогенных факторов интеграции ос-полистин.

4. Исследование применимости некоторых синергетических моделей для описания целостности популяции ос-полистин.

Научная новизна. Впервые у ос-полистин показан иерархический принцип построения популяций со специфическим чередованием различных типов систем.

Впервые продемонстрировано действие опережающей обратной связи при смене фаз динамики численности популяций у ресоциальных видов ос-полистин.

Впервые на основе разработанных критериев оценки функциональной и численной реакции паразитоидов ресоциальных ос определены условия, при которых паразитоиды регулируют численность популяции хозяина.

Впервые описано разнообразие меланиновых рисунков некоторых видов полистов Палеарктики. Показано, что тип рисунка служит маркером поведенческих стратегий особей.

Впервые показана динамическая стабильность фенооблика локальных поселений.

Впервые показано, что стрессирующие факторы (заражение клещами, социальные взаимодействия) могут сдвигать брачные предпочтения самок ос-полистов в сторону выбора самцов определенного фенотипического класса.

Впервые осуществлено планомерное исследование целых поселений ос-полистин, а не только их семей. Это позволило привести доказательства функциональной целостности их популяции, в основе которой лежат процессы миграции, осуществляемые у ресоциальных видов преимущественно на уровне особи (и в меньшей степени на уровне семьи), а у номосоциальных – исключительно на уровне семьи.

Впервые показано, что основными факторами, регулирующими процессы миграции, являются взаимодействие с энтомофагами и внутривидовая конкуренция, которые у ресоциальных видов приводят к переходу ряда семей на выращивание расплода с миграционными репродуктивными стратегиями, а у номосоциальных видов сказываются на размерах роя и возрастном составе рабочих. Эволюция социального образа жизни ос-полистин рассматривается в связи с эволюцией их жизненных циклов, а именно с выпадением одиночной фазы и установлением миграции на уровне семьи (роения) как облигатной стратегии организации популяции.

Впервые обоснована применимость гипотез аутопоэзиса, самоорганизованной критичности и модели конкурентного роста при описании целостности популяции ос-полистин.

Теоретическое значение и практическая ценность работы.

Выявленные в ходе работы механизмы динамики популяций ос-полистин, вероятно, присущи и некоторым другим насекомым, что открывает новые перспективы их исследования. Разработанные в диссертации принципы анализа популяций с синергетических позиций вносят существенный вклад в методологию исследования не только общественных насекомых, но и других биологических объектов на описательном, объяснительном, прогностическом и управленческом уровнях. Теоретические положения работы могут служить основой разведения и интродукции хозяйственно важных видов полистин с целью их использования в

биометодом. Результаты многолетнего изучения структуры и организации поселений ос-полистов на территории Черноморского биосферного и Луганского природного заповедников позволяют разработать рекомендации по использованию этих насекомых для экологического мониторинга.

Материалы диссертации, опубликованные в разные годы, включены в курсы лекций по зоологии беспозвоночных, экологии животных, этологии и эволюционному учению для студентов Херсонского государственного университета.

Методология и методы исследования. Методологической основой работы послужили положения эпигенетической теории эволюции И. И. Шмальгаузена, К. Х. Уоддингтона и М. А. Шишкина, теории функциональных систем П. К. Анохина, общей теории систем, тектологии А. А. Богданова и синергетики. В ходе исследования использовались методы наблюдения, полевого и лабораторного эксперимента, популяционной морфологии и экологии, моделирования, статистической обработки, визуализации и интерпретации информации.

Положения, выносимые на защиту.

1. Структура и организация популяций ре- и номосоциальных видов ос-полистин определяется специфическим набором факторов, среди которых велика роль плодовитости самок-основательниц, способа основания семьи, а также особенностей среды обитания (погодно-климатических условий, характера растительности, наличия убежищ, влияния энтомофагов и паразитов).

2. Популяции ос-полистин организованы по иерархическому принципу со специфическим чередованием различных типов систем.

3. Фенотипическая изменчивость ос-полистов и специфическая структура их поселений зависят от особенностей трофического режима особей и истории развития их семей.

4. Целостность популяции ос-полистин описывается с помощью гипотез самоорганизованной критичности, аутопоэзиса и модели конкурентного роста.

Степень достоверности и апробация результатов. Различные разделы диссертации доложены на I и III симпозиумах Международного союза по изучению общественных насекомых (Берлин, 2001; Санкт-Петербург, 2005), XII–XIV съездах РЭО (Санкт-Петербург, 2002, 2012, Краснодар, 2007), международном симпозиуме «Жизненные циклы у общественных насекомых: поведенческий, экологический и эволюционный аспект» (Санкт-Петербург, 2003), XII, XIII и XIV Всероссийских мирмекологических симпозиумах «Муравьи и защита леса» (Новосибирск, 2005, Нижний Новгород, 2009, Москва, 2013), Симпозиуме стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006, Санкт-Петербург, 2010), VII съезде Украинского энтомологического общества (Нежин, 2007), IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007), X международной научно-практической экологической конференции «Живые объекты в условиях антропогенного пресса» (Белгород, 2008), юбилейной конференции, посвященной 150-летию Русского энтомологического общества, «Теоретическая и прикладная энтомология – прошлое, настоящее и будущее» (Санкт-Петербург, 2009), международной научной конференции «Современные взгляды на эволюцию органического мира» (Киев, 2009), международной конференции «Фальц-Фейновские чтения» (Херсон, 2001, 2003, 2005, 2007, 2009) и др.

Публикации. Основные результаты диссертации изложены в 66 печатных работах, в том числе – 17 статьях в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав с результатами собственных исследований, заключения, выводов, списка литературы, насчитывающего 898 наименований, в том числе 605 на иностранных языках, и приложения с 75 таблицами и рисунком. Основной текст работы изложен на 373 страницах, включая 71 рисунок и 4 таблицы.

Личный вклад автора. Формулировка гипотез и постановка задач исследования; планирование, организация полевых, лабораторных наблюдений и экспериментов, участие в их проведении; статистическая обработка результатов многолетних популяционных и лабораторных исследований; формулировка всех выводов; написание монографий, статей и диссертационной работы.

Благодарности. Огромную признательность выражаю моим коллегам и моей семье за помощь и поддержку в проведении исследований: Л.А. Фирман, А. В. Гилеву, А. В. Лопатину, А. В. Фатерыге, Х. К. Старру (С. К. Starr), Р. Гадаггару (R. Gadagkar), Р. Пакстону (R. Paxton), А. В. Гумовскому, Е. О. Козинец, И. Ю. и М. Ю. Русиным, М. А. Гхазали, А.В. Говоруну, Л. Н. Хлус; студентам Херсонского государственного университета: Е. С. Орловой, Е. А. Приваловой, О. В. Скороход, М. П. Богуцкому, а также сотрудникам Черноморского биосферного, Карадагского и Луганского природных заповедников: З. В. Селониной, Т. В. Сове, Н. В. Савенко, С. В. Глотову, Л. И. Бахтияровой, И. Л. Потапенко, А. В. Шиян-Глотовой, П. И. и Л. С. Сидоренко. Благодарю за предоставленный для анализов материал студентов Херсонского, Черновицкого, Сумского и Уральского университетов.

Полезные замечания и советы при обсуждении отдельных результатов исследования и работы в целом были высказаны проф., д.б.н. В. И. Тобиасом, проф., д.б.н. Г. М. Длусским, проф., д.б.н. Г. С. Медведевым, проф., д.б.н. Ю. А. Песенко, проф., д.б.н. М. А. Козловым, проф., д.б.н. В. Е. Кипятковым, проф., д.б.н. А. П. Расницыным, проф., д.б.н. В. В. Хлебовичем, проф., д.б.н. А. Г. Радченко, д.б.н. С. А. Белокобыльским, д.б.н. С. Я. Резником, д.б.н. Б. А. Коротяевым, к.б.н. В.И. Грабовским, к.ф.-м.н. А. В. Подлазовым, д.б.н. С. Ю. Синевым, д.б.н. В. А. Кривохатским, проф. Р. Джинном (R. Jeanne) и д-ром С. Макино (S. Makino). Выражаю всем указанным лицам искреннюю благодарность.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ. (Во введении сформулированы актуальность темы работы, ее новизна, значимость, излагаются цели и задачи исследования).

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Осы-полистины как объект исследования. Обзор литературы

Подсемейство Polistinae включает 4 трибы и 26 родов и является одной из самых таксономически разнообразных групп семейства Vespidae подотряда

Апрорита инфраотряда Vespomorpha [Carpenter, Kojima, 1997; West-Eberhard et al., 2006]. В главе дается сопоставление ре- и номосоциальных видов по таким существенным критериям, как жизненный цикл, строение гнезд, структура и организация семьи. У ос-полистин отсутствует полиморфизм рабочих, а степень морфологической дифференциации каст слабо коррелирует с размерами семьи. Внутри группы не наблюдается плавного перехода от простых ресоциальных к сложным номосоциальным сообществам по мере роста размеров семьи [Jeanne, 2003]. Каждая группа характеризуется взаимно устойчивыми признаками, в том числе спецификой механизмов кастовой дифференциации, особенностями полиэтизма и системы коммуникации, зависящей от социальных стимулов [Jeanne, 2003]. В популяциях ресоциальных видов отмечается относительно большее разнообразие типов семей.

1.2 Материал и методы исследований

В диссертации представлены данные исследования естественных локальных поселений 21 вида из 8 родов и 4 триб ос-полистин (список приводится в диссертации) в Украине, России, Индии и на о-ве Тринидад на протяжении 2000–2012 гг. Основные полевые стационарные исследования проведены: в Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) (Херсонская обл.); в окрестностях г. Херсона (2001–2010 гг.) и г. Луганска (2007, 2008 и 2010 гг.); в Луганском природном заповеднике (ЛПЗ) (Луганская обл., 2007–2009 гг.); в Карадагском природном заповеднике (Крым, 2006 г.); в урочище Вакаловщина Пищанского лесничества Сумского р-на Сумской обл. (2010 г.), на биостационаре «Веневитиново» Воронежского университета (Воронежская обл., 2007–2008 гг.); в лесопарке Индийского института науки (Индия, г. Бангалор, 2002 г.); на острове Тринидад (2004–2005 гг.) в г. Сент-Августин и его окрестностях, в пос. Лопино и Кора, а также на сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета Тринидада и Тобаго. Сбор данных в каждом локальном поселении ос-полистин проходил по общей методике: фиксировались пространственные, фенологические и демографические показатели семей; учитывались морфологические особенности имаго (размеры и меланиновые рисунки), степень зараженности паразитами и поведение имаго; при более продолжительных наблюдениях составлялись таблицы выживания семей [Русина, 2006, 2009].

Изучение пространственной структуры локальных поселений ос-полистин, в том числе анализ взаимодействующих популяций энтомофаг-хозяин, проводились на основе методов «случайных проб» [Грейг-Смит, 1967] и «случайных маршрутов» [Снетков, Смуров, 1978]. Анализ типа пространственного распределения семей включал подсчет коэффициента агрегации R [index of spacing, Clark, Evans, 1954] и скученности m [mean crowding, Lloyd, 1967].

Оценка численности населения семьи, ее динамики и составление таблиц выживания. Самок-основательниц с их гнездами оставляли интактными до момента окукливания первых личинок, после чего семьи переселяли в контейнеры со съемным дном и размещали вблизи мест закладки [Русина, 2006]. Через отверстие-леток осы могли свободно покидать контейнер и возвращаться в него. Осмотры гнезд проводили каждые 3–5 дней в лаборатории, куда контейнеры

забирали на ночь. Фиксировали присутствие самки-основательницы, проводили подсчет и индивидуальное мечение рабочих, самцов, будущих основательниц. В качестве меток использовали пластмассовые кольца диаметром 2 мм с нанизанными на них маленькими цветными колечками. Цветовая последовательность колечек обеспечивала индивидуальность меток. Фиксировали общее состояние гнезда, наличие механических повреждений, abortивного расплода и следов нападения хищников, заполняли гнездовую карту [Гречка, Кипятков, 1983; Русина, 2006]. При картировании на трафарет из шестиугольников наносили контур гнезда и отмечали расположение в ячейках разных категорий расплода (яиц, личинок I–V возрастов и куколок) и следы пребывания паразитоидов. В качестве показателя размеров семей из гнезд, собранных осенью ($N = 1541$), использовали число выращенных личинок, которое определяли путем подсчета мекониев, остающихся после окукливания. При составлении гнездовых карт отмечали следы заражения паразитоидами. Число выращенных имаго рассчитывали как разницу между числом мекониев в гнезде и числом ячеек с паразитоидами. С помощью гнездовых карт оценивали влияние паразитоидов на размеры семей, определяли особенности регуляции ими численности популяций ос-полистов.

Судьбу найденных семей и гнезд (около 3 тысяч) при более детальных исследованиях прослеживали до их гибели или вылета полового поколения. Успешными считали семьи, вырастившие половое поколение. Учитывали, что гибель семей и расплода ос происходит в результате: (1) исчезновения самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки); (2) повреждения или полного разрушения гнезда стихийными факторами (ливнями и паводками, пожарами), хищниками (беспозвоночными и позвоночными), заражения паразитоидами, а также в результате антропогенного воздействия.

Поведенческие наблюдения и эксперименты. Индивидуальная регистрация поведения ос (более 1200 часов наблюдений в природных и лабораторных условиях) позволила получить данные о социальной организации семьи, специфике ее защиты от энтомофагов, функциональной специализации самок и рабочих, выявить межвидовые различия и др.

Изучение изменчивости меланинового рисунка проводилось у живых ос, которых затем отпускали в природу или использовали в лабораторных экспериментах. Применение метода индивидуальной маркировки ос цветными кольцами позволило изучить связь рисунка с различными анатомо-морфологическими и поведенческими параметрами. Одновременно с анализом фенотипической изменчивости проводились сезонные фенологические, поведенческие и другие наблюдения, полевые и лабораторные эксперименты, направленные на выявление трофических факторов фенотипической изменчивости; исследовалась хронографическая и географическая изменчивость.

При изучении **связи фенотипической изменчивости ос-полистов с пространственно-этологической структурой их популяции** учитывали, в каких условиях самки-основательницы и самцы были выращены. Для этого было проанализировано воздействие хищников, паразитоидов и паразитов на семьи ос и на поселение в целом в предшествующем или в текущем сезоне. У самок-основательниц отмечали склонность к одиночному гнездованию или гнездованию в

скоплениях, к гаплетрозу или плеотрозу, а у самцов – особенности репродуктивного поведения (одиночное токование, групповое токование или миграции). Проведен анализ структуры скрещиваний. Обработку массива полученных данных проводили стандартными методами статистической обработки материала [Лакин, 1990]. По критерию Шапиро–Уилка проводили анализ вида распределения изучаемых параметров. Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft, Inc. USA 1984–2001).

ГЛАВА 2 СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН

Большинство видов ос-полистин в гнездовой период характеризуются оседлым образом жизни (однолетние и многолетние семьи) и интенсивным использованием территории. Пространственная структура их поселений формируется под влиянием необходимых для гнездования биотопов, растительных сообществ и укрытий. Наблюдаемая мозаичность размещения гнезд создает исходную структурированность популяций.

Специфика организации популяции сопряжена с характером онтогенеза самок-основательниц и их плодовитостью. Высокие темпы яйцекладки самок (до 800 яиц/сутки) и относительно небольшая продолжительность преимагинальных стадий (до 25–30 дней) номосоциальных видов позволяет быстро восстановить семью после перезакладки гнезда. С этим связано использование роения как основной стратегии при воздействии неблагоприятных абиотических и биотических факторов. Роение может быть рассмотрено как размножение однотипных элементов (семей), что дает основание считать популяцию этой группы ос корпускулярной системой. В корпускулярных системах основным механизмом защиты от внешних и внутренних воздействий (шума) служит ослабление связей между элементами системы и понижение чувствительности к воздействиям [Малиновский, 1968, 1970; Арманд, 1988, 2001]. Для биологических систем такого типа характерно избыточное размножение однотипных элементов и конкуренция между ними.

Продолжительный период преимагинального развития (более месяца, а подчас и около трех; например, у тропического *Polistes lanio* он составляет 87 дней [Giannotti, Machado, 1994]) и низкая плодовитость (до 15 яиц/сутки), отмечаемые у ресоциальных видов, могут объяснять большое разнообразие семей и наличие плотностнозависимых реакций, т. е. признаков жестких систем. В жестких системах основным механизмом защиты от внешних и внутренних воздействий (шума) служит саморегулирование по принципу отрицательной обратной связи [Арманд, 1988]. Реакция системы на воздействие происходит по принципу «измениться, чтобы сохраниться»; при этом достигается состояние динамического равновесия (гомеостаза).

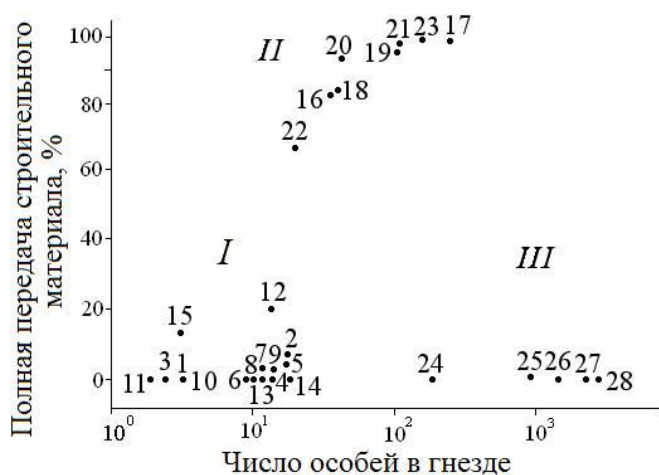
В этой связи интересно отметить, что проникновение ресоциальных видов ос-полистов в умеренные широты сопровождается не только формированием адаптаций к зимовке, но и сокращением длительности развития преимагинальных стадий (с 68–87 до 32–35 дней [West-Eberhard, 1969; Giannotti, Machado, 1994; Русина, 2010б]) и ускорением темпов яйцекладки (до выхода рабочих при гаплетрозе с 0.2 до 5 яиц/сутки, а после выхода рабочих с 8 до 15 яиц/сутки).

Обнаружен широтно-долготный градиент темпов яйцекладки в регионах с умеренным климатом, когда северные и восточные популяции состоят из более плодовитых особей. Анализ межпопуляционных различий в размерах гнезд и семей по ареалу ресоциального вида представляет интерес в связи с выбором видов и популяций, перспективных в отношении их использования в агроценозах. Так, у вида *P. gallicus*, перспективного для применения в биометодике, обнаружена положительная корреляция отдельных показателей размеров семей с широтой и долготой их местообитания [Русина, 2011в]. В целом структура и организации семьи и поселений полистин очень лабильна, что является важным элементом системы адаптаций к условиям существования.

Рассматривается специфика организации **гнездостроительного поведения** в семьях разных видов полистин. Для анализа выбрана именно эта форма поведенческой активности, поскольку ключевое различие между ре- и номосоциальными видами затрагивает характер манипулирования строительным материалом [Jeanne, 2003]. Полная передача всех видов материала у номосоциальных полистин делает возможным возникновение возрастного полиэтизма и усложнение семейной организации. У ресоциальных видов случаи передачи бумажной пульпы от поставщиков другим особям редки и обычно связаны с отнятием груза основательницей (Рисунок 1). Поскольку обнаружены положительные корреляции частоты проявления такого поведения у самок-основательниц с размерами их семей, можно предположить, что отнятие строительного груза связано с индивидуальными особенностями основательниц, в частности с их плодовитостью. Так, самки-основательницы *Polistes nimpha* (Луганский природный заповедник) тем чаще отнимали строительный материал у прилетающих с ним фуражиров, чем более крупными были их семьи (учитывались число ячеек, рабочих, яиц и куколок) ($r_s = 0.80; 0.85; 0.77$ и $0.72; N = 17; 0.0001 < p < 0.05$ соответственно). На территории Черноморского биосферного заповедника в годы роста численности популяции, когда семьи были почти в два раза крупнее, чем в годы пика и спада численности, число случаев отнятия строительного материала у рабочих самками-основательницами наблюдалось в 1.5 раза чаще у *P. gallicus* и в 4 раза чаще у *P. dominula*.

В целом индивидуальная специализация у рабочих ресоциальных видов невысока, и регуляция жизнедеятельности семьи осуществляется перераспределением фуражировочной активности особей. В природных условиях ЧБЗ (июнь 2005 г.) было смоделировано влияние плотности гнездования на предпочтение фуражирами *P. dominula* сбора строительного материала или охоты. Экспериментальное повышение плотности гнездования семей привело к увеличению доли особей, занятых сбором бумажной пульпы, и к фертилизации (развитию яичников) некоторых из них. Увеличение функциональной группы строителей и учащение агрессивных контактов с ними со стороны самки-основательницы может выступать механизмом регуляции численности популяции на семейном уровне организации. Это также свидетельствует о неполном разделении репродуктивной сферы и сферы обеспечения.

Строительная активность и специализация рабочих у номосоциальных *Metapolybia cingulata* и *Protopolybia exigua* была изучена нами на о. Тринидад путем удаления части гнездовой оболочки или наиболее активных фуражиров из недавно отроившихся и зрелых семей [Русина и др., 2011].



I – ресоциальные виды подсем. Polistinae: 1, 2* – *Polistes fuscatus*; 3* – *P. instabilis*; 4, 5** – *P. gallicus*; 6, 7** – *P. dominula*; 8, 9*** – *P. nimpha*; 10**** – *P. versicolor*; 11**** – *P. lanio*; 12* – *Mischocyttarus drewseni*; 13***** –

M. mastigophorus; 14**** – *M. injucundus*; 15**** – *M. alfkeni*.

II – номосоциальные виды подсем.

Polistinae: 16, 17* – *Polybia occidentalis*; 18, 19**** – *Protopolybia exigua*; 20* – *Metapolybia aztecoides*; 21* –

M. mesoamerica; 22, 23**** – *M. cingulate*.

III – виды подсем. Vespinae: 24* – *Vespula atropilosa*; 25* – *V. germanica*; 26* –

V. pensylvanica; 27* – *V. squamosa*; 28* – *V. vulgaris*. * – по [Jeanne, 2003]; **, *** и **** – по [Русина и др., 2011]; ** –

Черноморский биосферный заповедник,

Украина, июнь–июль 2003–2009 гг., *** – Луганский природный заповедник,

Украина, июль 2009 г., **** –

о. Тринидад, октябрь–январь 2004–2005 гг.; ***** – по [O'Donnell, 1998].

Рисунок 1 – Характер манипуляций со строительным грузом в семьях общественных ос [по: Русина и др., 2011].

Оказалось, что степень специализации рабочих связана с возрастом семьи. В крупных (зрелых) семьях этих видов фуражиры, как правило, специализированы на доставке материала только одного типа. Сборщики строительного материала сами гнезда не строят, а передают доставленный груз 1–3 строителям, которые разделяют его между несколькими рабочими. Доля случаев полной передачи строительного материала в семьях после появления рабочих нового поколения у каждого из изучаемых видов была выше, чем до выхода рабочих. После удаления внешней оболочки гнезда в трех небольших (до выхода рабочих нового поколения) семьях *M. cingulate* только на одном, самом крупном, она была восстановлена. Два других гнезда были покинуты, на них осталось по 6–8 рабочих. В трех крупных гнездах с рабочими нового поколения удаленные оболочки были восстановлены. Особенностью гнезд метаполибий является наличие оболочки с прозрачными окнами, возможно, построенными из продукта экзокринных желез [FitzGerald, 1938]. Этот секрет выделяется молодыми рабочими, чем и объясняется восстановление оболочки в крупных семьях, вырастивших новую генерацию потомства.

Строительная деятельность номосоциальных видов ос-полистин не просто разделена на доставку бумажной пульпы и собственно строительство, выполняемые разными особями, но и сопряжена с подачей воды водоносами или водоприемщиками, являясь в таком случае командной формой деятельности [Anderson, Ratnieks, 1999; Jeanne, 2003].

Кроме того, сборщики строительного материала, как правило, возвращаются со слишком большим грузом для того, чтобы строить самим, и вынуждены передавать хотя бы часть материала гнездовым рабочим, которые распределяют его между собой [Jeanne, 1986b; O'Donnell, Jeanne, 1990; Karsai, Wenzel, 1998; Русина и др., 2011]. Возникающие при этом задержки и очереди дают информацию,

необходимую для регуляции числа фуражиров и приемщиков в соответствии с меняющимися условиями среды [Jeanne, 1986; Ratnieks, Anderson, 1999]. Строительство гнезда у номосоциальных видов требует вдвое больше социальных стимулов по сравнению с ресоциальными, и, следовательно, информационная сеть более сложная [Jeanne, 2003]. Таким образом, сравнительный анализ строительной деятельности приводит к заключению, что в регуляции жизнедеятельности семьи номосоциальных видов задействовано значительно большее число положительных и отрицательных обратных связей, т. е. их семьи, в отличие от популяций, построены по типу жестких систем. Семьи же ресоциальных видов, напротив, в большей степени обнаруживают черты нуклеарных систем, поскольку характеризуются высокой согласованностью компонентов, которая достигается благодаря формированию общего координирующего центра – «ядра». Нуклеарная система может реагировать на воздействие за счет утраты «периферийных» элементов. Устойчивость таких систем определяется стабильностью центрального ядра [Арманд, 2001].

Следовательно, у ос, как и у муравьев, мы находим иерархический принцип построения популяций, при котором отмечается чередования типов систем на разных уровнях организации [Захаров, 1991].

Таким образом, сложным системам разной природы свойственны сходные принципы организации, функционирования, развития и изменения. Структура и характер изменений системы определяются закономерностями, позволяющими выделять набор возможных состояний и путей перехода к ним [Капица и др., 2006]. При этом саморегуляция позволяет системе достигать целостности и функциональной устойчивости с сохранением структуры, а самоорганизация – в процессе изменения структуры.

Особый интерес представляет **динамика численности популяций ос-полистин**, ранее практически не исследовавшаяся. В главе показано, что популяция полистов, существующая на фоне резко меняющихся условий среды, демонстрирует колебания численности, в основе которых лежат однонаправленные изменения всех звеньев пространственно-этологической структуры, репродуктивной функции самок-основательниц и организации семьи. Подъемы численности самок-основательниц и гнезд *Polistes domunula* на территории ЧБЗ регистрировались весной вслед за теплыми зимами 1997/1998, 1999/2000, 2003/2004, 2006/2007 гг. Численность снижалась после суровых зим 1992/1993, 2002/2003 и 2005/2006 гг. (Рисунок 2).

Значительный урон популяции нанесли засухи 1994 и 2007 гг., при которых гнезда вследствие высыхания растительности были более заметными для хищников. Большая часть семей в эти годы погибла, не оставив потомства, что сказалось на численности самок-основательниц следующей весной.

Адаптивные преобразования воспроизводства обеспечиваются комплексом поведенческих и физиологических механизмов, при этом особый интерес представляет восполнение ущерба, нанесенного внешними условиями. Здесь мы наблюдаем, по-видимому, в полной мере «работу» регуляторов с опережающей обратной связью, которые свойственны системам, способным прогнозировать будущее состояние окружающей среды и самой системы [Анохин, 1978]. Такие опережающие обратные связи функционируют на популяционном уровне [Арманд,

1988]. Примером последовательной цепи регуляторов с опережением и одновременно принципа иерархии обратных связей служит динамика численности *Polistes dominula*. Регулируемой величиной в данном случае выступает плодовитость гаплотропических самок-основательниц, зависящая не только от внешних условий, главным образом трофического режима, при котором развивались будущие основательницы, но и от «работы» отрицательных и положительных обратных связей.

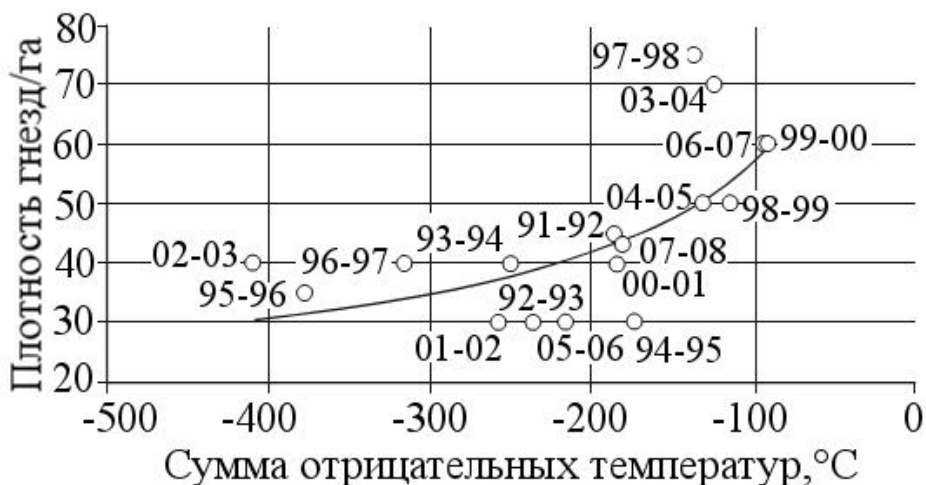


Рисунок 2 – Корреляция весенней численности семей ос *Polistes dominula*, гнездящихся на растениях Черноморского биосферного заповедника, с условиями зимовки в 1992–2008 гг.: $r_s = 0.7$; $p < 0.01$ [по: Русина, 2010a].

Прежде всего на входе в систему на плодовитость самок отрицательно влияет количество осадков весной и летом предшествующего сезона, в период развития самок в материнских семьях. Можно предположить, что этот эффект возникает в результате потребления осами в их личиночном состоянии животных кормов (личинок фитофагов), которые сходным образом (по принципу отрицательной обратной связи) реагируют на состав кормовых растений в условиях недостатка влаги [Бигон и др., 1989].

Следующий регулятор – условия зимовки основательниц, поскольку после суровых зим при сниженных параметрах плотности гнезд на территории усиливается продолжительность жизни самок и их плодовитость. При мягких зимах часты оттепели, когда основательницы выходят из диапаузы, и их последующая плодовитость оказывается сниженной. Состояние системы на выходе (собственно яйцекладка) определяется продолжительностью жизни самки и суточной яйцевой продукцией. Увеличение плодовитости самок *P. dominula* в ЧБЗ обеспечивается, по крайней мере, двумя путями: за счет подъема их суточной яйцевой продукции (ЯП) (11 ± 2 яйца в сутки на росте численности популяции против 5 ± 1 на спаде численности) и за счет увеличения продолжительности их жизни (среднегодовая дата исчезновения самки из состава семьи – 15 июля ± 6 дней; после суровых зим самки отмечались в составе семей до 9 августа ± 6 дней, а после засушливых 1994 и 2007 гг. в 1995 и 2008 гг. самки наблюдались в среднем до 23 и 20 августа соответственно). В результате возрастала совокупная ЯП самок,

что приводило к более высоким показателям числа рабочих и половых особей в семьях [Русина, 2006, 2010a].

ЯП усиливается в ходе накопления количества рабочих в семье и увеличения степени миролюбивых контактов между ними (параллельное включение регуляторов), т. е. наблюдается «саморазвитие» семей, управляемое положительной обратной связью автокаталитического типа. Каждый из партнеров взаимодействия в семье (самка и рабочие) стимулирует развитие другого и через него – свое собственное. В фазе роста численности регистрировалось также повышение выживаемости особей на всех стадиях развития [Русина, 2006]. Если в отношении рабочих, особенно первой когорты, такой эффект определяется самкой непосредственно, то в отношении половых особей – уже через самих рабочих. Расчеты коэффициента корреляции между продолжительностью жизни самки-основательницы, а также числом рабочих, с одной стороны, и отдельными показателями продуктивности семьи, с другой, позволили не только показать наличие взаимосвязи между этими параметрами, но и проанализировать сам процесс становления системы семейной продуктивности на разных фазах динамики численности популяции (Рисунок 3).

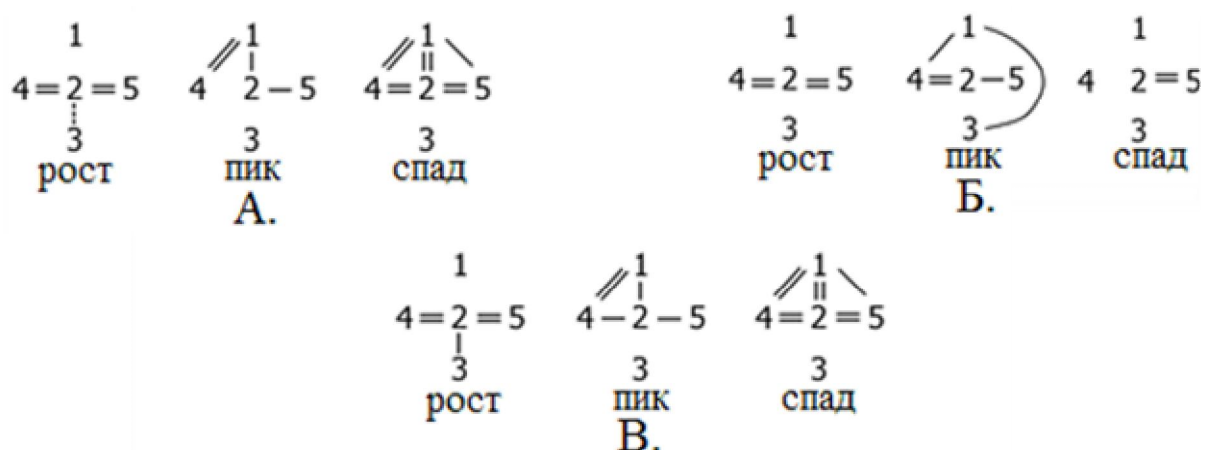


Рисунок 3 – Положительные корреляции между показателями продуктивности семьи *Polistes dominula* (А), *P. gallicus* (Б) и *P. nimpha* (В) на разных фазах динамики численности. 1 – продолжительность нахождения самки-основательницы в составе семьи; 2 – число рабочих; 3 – число самцов; 4 – число будущих основательниц; 5 – размеры гнезда. Характер линий отражает степень корреляции: --- $0.48 < r_s < 0.6$; — $r_s < 0.7$ и = $r_s < 0.81$ [по: Русина, 2009].

В фазу роста численности (на фоне высоких показателей ЯП самок-основательниц) продуктивность семьи коррелирует только с числом рабочих в ней. На фоне сниженных показателей ЯП основательниц в фазе пика и спада численности популяции связь с числом рабочих усиливается, однако заметным становится и влияние продолжительности жизни самки.

Обнаружено, что в гнездах *P. dominula* на спаде численности (1996, 2005 гг.) ячеек использовались повторно крайне редко, а в фазу роста и пика численности (1997, 1998, 2003, 2004, 2007 и 2008 гг.) в некоторых ячейках было отмечено значительно больше случаев последовательного выращивания двух особей подряд. Зависимые от фазы популяционного цикла отличия в характере использования

ячей являются, по-видимому, важной предпосылкой становления различий в размерах семей. Причины таких различий, скорее всего, следует искать в разной социальной организации семей, т.к. они существенно различаются в фазе роста и спада численности популяции, а диапазон изменчивости у этого вида имеет свои особенности в зависимости от мест гнездования. При росте численности популяции в семье доля миролюбивых контактов и частота передачи корма возрастают, а на пике численности – снижаются. Общая продуктивность семьи зависит как от плодовитости самок-основательниц (числа рабочих в семье), так и от плотности гнезд в поселении.

Аналогичные исследования, проведенные на других видах, показывают подобную картину изменения характеристик самки-основательницы и семьи в целом [Русина, 2009]. Наблюдаемые сходные изменения параметров семей в разные годы у изучаемых видов указывают на влияние климатических факторов. Однако гаплотропичные самки-основательницы *P. nimpha* и *P. gallicus* более плодовиты (у них выше показатели ЯП), и они дольше живут в составе семьи [Русина, 2006]. По-разному организованы их семьи: у *P. dominula* молодые рабочие чаще получают доминантные удары от самки-основательницы, а у *P. nimpha* и *P. gallicus* – от более высоких по рангу рабочих. При этом размеры семей у последних видов коррелируют с числом рабочих, а не с продолжительностью жизни основательниц. Кроме того, интенсивность виляний брюшка у самок-основательниц этих видов в 2–3 раза выше, чем у *P. dominula*, и после выхода рабочих достигает 300 серий в час. Таким образом, у *P. nimpha* и *P. gallicus* в большей степени выражены децентрализованные формы управления семьей. Представленные выше данные в целом не соответствуют гипотезе Джина [Jeanne, 2003] о наличии исключительно централизованных форм управления у ресоциальных видов и, следовательно, о существовании там простых общин. Переход к децентрализации отмечается на фоне высокой ЯП основательниц и кооперации рабочих. Этот процесс дает пример «самоусиления» при действии положительной обратной связи.

В пределах группы ресоциальных видов с нуклеарным типом организации семьи наблюдаются некоторые вариации в популяционной организации. Так, у популяций *P. gallicus* и *P. nimpha* в большей степени выражены черты корпускулярных систем, а у *P. dominula* – жестких. У *P. gallicus* и *P. nimpha* обратная связь автокаталитического типа (+/+) (влияние абиотических факторов на плодовитость основательниц) сочетается с конкурентной связью (-/-).

При высокой плотности гнезд в популяции отмечаются случаи отпочковывания дочерних семей или переход семьи с самкой на выращивание только будущих основательниц [Русина, 2006]. Обратные связи приводят к экспоненциальному увеличению численности популяции, при этом усиливается роль шума биотической природы (внешнего – энтомофагов и внутреннего – конкуренции между самками), осуществляющего отбор.

Так, подъем весенней численности основательниц *P. gallicus* в окрестностях Херсона и у *P. nimpha* в ЛПЗ сопровождается развитием низкопродуктивных семей (из-за высокой зараженности паразитоидами), а низкая численность – развитием более высокопродуктивных семей.

ГЛАВА 3 ВЛИЯНИЕ ЭНТОМОФАГОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН

Расплод в гнездах ос-полистин привлекает разнообразных энтомофагов. Их комплекс характеризуется большим удельным весом хищников (в тропиках и субтропиках это преимущественно муравьи и шершни, а в умеренных широтах – птицы и млекопитающие [Jeanne, 1979; Strassmann, 1981a,b; Yamane, 1996]); отсутствием паразитоидов, заражающих яйца (исходя из списков паразитоидов, приводимых Дж. Нельсоном [Nelson, 1968] и Ш. Макино [Makino, 1985], а также личных сообщений С. В. Кононовой, С. А. Белокобыльского, А. В. Гумовского, С.А. Симутника и В. Н. Фурсова); наличием сверхпаразитизма [Makino, Sayama, 1994; Gumovsky et al., 2007]. Многие особенности гнездостроительных и защитных инстинктов, характера основания семьи и специфики жизненного цикла сформировались у ос-полистин под воздействием муравьев и паразитоидов [Richards, Richards, 1951; Jeanne, 1970, 1975; Naumann, 1975; Chadab, 1979; West-Eberhard, 1982; London, Jeanne, 2000; Smith et al., 2001 и др.].

Способ закладки семьи (одиночный и роевой) у ос оказывается сопряженным с определенными особенностями защиты от паразитоидов и муравьев, затрагивающими строение и активность экзокринных желез, поведение и даже структуру гнезда [London, Jeanne, 2000]. Макино [Makino, 1985], обобщая данные 139 публикаций, указывает 56 видов паразитоидов из 13 семейств в гнездах видов ос, лишенных оболочки, а в гнездах с оболочкой – лишь 7 видов из 4 семейств. Наиболее часто встречающиеся паразитоиды ресоциальных видов (ихневмониды и эвлофиды) не заражают семьи номосоциальных видов.

Паразитоиды ресоциальных ос при обнаружении отдельных семей и скоплений хозяев способны проявлять функциональную и численную реакции [Strassmann, 1981; Keeping, Crewe, 1983; Makino, Sayama, 1994; Русина, 2008, 2009, 2010, 2011a]. Эти реакции указываются среди главных стабилизирующих факторов в динамике численности одиночных насекомых [Solomon, 1964; Hassell, 1964, 2000; Hassell, May, 1974; Викторов, 1975, 1976; Хорхордин, 1975, 1977; Morrison, Strong, 1980; Гурьянова, 1984; Hassell, Waage, 1984; Reznik, Umarova, 1991; May, McLean, 2007, и др.].

В главе на основе анализа собственных и литературных данных выделены состояния и определены условия регуляции паразитоидами численности осы-хозяина [Русина, 2012]. Изменения в системе паразитоид – ресоциальная оса не зависят от вида хозяина и происходят сходным образом (на фоне повышения численности 1-й генерации паразитоида) как при гнездовании хозяина открыто на растениях, так и в укрытиях. Они сводимы к нескольким типам и могут быть вариантами, специфичными для разных биоценотических и географических условий обитания, а также разными фазами динамики взаимодействующих популяций. *Корреляции между размерами семьи и числом паразитоидов в гнезде отсутствуют* при низких параметрах численности и плотности хозяина и паразитоида 1-й генерации, а также когда семьи заражены 2-й генерацией или когда объемы выборок невелики и не позволяют судить о наличии или отсутствии зависимостей. При этом отсутствуют сильно зараженные семьи и семьи, зараженные до выхода рабочих.

Положительные корреляции между размерами семьи и числом паразитоидов в гнезде отмечаются на фоне повышения плотности гнезд хозяина и увеличении численности паразитоидов. Доля зараженных семей при этом высока и достигает ~ 85 %. Существуют два варианта такого состояния: (1) семьи заражены паразитоидом 1-й генерации, но уже после выхода первой когорты рабочих (позднее заражение) и (2) в поселении имеются семьи, сильно зараженные паразитоидом 1-й генерации до выхода рабочих, но их доля относительно невысока. При таких параметрах заражения паразитоиды лишь модифицируют численность популяции осы-хозяина.

Размеры семей положительно коррелируют как с числом, так и с долей зараженного расплода, когда увеличивается количество сильно зараженных семей [Strassmann, 1981; Keeping, Crewe, 1983; Русина, 2008, 2009, 2011a]. Самыми крупными в поселении оказываются слабо зараженные семьи с гнездами, в которых менее 5 % ячеек заражены паразитоидами, а самыми мелкими – незараженные семьи, а также семьи, зараженные на 10 % и более. Различия в продуктивности семей, зараженных в разной степени, несомненно, указывают на регуляцию паразитоидом численности популяции осы-хозяина. Такой эффект зависит от сроков заражения и активности паразитоидов в семьях. Влияние сроков опосредовано межгенерационной численной реакцией паразитоида (высокая относительная численность паразитоида 1-й генерации сопровождается и более ранним его проникновением в семью хозяина).

Размеры семей положительно коррелируют с числом, но отрицательно – с долей зараженного расплода при совпадении высокой плотности семей хозяина и межгенерационной численной реакции паразитоида, например, вследствие благоприятных в предшествовавшем сезоне условий развития паразитоидов в семьях хозяина и его зимовки [Русина, 2009, 2012].

Когда в поселении все семьи заражены, а доля сильно зараженных семей достаточно высока, появляются *отрицательные корреляции между размерами семьи, с одной стороны, и обоими показателями зараженности – с другой* [Makino, Sayama, 1994; Русина, 2012].

Одним из факторов стабильного сосуществования популяций паразитоида и хозяина могут быть годовые флуктуации в синхронизации их жизненных циклов, связанные со специфическими погодными условиями в период основания семьи. Так, холодная весна 2004 г. привела к сдвигу начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки у *P. dominula* в ЧБЗ [Русина, 2008]. При этом заражение хальцидой *Elasmus schmitti* (Hymenoptera, Eulophidae) происходило в обычные сроки, т. е. пришлось на более ранние фазы развития семей хозяина, в результате чего от паразитоида пострадала уже первая когорта рабочих. Такое же явление было отмечено весной 2007 г. на территории ЛПЗ при анализе взаимоотношений наездника *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) с осой *P. nimpha* [Русина, 2009].

Отличия в поведенческой реакции при разных параметрах плотности хозяина, наблюдаемые у разных видов паразитоидов, связаны как с их репродуктивными особенностями (про-, синовигенность) и зимовкой, так и с защитным поведением хозяина: безразличным отношением к *E. schmitti* и к его сверхпаразитоиду *Bariscapus elasmii* (Hymenoptera, Eulophidae), но нетерпимым к *L. argiolus*.

Распределение разных видов паразитоидов имеет свои особенности, а избирательность в их поведении отражается также и на встречаемости смешанного (присутствия двух видов паразитоидов в гнезде) заражения семей *P. nimpha*, которая в отдельных поселениях отклоняется от значения, ожидаемого при случайном распределении [Русина, 2011в]. Все примеры неслучайного смешанного заражения оказываются связанными с историей семей, в которой принимают участие паразитоиды первой генерации. Доля смешанного заражения возрастает по мере увеличения зараженности поселений *E. schmitti*, которая наблюдается не часто, что связано, по-видимому, с деятельностью сверхпаразитоида *B. elasmii*.

При сравнении поведения паразитоидов ос-полистов с поведением паразитоидов одиночных насекомых отмечается явное сходство. В частности, наблюдается выбор более крупных пищевых пятен, в данном случае – семей хозяина. В дальнейшем прослеживается поведенческая реакция паразитоидов на плотность популяции хозяина, при этом регуляция его численности проявляется при малых плотностях последнего [Викторов, 1976]. Однако, поскольку основной единицей популяции ос-полистов выступает не особь, а семья, действие фактора плотности популяции хозяина оказывается опосредованным не только неравномерностью темпов развития семей и их пространственным размещением, но и сезонным (временным) аспектом их развития. Низкая плотность популяции хозяина, при которой паразитоид регулирует численность осы, соответствует определенной фазе развития семей в сезоне, а именно фазе до выхода рабочих. В целом складывается картина таких взаимоотношений паразитоида с хозяином, в которой пространственный и временной аспекты тесно переплетаются.

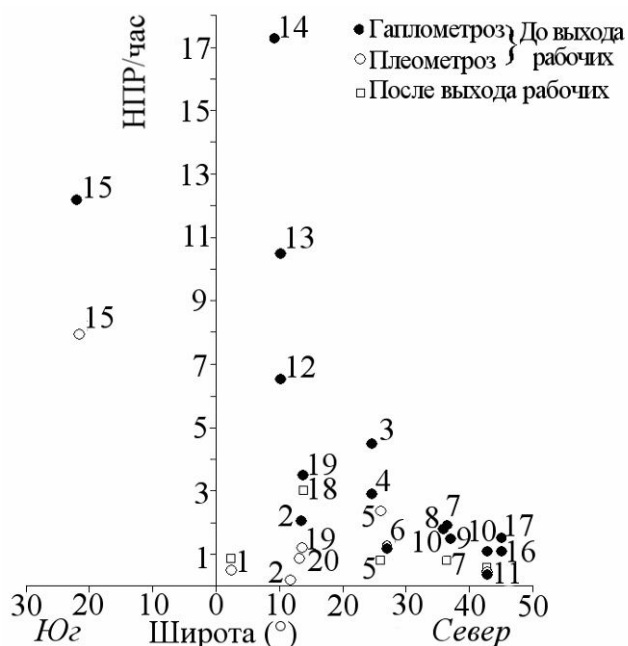
У ресоциальных видов ос особую роль играет химическая защита от муравьев, связанная с функцией железы Ван дер Вехта и нанесением противомуравьиного репеллента (НПР) в первую очередь на стебелек гнезда. Показана адаптивная роль НПР, наличие широтного градиента этого поведения у гаплетротичных самок-основательниц ресоциальных видов до выхода рабочих ($r_s = 0.83$, $n = 14$, $p < 0.001$) и видоспецифические его параметры при симпатрии [Русина, 2010б] (Рисунок 4).

В зависимости от складывающейся экологической ситуации, в том числе от их видового состава, частота НПР основательниц, как в тропических, так и в умеренных широтах, может повышаться в десятки раз.

Об адаптивности НПР судят по его временной организации, поскольку у гаплетротичных самок до выхода рабочих это поведение связано во времени с двумя формами активности: фуражировкой и строительством [Post, Jeanne, 1981; Keeping, 1990; Kojima, 1982, 1992, 1993]. Кроме того, одно лишь предьявление муравьев самкам ос вызывает существенное повышение частоты обработки стебелька [Turillazzi, Ugolini, 1979; Keeping, 1990]. Приуроченность НПР к фуражировке обычно связывают с повышенным риском нападения муравьев в отсутствие самки; при строительстве же такая приуроченность объясняется необходимостью обновления репеллентного покрытия гнезда.

Вместе с тем в значительной доле случаев НПР самки выглядит спонтанным (не привязанным ни к каким внешним стимулам), неравномерно распределенным. У *Mischocyttarus alfkeni* оно повторяется сериями, и чем меньше НПР в серии, тем выше продолжительность периода между ними ($r_s = -0.54$, $n = 73$, $p < 0.001$) [Русина, 2010б]. Такая упорядоченность может свидетельствовать о

самоорганизующемся процессе [Николис, Пригожин, 1990]. Анализ временной структуры НПР показал, что логарифм числа НПР убывал с постоянной скоростью по мере увеличения продолжительности НПР (Рисунок 5). Активность муравьев возле гнезда была крайне низкой – 0.3 муравья/10 мин. Продолжительность их нахождения около гнезда – от 2 сек. до 1 мин. Анализ временной активности муравьев при таких параметрах динамической плотности также показывает степенные зависимости: логарифм числа интервалов отсутствия муравьев возле гнезда убывает с постоянной скоростью по мере увеличения продолжительности их отсутствия возле гнезда (Рисунок 6).



1 – *Mischocyttarus drewseni* [Jeanne, 1972]; 2 – *Ropalidia gregaria* [Kojima, 1982]; 3 – *Polistes formosanus* [Kojima, 1993]; 4 – *P. rothneyi* [Kojima, 1993]; 5 – *Belonogaster petiolata* [Keeping, 1990]; 6 – *Ropalidia fasciata* [Kojima, 1983]; 7 – *Parapolybia indica* [Kojima, 1992b]; 8 – *Polistes chinensis* [Kojima, 1993]; 9 – *P. mandarinus* [Kojima, 1993]; 10 – *P. snelleni* [Kojima, 1993]; 11 – *P. fuscatus* [Post, Jeanne, 1981]; 12* [* , ** и *** здесь и далее по Русина, 2010б] – *Mischocyttarus injucundus* (Тринидад); 13* – *M. collarellus*; 14* – *M. alfkeni*; 15 – *M. cerberus* [Togni, Giannotti, 2007]; 16** – *P. gallicus* (** – Нижнее Приднепровье, Украина); 17** – *P. dominula*; 18*** – *P. stigma* (***) – Бангалор, Индия); 19*** – *Ropalidia cyathiformis*; 20*** – *R. marginata*.

Рисунок 4 – Широтный градиент частоты нанесения противомуравьиного репеллента (НПР) у ресоциальных ос-полистин [по: Кojima, 1993; Русина, 2010б].

Таким образом, в поведении как хищника, так и жертвы обнаружена масштабная инвариантность, а это означает, что обе системы обнаруживают самоорганизацию и находятся «на краю хаоса» [Подлазов, 2005].

Упорядоченность поведения животных совместима с представлением о его адаптивных функциях: случайные последовательности раздражителей не только не препятствуют наблюдаемому упорядоченному поведению, но и являются условием его формирования, взаимодействуя с механизмом, управляющим поведением [Непомнящих, Подгорный, 1994].

Большие размеры общины, роявая закладка и наличие гнездовой оболочки позволяют многолетним семьям номосоциальных видов полагаться на физическую защиту от муравьев; железа Ван дер Вехта у большинства таких видов либо отсутствует, либо ее секрет не имеет репеллентных свойств [Smith et al., 2001]. Специфика их местообитания соотносится с интенсивностью воздействия энтомофагов, муравьев в том числе. Так, в тропических регионах высокая плотность гнезд ос обнаружена в антропогенных ландшафтах, где реже отмечаются

рейды муравьев-кочевников [Richards, Richards, 1951]. Особые адаптации имеются у ос, живущих под защитой муравьев-ацтеков [West-Eberhard, 1989].

Взаимодействующие популяции паразитоидов и муравьев (в качестве энтомофагов) и ос-полистин (в качестве хозяина и жертвы) рассматриваются нами как аутопоэтические системы [Varela, 1979]; отмечены их особые динамические свойства, которые способствуют сохранению организации и целостности [Maturana, 1987; Valera et al., 1991].

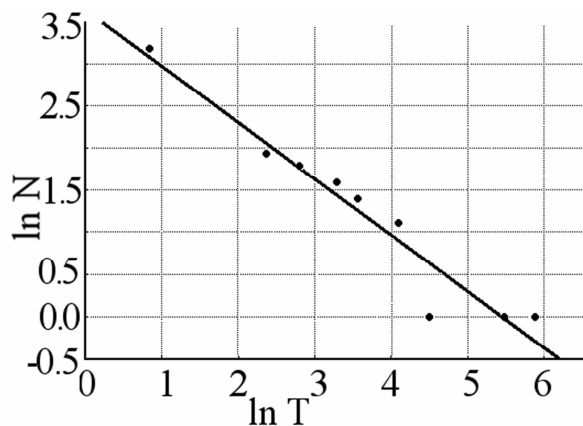


Рисунок 5 – Характер временной организации НПП-активности самки *Mischocyttarus alfkeni*.

По оси абсцисс – логарифм продолжительности НПП, по оси ординат – логарифм числа НПП [по: Русина, 2010б].

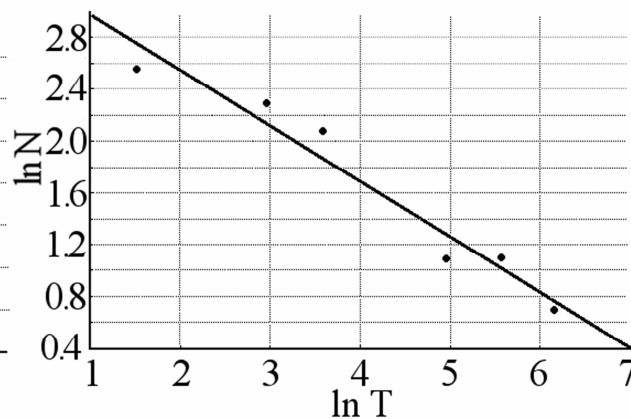


Рисунок 6 – Зависимость характера временной активности муравьев возле гнезда *Mischocyttarus alfkeni*.

По оси абсцисс – логарифм продолжительности периодов отсутствия муравьев возле гнезда, по оси ординат – логарифм числа случаев отсутствия муравьев возле гнезда.

Моделирование процесса выбора среды обитания показывает, как он может повышать, снижать или оставлять неизменной численность особей в популяции [Holt, 1987]. Сложность и нелинейность прямых и обратных связей при взаимодействии можно объяснить тем, что хищник и жертва находятся в отношениях кодетерминации и коэволюции.

ГЛАВА 4 АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОС-ПОЛИСТОВ И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В РЕШЕНИИ ЗАДАЧ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Одной из основных особенностей ос-полистов как популяционных объектов является наличие в их жизненном цикле периода зимовки оплодотворенных самок-основательниц и периода основания семей (длится немногим более месяца). Интересным представляется исследование такого цикла методами популяционной морфологии [Яблоков, 1976; Яблоков, Ларина, 1985; Сергиевский, 1985, 1987; Сергиевский и др., 1997; Васильев, 2005 и др.], а именно поиском признаков меланиновых рисунков, которые могут быть маркерами функционально

различающихся особей в популяции, и выявление механизмов поддержания и динамики полиморфизма.

Контрастная жёлто-чёрная или красновато-коричневая окраска ос-веспид давно вызывает интерес учёных в связи с её защитным значением для самих ос (или для других насекомых) [Котт, 1950; Яблоков, Юсуфов, 1989].

Осы-полисты обладают довольно разнообразными меланиновыми рисунками [Enteman, 1904; Tibbets, 2002; Русина и др., 2007; Русина, 2009]. У изученных видов принципиальная схема структуры рисунка сходна, что дало нам возможность построить описание рисунка у *Polistes dominula*, *P. nimpha* и *P. gallicus* в Нижнем Приднепровье и применить его для анализа в других частях ареала вида [Русина и др., 2004а, 2005а, 2006а; Русина, 2009].

У всех особей женского пола (самок-основательниц, рабочих особей и будущих основательниц) изменчивость рисунка проявляется на жвалах, клипеусе, груди, 1–2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы. Самцы изучаемых видов, по сравнению с самками, гораздо более изменчивы по характеру рисунка различных частей тела и в целом окрашены заметно светлее. Изменчивость рисунка проявляется на груди (мезоскутуме), мезоплеврах, 1–2-м тергитах, а также 2-м и 4-м стернитах метасомы и тазиках всех ног. Сравнительный анализ показал, что изменчивость рисунка у этих трех видов полистов представлена вариантами, которые можно выстроить в ряд в направлении усиления меланизации. При этом у *P. nimpha*, в сравнении с *P. dominula* и *P. gallicus*, изменчивость рисунка обнаружена на большем числе частей тела, причем чаще встречаются более темные варианты.

Хотя формирование рисунка у особи происходит на стадии куколки [Enteman, 1904], имеются все основания полагать, что чувствительные периоды приходятся на личиночные стадии развития. На размеры и характер меланинового рисунка могут влиять особенности питания или зараженности паразитами на личиночной стадии.

Изучение влияния количества и качества корма, полученного в личиночном состоянии, на морфологическую изменчивость будущих основательниц *P. dominula* проведено на территории ЧБЗ (2009–2010 гг.) путем экспериментального создания искусственного дефицита корма (пищевой депривации) и изменения качественного состава корма [Русина, Орлова, 2010]. Эксперименты с количеством пищи, получаемой личинками, показали, что нехватка корма ведет к измельчанию самок и к усилению пигментации мезоскутума. Недостаточное питание личинок IV–V возрастов вследствие снижения числа фуражиров и кормилиц усиливает меланизацию 1-го тергита метасомы, а клипеус оказывается практически непигментированным.

Изменение состава пищи у личинок V возраста, как показано в эксперименте, не приводит к изменению размеров особи, но сказывается на соотношении встречаемости вариантов рисунков. Слабое изменение пищевого рациона не влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц. Сильное изменение рациона сказывается в пределах семьи на меланизации 1-го тергита метасомы, а в пределах поселения – и на частотах вариантов мезоскутума.

Исследование влияния зараженности личинок ос клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) на

фенотипическую изменчивость будущих основательниц *P. nimpha* провели в 2010 г. в урочище Вакаловщина Сумской обл., где в середине июня было найдено 227 семей, а в период выращивания будущих основательниц (10–13 августа) из гнезд были извлечены и проверены на клещевую инвазию 111 куколок [Русина, Орлова, 2011]. Слабое заражение личинок осы (1–3 клеща на личинке) не приводит к изменению размеров развивающихся из них взрослых особей, но сказывается на соотношении встречаемости у имаго вариантов рисунка 4-го стернита метасомы. Сильное заражение личинок (более трех клещей) ведет к измельчанию развивающихся из них имаго и влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц в пользу светлых вариантов 4-го стернита метасомы.

Как показал анализ мер расстояний Кавалли–Сфорцы, самки-основательницы, тяготеющие к более поздней закладке гнезд весной и к гнездованию в скоплениях, сходны по частоте вариантов рисунка 4-го стернита метасомы с зараженными самками, а раногнездящиеся самки-основательницы – со здоровыми, не истощенными клещами самками, выращенными, таким образом, в более благоприятных условиях.

При анализе **хронографической изменчивости** поселений *P. gallicus* и *P. dominula* на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ выделяются два критических для самок-основательниц периода: зимовка и период от основания гнезда весной до момента выхода рабочих. Однако фенооблик в целом остается стабильным, а его изменения в силу избирательной выживаемости самок отдельных фенотипов происходят по определенным траекториям [Rusina et al., 2011]. Перед уходом на зимовку будущие основательницы характеризуются соотношением частот морф, сохраняющимся в ряду поколений (Рисунок 7). Зимой увеличивается встречаемость темных вариантов, причем это изменение тем сильнее, чем суровее зима.

Дальнейшие изменения частот фенотипов весной и далее летом связаны с гибелью части самок и их семей от хищников. Этот фактор имеет в значительной мере случайный характер. Возвращение соотношения частот фенотипов нового поколения основательниц к осени к стабильному состоянию можно объяснить воздействием некоего фактора или группы факторов, в частности, специфичным для данной местности составом корма личинок и его количеством, а также температурным режимом августа, когда выращиваются будущие основательницы.

У *P. dominula*, в отличие от *P. gallicus*, изменение условий существования сопровождается выращиванием фенотипически разнообразного потомства в различных категориях семей. Так, мелкие самки-основательницы с более темными вариантами рисунков чаще появляются в семьях с высоким уровнем конфликтов (при плеометрозе, в семьях с яйцекладущими рабочими и в узурпированных), а также в семьях, зараженных клещом *S. connivens* и паразитоидами, и во вторичных гнездах. В таких семьях нарушен процесс выкармливания личинок, что, по-видимому, и приводит к существенным изменениям размеров, характера рисунка и поведения взрослых ос. У *P. gallicus* приспособление происходит путем отбора на выращивание высокоплодовитых самок-основательниц.

Разные признаки меланинового рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос-полистов. У *P. nimpha* на территории Луганской обл. и у

P. gallicus в Херсонской обл. географические различия наиболее четко выявляются по встречаемости вариантов рисунка 1-го тергита метасомы [Русина и др., 2005, 2007в].

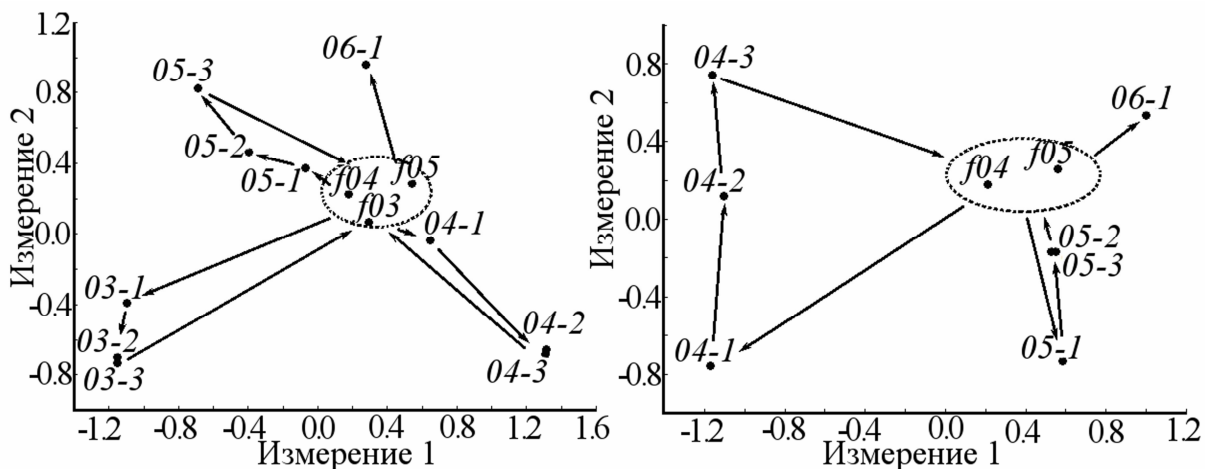


Рисунок 7 – Фенотипические траектории поселений *Polistes dominula* (А) и *P. gallicus* (Б) Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского биосферного заповедника в 2003–2006 гг. 03-1, 04-1, 05-1, 06-1 – варианты рисунков основательниц, гнездящихся после зимовки; 03-2, 04-2, 05-2 – варианты рисунков основательниц к выходу рабочих; 03-3, 04-3, 05-3 – варианты рисунков основательниц к выходу репродуктивного поколения; f03, f04, f05 – варианты рисунков будущих основательниц. Стрелками обозначено направление фенотипического сдвига между двумя последовательными состояниями. Число семей на учете: 825 *P. dominula* и 209 *P. gallicus*, из которых полный цикл развития прошло соответственно 306 и 45 семей. Просмотрены рисунки у 3698 самок *P. dominula* и 1804 *P. gallicus* [по: Rusina et al., 2011].

При анализе биотопических предпочтений к гнездованию на растениях или в укрытиях обнаружены также различия по частотам рисунка 1-го тергита метасомы у самок-основательниц *P. nimpha* и *P. dominula* [Русина, 2009].

Основательницы *P. nimpha* с более темными рисунками метасомы предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлыми – в укрытиях. Эти предпочтения сохраняются на огромной части ареала этого вида, от Крыма до Зауралья [Русина и др., 2007в].

В эксперименте, проведенном на Соленоозерном участке ЧБЗ, основательницы, заселившие специально предоставленные им укрытия в виде отрезков металлических труб, отличались от самок из укрытий [Русина, 2009]. Они были сходны с основательницами, гнездящимися на растениях, только в год заселения (Рисунок 8, 9). Семьи в укрытиях существенно чаще, чем на растениях, заражены клещами *S. connivens*, с чем мы и связываем произошедшие изменения в частоте рисунков [Орлова и др., 2011].

По частотам рисунка мезоскутума у *P. nimpha*, *P. gallicus* и *P. dominula* наиболее выраженными оказываются межгодовые различия; устойчиво различаются выборки основательниц, гнездящиеся в разных растительных

сообществах. Такие особенности распределения фенотипов отчасти могут быть объяснены естественными различиями состава кормов.

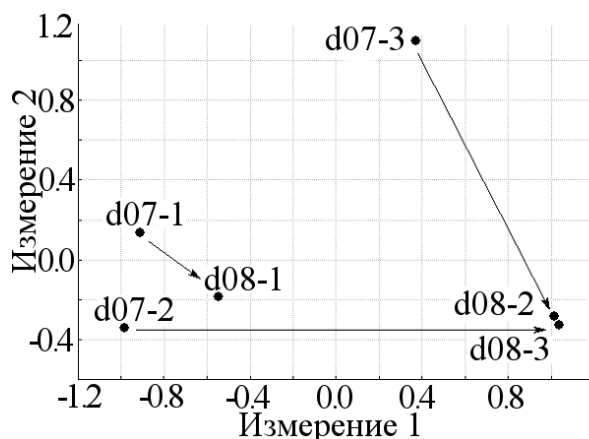


Рисунок 8 – Фенотипические различия по трем признакам у самок-основательниц *Polistes dominula* из разных типов поселений ЧБЗ в разные годы. 07-1, 08-1 – основательницы с растений; 07-2, 08-2 – из новых укрытий; 07-3, 08-3 – из старых укрытий. Стрелками обозначено направление фенотипического сдвига между двумя последовательными состояниями.

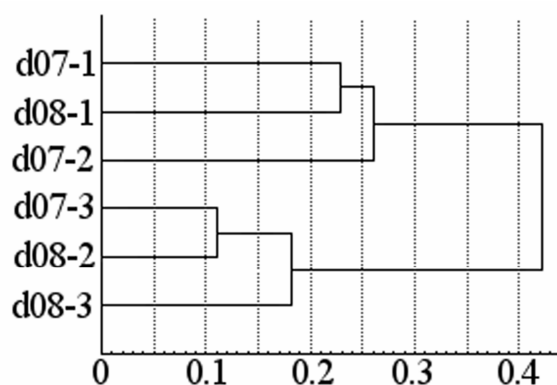


Рисунок 9 – Дендрограмма сходства выборок самок-основательниц *Polistes dominula* по рисунку 1-го тергита метасомы [по: Русина, 2009].

Устойчивость фенооблика популяции во времени, а также устойчивость полиморфизма, трактуется как следствие длительного процесса приспособления популяции к конкретным, уникальным, условиям среды. Однако пути такого приспособления у близкородственных видов могут быть различны, примером чего и служат осы-полисты. Корреляция характера рисунка имаго с их трофическим режимом на личиночной стадии [Русина, Орлова, 2010, 2011], с одной стороны, и с анатомо-физиологическими и поведенческими особенностями, с другой, позволяет использовать рисунок как маркер процессов, протекающих в популяции.

ГЛАВА 5 СВЯЗЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ САМОК-ОСНОВАТЕЛЬНИЦ И САМЦОВ ОС-ПОЛИСТОВ СО СТРУКТУРОЙ ИХ ПОПУЛЯЦИЙ

У многих животных регуляция постоянных взаимодействий в системе «популяция – среда» поддерживается благодаря фенотипической разнокачественности популяций [Креславский, 1984; Сергиевский, 1987; Радченко, Песенко, 1994; West-Eberhard, 2003; Suzuki, Nijhout, 2006; Bertossa, 2011; Rajakumar et al., 2012]. Это явление имеет, по-видимому, приспособительный характер, позволяя выживать в окружении хищников, паразитоидов и паразитов или удерживать высокую численность популяции при ограниченных ресурсах среды.

Разнокачественные популяции состоят из нескольких групп особей, которые различаются не только морфологически, но нередко и разными поведенческими стратегиями, т. е. они по-разному реагируют на условия внешней среды, в том числе на разную плотность популяции [Wall, Begon, 1987; Krebs, Davies, 1993].

В условиях постоянного обитания разнокачественных особей на общей территории, как показано А.А. Захаровым [1991] на примере рыжих лесных муравьев, при переходе сообщества на более высокий уровень организации конвенциональное распределение пространства трансформируется в конвенциональное распределение социальных ролей. Охранное поведение переносится с уровня семьи на уровень колонии, а затем и на уровень федерации (конвенциональный изоморфизм).

По результатам исследования локальных поселений ресоциальных ос-полистов на этапе основания семей и в репродуктивный период показан конвенциональный изоморфизм, который обусловлен морфологической, пространственно-временной и ролевой неоднородностью самок-основательниц и самцов. Обнаружено, что организация фенотипической изменчивости находится в зависимости от погодных условий и от ценотического окружения семей, в которых они были выращены предыдущим (у самок-основательниц) или текущим (у самцов) летом [Русина, 2009; Русина и др., 2013]. Так, при наличии хищников, но в отсутствие паразитов корреляцию между характером меланинового рисунка на теле самок-основательниц и сроками закладки их семей (косвенно определяемыми по размерам гнезд) удастся показать лишь в условиях высокой зараженности семей предшествовавшего сезона 1-ой генерацией паразитоида *Latibulus argiolus*. Примером может выступать *P. gallicus* в окрестностях г. Херсона в 2005–2009 гг. Снижение числа рабочих (следовательно, и недокорм будущих основательниц в значительной части зараженных паразитоидами семей) приводит в этих условиях к возрастанию численности специфических фенотипов, поведение которых оказывается ориентированным друг на друга, что и позволяет проявиться корреляции. Самки темных вариантов рисунка метасомы начинают гнездиться раньше, чем основательницы с более светлыми вариантами. При низкой зараженности паразитоидами (и прочих равных условиях) корреляция между рисунком и сроками закладки семей отсутствует, хотя, как и в первом случае, может наблюдаться корреляция между сроками закладки семей и их пространственными характеристиками (например, *P. gallicus*, ЧБЗ, 2007–2009 гг.). Такое состояние изменчивости указывает на различия между самками по срокам закладки гнезда и специфике его развития.

Появление дополнительного фактора – клеща *Sphexicozela connivens* – при низком уровне зараженности им самок сопровождается неоднородным пространственным распределением разных морфотипов. Рисунок основательниц *P. nimphe* (ЛПЗ, 2007–2009 гг. и урочище Вакаловщина Сумской области, 2010 г.) и *P. dominula* из ЧБЗ (2003–2010 гг.) коррелирует с пространственными и демографическими параметрами их семей. По частотам рисунка различаются самки, гнездящиеся в скоплениях или поодиночке, основывающие семьи гапло- или плеометротично. Самки-основательницы, тяготеющие к более поздней закладке гнезд весной, а также к гнездованию в скоплениях, сходны по частотам вариантов рисунка с зараженными самками, а раногнездящиеся самки-

основательницы – со здоровыми, не истощенными клещами самками, выращенными, таким образом, в более благоприятных условиях.

При высоком уровне заражения клещом социальный ранг особей коррелирует с их морфологическими особенностями. Такое состояние отмечено у *P. dominula* как на растениях (пик численности, ЧБЗ, 2004 г.), так и в укрытиях (Крым, 2006 г.), а в итальянских популяциях оно может быть обусловлено высокой зараженностью веерокрылкой *Xenos vesparum* (Strepsiptera, Stylopidae) [Русина и др., 2007а,б; Cervo et al., 2008].

Особый случай представляет популяция *P. nimpha* (укрытия, Ялта, 2006 г.), где указанная зависимость отмечена нами при отсутствии клеща. В этом случае корреляцию фенотипа основательниц с их социальным рангом можно рассматривать как следствие крайне высокой зараженности семей паразитоидами. В качестве еще одного фактора могут выступать условия зимовки, способствующие выживанию мелких самок, а именно менее суровые зимы и наличие запасов меда в гнездах. В целом, несмотря на качественные изменения в организации поселений, приводящие к повышению интегрированности и жесткости структуры, они оказываются конвенционально изоморфными. Таким образом, разнообразие организаций фенотипической изменчивости особей в популяциях невелико, что можно трактовать как варианты, специфичные для разных биоценологических и микроклиматических условий обитания.

Наши данные позволяют высказать предположение, что разнокачественность особей играет существенную роль в обеспечении популяционных адаптаций, в частности стратегий гнездования. В структуре популяций полистов могут быть выделены самки массовых фенотипов с широкой нормой поведения («генералисты») и основательницы, маркированные более редкими признаками, с низкой пластичностью («специалисты»). Первые, раногнездящиеся и агрессивные, осуществляют закладку семьи как в одиночку, так и группой, занимая в ней доминантные позиции. Среди генералистов выделяются также особи-мигранты, предпочитающие основывать семью поодиночке в новом месте. Экологическая роль этой группы основательниц становится понятной, если принять во внимание факт высокой зараженности семей паразитоидами в местах обитания, используемых осами в течение ряда лет [Starr, 1976, 1978; Русина, 2008]. Вторые, более миролюбивые, гнездятся поздно или предпочитают групповую закладку даже при наличии свободных мест для гнездования и, по-видимому, достаточной кормовой базы, а в группе имеют невысокий ранг. По фенотипу можно отождествить генералистов с незараженными (или слабо зараженными клещом *S. connivens*) особями, выращенными в благоприятных условиях.

Самые мелкие самки-специалисты в популяциях *P. dominula* и *P. nimpha* на стадии личинки были заражены клещом или веерокрылкой *X. vesparum*, либо они были выращены в условиях недостаточного кормления [Hughes et al., 2003, 2005; Beani, 2006; Cervo et al., 2008; Русина, Орлова, 2010, 2011; Орлова и др., 2011].

У *P. dominula* в укрытиях самки-специалисты отмечаются при высокой плотности гнездования, а на растениях – на пике численности после мягких зим. У *P. nimpha* самки-специалисты чаще встречаются в Крыму, где более благоприятные условия зимовки способствуют выживанию основательниц редких морфотипов [Русина и др., 2007б; Русина, Лопатин, 2009].

В жизненном цикле ос-полистов массовое спаривание приурочено к окончанию гнездового периода. Видоспецифичная пространственно-временная организация репродуктивных отношений может рассматриваться как аттрактор сезонного развития семей и выращивания половых особей, а структура скрещиваний – как аттрактор популяционного гомеостаза репродуктивных отношений.

Показано, что характер прекопулятивного поведения самцов коррелирует с их фенообликом. Самцы *P. dominula* распределяются на токующих, территориальных, и нетокующих, мигрантов. Самцы *P. gallicus* формируют рои, небольшие и более крупные. У *P. nimpha* на пике численности обнаружены все формы прекопулятивного поведения. Самцы-мигранты выращиваются в неблагополучных (зараженных паразитами и паразитоидами, узурпированных и вторичных) семьях, и их отлет из таких мест обитания является популяционной адаптацией.

Поддержание разнообразия самок и самцов можно связать с влиянием трофического режима особи на характер меланизации в онтогенезе и на социальное поведение, в частности на агрессивность. Структура скрещиваний в многолетнем аспекте обнаруживает свойства гомеостаза, при этом удается показать саморегулирующие механизмы, поддерживающие состояние этой системы. Так, в годы низкой клещевой инвазии популяций *P. dominula* обнаружена положительная ассортативность при спаривании сильнозараженных особей. При высокой клещевой инвазии избирательными становятся незараженные самки, предпочитающие незараженных самцов. Слабозараженные самки избирательности в спаривании не проявляют.

Таким образом, специфика происхождения самок-основательниц и самцов, а также их репродуктивные стратегии и структура скрещиваний, – весьма сложная и динамичная составляющая «памяти» популяции о процессах, которые в ней протекали.

Между носителями разных стратегий в популяциях сохраняется динамическое равновесие, т. е. ни одна из них не «захватывает» популяцию полностью (эволюционно стабильные стратегии по Мэйнард Смигу [1976]). На разных фазах динамики численности существует определенное соотношение носителей различных стратегий поведения: у самок – по способу основания семьи (гаплометроз, плеометроз с частичной или полной монополизацией репродукции доминантной самкой); а у самцов – по способу организации прекопулятивного поведения (индивидуальное токование, групповое токование (роевание) и миграция с токованием и без него).

Изменчивость по уровню агрессивности не является (по результатам модельных экспериментов) достаточным условием для возникновения феномена поведенческих стратегий, необходима некоторая «плата за агрессивность», определяемая затратами на синтез гормонов или стоимостью иных, связанных с повышенной агрессивностью, физиологических изменений [Грабовский, 2002].

В пространственном аспекте модель демонстрирует существование распространяющихся в популяции автоволн с одинаковой стратегией поведения особей по фронту. Формирование стратегий – это проявление самоорганизации системы. В целом можно заключить: популяционные системы полистов благодаря сложной структуре, наличию разноуровневых связей и способности к

самоорганизации имеют многообразные механизмы адаптации к воздействиям внешней среды.

ГЛАВА 6 ЦЕЛОСТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ОС-ПОЛИСТИН

Биологические системы различаются по степени целостности, специфике состояний и связей между их элементами [Сетров, 1971; Шапошников, 1975]. Популяция, *постоянно целостная система*, благодаря взаимодействию элементов, самоорганизации и саморегуляции отвечает постоянно или регулярно на воздействие среды как единое целое.

Процессы, обеспечивающие целостность в надорганизменных системах, остаются изученными недостаточно. В отличие от широко известной модели суперорганизма, уже неоднократно подвергавшейся критике за редуccionизм [Ломницкий, 1979; Гиляров, 1988; Захаров, 2005], в рамках гипотез самоорганизованной критичности, аутопоэзиса и бутстрапа были разработаны модели возникновения целостности как общего свойства систем определенного класса [Хакен, 1980, 1991; Bak et al., 1987, 1988; Николис, Пригожин, 1990; Князева, Курдюмов, 1994; Капра, 2002; Малинецкий, Потапов, 2002; Подлазов, 2005], в том числе и биологических [Грабовский, 1989; Kauffman, Johnsen, 1991; Rosen, 1991; Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et al., 1995; Sornette, 1998; Camazine et al., 2001; Тахтаджян, 2001; Белоусов, 2001; Казанский, 2003; Newman, 2011 и др.].

Существенным свойством целостных систем является масштабная инвариантность, т. е. отсутствие у событий или объектов собственных характерных размеров, длительностей, энергий и т. п. [Bak et al., 1987; Подлазов, 2005]. О масштабной инвариантности свидетельствуют степенные распределения вероятностей вида:

$$u(x) \sim x^{-(1+\alpha)}, \quad (1)$$

где x – некоторая характеристика рассматриваемой системы, а показатель α обычно находится в диапазоне от нуля до двух.

Набор одновременно существующих объектов, описываемых степенным распределением каких-либо параметров, обнаружен нами как у ре-, так и у номосоциальных видов ос-полистинов. Так, распределение самцов *P. dominula*, выращенных в ЧБЗ в 2004–2005 гг., по индексу относительной депигментации имеет степенной характер, оно может быть описано с помощью модели конкурентного роста (закон Ципфа) и трактоваться как результат деления целого на части [Трубников, 1993, 1995; Подлазов, 2009]. При этом качественные свойства распределения ранг – размер сходны в разные годы: $\alpha < 1$. Это означает, что основной вклад в распределение вносят особи с невысокими показателями индекса депигментации, т. е. более меланизированные самцы-мигранты. В дальнейшем оплодотворенные ими самки гнездятся подчас на значительном удалении от мест прошлогоднего поселения. Таким образом происходят миграция и передислокация половых особей в пределах поселения и популяции, степень выраженности которых определяется давлением энтомофагов и внутривидовой конкуренцией.

У номосоциальных видов, по данным гистограммы из статьи Баумы с соавторами [Bouwma et al., 2003], степенным распределением с $\alpha \approx 1$ нами описывается дальность миграции 102 семей *Polybia occidentalis*. Таким образом,

все формы миграции могут быть включены в поддержание целостности популяций ос-полистин. Однако у ресоциальных видов, несмотря на наличие роения, ключевую роль играет миграции на уровне особи, а у номосоциальных видов – на уровне семьи.

У исходно целостных систем появление масштабно-инвариантных свойств может происходить по линейным правилам и без непосредственного взаимодействия частей системы друг с другом (масштабная инвариантность состояния) [Подлазов, 2009]. Масштабная инвариантность состояния широко распространена в природе и затрагивает разные признаки [Хайтун, 2005].

Нами обнаружены масштабно-инвариантные состояния в пространственной организации (расстояние до ближайшего соседа) загнездившихся весной самок-основательниц *Polistes dominula* (ЧБЗ, 2004–2006 гг.), *P. nimpha* из Луганского природного заповедника и урочища Вакаловщина (Сумская обл., 2010), а также осенью у самцов *P. dominula* (ЧБЗ, 2010 г.) [Русина, 2010а; Русина и др., 2013].

Какими свойствами должны характеризоваться перезимовавшие самки-основательницы, чтобы сформировалась наблюдаемая картина распределения особей и их гнезд? Показано, что в биологических сетях к масштабной инвариантности при определенных условиях приводят взаимодействия агентов (благодаря самоорганизации) [Ramasco et al., 2004]. Так, к агрегации самцов певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae) и к синхронизации их активности могут приводить эндогенные колебания потребности во взаимодействии [Грабовский, 1990]. В случае ос-полистов в этом процессе может быть задействована и потребность в дополнительном питании. Так, у ресоциальных видов на стадии яйца особи эквипотенциальны. Однако в зависимости от трофического режима на личиночной стадии (количество и качество корма, а также зараженность паразитами) у взрослых самок-основательниц формируются различия по фенотипическим показателям (размерам тела, характеру меланизации покровов, запасам жирового тела, поведению, плодовитости и др.) [Tibbetts, Curtis, 2007; Русина, 2009; Русина, Орлова, 2010, 2011]. У самок с темными вариантами мезоскутума, загнездившихся первыми, резко возрастает гормональная активность и повышается агрессивность, что позволяет им в случае подселения в гнездо других самок занять доминантную позицию в семейной иерархии [Röseler, 1985, 1991]. Строительная активность этих основательниц и сами постройки привлекают других основательниц этой группы, со светлыми вариантами мезоскутума, склонных к более позднему гнездованию и закладывающих семьи на периферии скоплений или поодиночке. В догнездовой период такие самки питаются дополнительно, потребляя падь тлей. Другую группу основательниц составляют самки-специалисты, которые также начинают гнездование после периода дополнительного питания, но при этом предпочитают основывать гнезда вблизи уже заложенных или подселиться в семьи основательниц первой группы, занимая там подчиненное положение. Более мелкие размеры и характер меланинового рисунка позволяют считать, что такие особи были выращены в условиях зараженности паразитами и/или пищевого дефицита, вызванного разными причинами. Тот факт, что раногнездящиеся генералисты и специалисты встречаются чаще в скоплениях, тогда как позднегнездящиеся генералисты – поодиночке или на периферии скоплений, можно объяснить,

предположив, что потребность в дополнительном питании и во взаимодействии (социальной стимуляции) у самок выражена в разной степени. У части самок указанные потребности синхронизируются. Такие самки сходны между собой морфологически и, вероятно, физиологически. Следовательно, формирование скоплений самок-основательниц и их гнезд может быть связано как с несинхронной строительной активностью самок-основательниц разных морфотипов, так и с разной выраженностью у них уровня потребности в дополнительном питании и социальной стимуляции, что обусловлено трофическим режимом особей в их личиночном состоянии. Эти процессы порождают масштабную инвариантность состояния.

Механизм образования макроструктур (в нашем случае, скоплений самок-основательниц и их гнезд) в неравновесной термодинамике получил название *принципа усиления флуктуации*, а система в целом, характеризующаяся возникающими структурами, рассматривается как самоорганизующаяся система [Пригожин, Стенгерс, 1986].

Открытые нелинейные системы, сформированные взаимодействием множества элементов, благодаря самоорганизации пребывают в устойчивой критической точке на границе хаоса и порядка [Bak et al., 1987; Бак, Чен, 1991; Подлазов, 2005]. Это свойство системы было названо *самоорганизованной критичностью (self-organized criticality)* и показано на модели клеточного автомата «куча песка» [Bak et al., 1987, 1988; Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et al., 1995]. Была выдвинута гипотеза, что все живые системы находятся в состоянии саморганизованной критичности [Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et al., 1995; Kauffman, 1995].

В основе целостности организма (показано на примере колониальных гидроидов из класса Hydrozoa) лежат множественность однотипных структур, параллелизм и синхронность процессов, обеспечивающих нецентрализованные формы регуляции [Марфенин, 2002]. Аналогично семьи ос, их развитие и взаимодействие с объектами питания и с энтомофагами обеспечивают целостность популяции как системы. При этом поддерживается динамическое равновесие противоположно направленных процессов: сезонного развития семей (аналог перемещения песчинок) и изменения параметров этого развития под воздействием хищников, паразитов или внутривидовой узурпации (аналог осыпания). Как и в модели «куча песка», отбраковке подвергаются самые продвинутые элементы, в данном случае – наиболее крупные семьи. В работе приводятся факты избирательного выедания хищниками, заражения паразитоидами и узурпации чужими самками крупных семей ресоциальных видов ос.

В результате среди половых особей, выращиваемых в таких семьях, увеличивается доля мигрантов (самцов и самок), что, в свою очередь, способствует поддержанию устойчивости популяции. Управляющим параметром этого перехода (аналогом наклона в модели «куча песка») могут выступать такие факторы, как плотность популяции осы и степень воздействия энтомофагов, а параметром порядка (ток песка) – трофический и вибрационный режимы развития личинок, определяющие долю мигрантов среди половых особей.

Таким образом, миграции (на уровне половых особей у ресоциальных и на уровне семьи у номосоциальных видов) выступают механизмом целостности

популяций у ос-полистин. Эволюция социального образа жизни у ос сопряжена с эволюцией их жизненных циклов, а именно с выпадением одиночной фазы и установлением миграции на уровне семьи (роение) как облигатной стратегии организации популяции. Специфические формы миграции присущи некоторым муравьям: это обмен особями между муравейниками [Семенов, Захаров, 1987], что по праву считается ключевым эволюционным достижением муравьев, ведущим к формированию постоянных надсемейных структур и целостности поселений [Захаров, 2006].

Популяции отдельных видов полистин могут быть рассмотрены как триггерные природные системы. Эти системы устойчиво сохраняют свое состояние, пока внешние или внутренние воздействия не переведут их в другое состояние, где они также устойчивы. С этой точки зрения можно объяснить возникновение внутри популяции двух группировок, привязанных к разным станциям. Примерами являются симпатрическое гнездование ос-полистов, мисхоциттарусов и некоторых ропалидий на растениях и в укрытиях; а у *Polybia rejecta* – одиночные семьи и скопления семей под защитой муравьев-ацтеков [Richards, Richards, 1951; Русина, 2009, 2010б]. Во всех случаях группировки различаются целым комплексом признаков. При этом переход из мест менее защищенных в более защищенные совершается однонаправленно и необратимо, что как раз и характерно для процессов, идущих по принципу положительной обратной связи и препятствующих восстановлению одного из двух состояний системы, если оно по какой-то причине утрачено [Арманд, 2001].

Наибольшую реализацию принцип положительной обратной связи находит в макроэволюционных процессах. Сопряженная эволюция видов, сообществ и отдельных признаков происходит на основе принципа положительной обратной связи [Гиляров, 1966, 1975, 1976; Ghilarov, 1969]. Этот процесс позднее был назван автокаталитической эволюцией [Wilson, 1971].

С точки зрения интенсификации функций были рассмотрены эволюция родительского поведения перепончатокрылых [Мальшев, 1966], трофобиоз муравьев с тлями [Гринфельд, 1978], эволюция терморегуляции в гнездах муравьев [Длусский, 1980] и специфика миграций у насекомых [Захаров, 2006]. В процессе коэволюции ос-полистин и энтомофагов, протекающей, по-видимому, также по пути положительной обратной связи, роение как адаптивный признак проходит последовательные этапы закрепления и развития: от факультативного проявления у ресоциальных видов к облигатному у номосоциальных.

Рассмотренные модели и гипотезы целостности применимы к популяциям ос-полистин и помогают сконцентрировать внимание на тех особенностях функционирования популяции, которые ускользают в привычных аналогиях с организмом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Две группы видов ос-полистин используют дискретные социальные стратегии, каждая из которых имеет определенный набор стабильных взаимосвязанных признаков и хорошо обособлена от другой по уровню сложности. Прогрессивная эволюция Polistinae сопровождалась появлением некоторых морфо-

функциональных признаков, которые отражают степень интеграции структуры и функции. Это повышение у номосоциальных видов суточной яйцевой продукции, увеличение размеров, продолжительности жизни семьи, сопряженное возникновение специализации рабочих, появление различных форм полиэтизма и сложных систем коммуникации, связующими звеньями для которых служат социальные и стигмергические стимулы. Усиление плодовитости сопровождалось интенсивным видообразованием.

Параметр плодовитости включен и в механизмы ограниченного или частичного прогресса организации популяционных систем ресоциальных видов. В ходе эволюции ос-полистин формируются различные механизмы повышения автономии систем, при которых уменьшается зависимость от неблагоприятных внешних условий. Разнообразие форм защитного поведения отражается на родовой дифференциации номосоциальных видов, однако видовое разнообразие оказывается незначительным.

При анализе организации семей и популяций ос-полистин одним из инвариантов считается степенная зависимость, отражающая интенсивность миграционных процессов, обеспечивающих структурную целостность популяционных систем на уровне локальных поселений. Анализ инвариантов играет чрезвычайно важную эвристическую роль в познании, понимании и объяснении принципов организации семей и популяций общественных насекомых.

ВЫВОДЫ

1. Разнообразие типов пространственно-этологических структур в рамках рассматриваемой группы ос связано с: (а) характером мест гнездования; (б) влиянием абиотических (погодно-климатических) и биотических (характера растительности, энтомофагов, паразитов и плотности популяции) факторов; (в) плодовитостью самок-основательниц, сопряженной со способом основания семьи; (г) со спецификой перестройки пространственно-этологической структуры, связанной с миграционными процессами на уровне особи и на уровне семьи.

2. Популяции ос-полистин представляют собой иерархические системы двух типов: корпускулярные системы с жесткими подсистемами у номосоциальных видов и жесткие системы с нуклеарными подсистемами у ресоциальных видов.

3. Смена фаз динамики численности популяций ресоциальных видов включает в себя изменения анатомо-морфологических, физиологических и поведенческих параметров самок-основательниц, демографических показателей и особенностей социальных отношений в их семьях; она осуществляется при участии триггер-механизмов и опережающей обратной связи.

4. Разным видам и разным фазам динамики численности популяции отдельно взятого ресоциального вида присуще специфическое соотношение носителей различных стратегий поведения: у зимовавших самок – по способу основания семьи (гаплометроз, плеометроз с частичной или полной монополизацией репродукции доминантной самкой), а у самцов – по характеру спаривания (одиночное или групповое токование, миграция).

5. У номосоциальных видов ос-полистин обнаруживается качественный скачок в организации семьи, а именно: резкое усиление плодовитости самок-

основательниц, более широкое выполнение командных задач, усиление специализации рабочих особей и появление сложных систем коммуникации.

6. Способ закладки семьи (одиночный и роевой) у ос сопряжен с особенностями защиты от хищников и паразитоидов, затрагивающими структуру гнезда и поведение.

7. Отдельные виды энтомофагов проявляют функциональную реакцию, выбирая в поселении ресоциальных видов ос наиболее крупные семьи. Паразитоиды оказывают регулирующее воздействие при раннем (до выхода рабочих) проникновении в гнезда и заражении расплода, из которого должны развиваться рабочие 1-й когорты.

8. Самоорганизация популяции в критическое состояние (механизм возникновения целостности) основывается на воздействии различных биотических факторов на быстроразвивающиеся семьи и переводе их за счет изменения трофического режима на выращивание потомства с иными репродуктивными стратегиями. Рассмотрение взаимодействующих популяций ос и их энтомофагов в рамках теории аутопоэзиса позволяет представить эту систему как динамическую структуру-процесс.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

Бондарь, С. С. *Myrmica bergi* (Hymenoptera, Formicidae) в Черноморском заповеднике / С. С. Бондарь, **Л. Ю. Русина** // Успехи соврем. биол. – 2003. – Т. 123, вып. 3. – С. 243–248.

Русина, Л. Ю. Сезонная динамика фенотипической структуры популяций бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / **Л. Ю. Русина**, А. В. Гилёв, О. В. Скороход, Л. А. Фирман // Энтотомол. обзор. – 2006. – Т. 85, вып. 1. – С. 39–48.

Русина, Л. Ю. Связь окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднепровье / **Л. Ю. Русина**, А. В. Гилёв, О. В. Скороход, Н. Б. Филимонова, Л. А. Фирман // Успехи соврем. биол. – 2007а. – Т. 127, вып. 2. – С. 157–165.

Русина, Л. Ю. Способы основания семьи самками различных морфотипов у бумажных ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistes) / **Л. Ю. Русина**, И. Ю. Русин, Х. К. Старр, А. В. Фатерыга, Л. А. Фирман // Энтотомол. обзор. – 2007 б. – Т. 86, вып. 4. – С. 750–772.

Gumovsky, A. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae) / A. Gumovsky, **L. Rusina**, L. Firman // Entomol. Sci. – 2007. – Vol. 10. – P. 21–34.

Русина, Л. Ю. Реакция паразитоидов бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) на распределение хозяина / **Л. Ю. Русина** // Энтотомол. обзор. – 2008. – Т. 87, вып. 3. – С. 514–536.

Фирман, Л. А. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / Л. А. Фирман, **Л. Ю. Русина** // Энтотомол. обзор. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 292–306.

Русина, Л. Ю. Репродуктивные стратегии самцов ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Нижнем Приднепровье / **Л. Ю. Русина**, Л. А. Фирман, Е. А. Привалова // Энтотомол. обзор. – 2009. – Т. 88, вып. 3. – С. 500–511.

Русина, Л. Ю. Самоорганизация популяций у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / **Л. Ю. Русина** // Энтотомол. обзор. – 2010а. – Т. 89, вып. 2. – С. 295–319.

Русина, Л. Ю. Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae) / **Л. Ю. Русина** // Зоол. журн. – 2010б. – Т. 89, вып. 12. – С. 1520–1530.

Русина, Л. Ю. Пространственно-временные аспекты взаимоотношений паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) с ресоциальной осой-хозяином *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / **Л. Ю. Русина** // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2011а. – Т. 315, вып. 1. – С. 53–62.

Русина, Л. Ю. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) / **Л. Ю. Русина**, Е. С. Орлова // Энтотомол. обзор. – 2011. – Т. 90, вып. 2. – С. 241–248.

Русина, Л. Ю. Дискриминационная способность паразитоидов *Elasmus schmitti* (Hymenoptera, Eulophidae) и *Latibulus argiolus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) из семей ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) / **Л. Ю. Русина** // Зоол. журн. – 2011б. – Т. 90, вып. 10. – С. 1197–1203.

Русина, Л. Ю. К вопросу о манипулировании строительным грузом и специализации рабочих у ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / **Л. Ю. Русина**, Л. А. Фирман, И. Ю. Русин, Х. К. Старр // Энтومол. обозр. – 2011. – Т. 90, вып. 3. – С. 514–523.

Русина, Л. Ю. Продуктивность семей осы *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) в разных частях ареала / **Л. Ю. Русина** // Кавказск. энтومол. бюлл. – 2011в. – Т. 7, вып. 1. – С. 95–100.

Русина, Л. Ю. Роль паразитоидов в регуляции численности популяции ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) / **Л. Ю. Русина** // Энтومол. обозр. – 2012. – Т. 91, вып. 4. – С. 691–703.

Фирман, Л. А. Продолжительность онтогенеза самцов в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) на юге Украины / Л. А. Фирман, **Л. Ю. Русина** // Энтومол. обозр. – 2013. – Т. 89, вып. 2. – С. 486–492.

Монографии

Русина, Л. Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья / **Л. Ю. Русина** // Херсон: Изд-во ХГУ, 2006. – 200 с.

Русина, Л. Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) / **Л. Ю. Русина** // Труды Русск. энтومол. общ-ва. – 2009. – Т. 79. – С. –Петербург. – 217 с.

Статьи, опубликованные в других изданиях

Rusina, L. Yu. The impact of birds and grasshopper *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae) on *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and *P. gallicus* paper-wasp populations in the Black Sea Reserve / **Л. Ю. Русина** // Вестн. зоол. – 2003. – Т. 37, вып. 3. – С. 96.

Русина, Л. Ю. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике / **Л. Ю. Русина**, О. В. Скороход, А. В. Гилёв // Труды Русск. энтومол. общ-ва. – 2004. – Т. 75, вып. 1. – С. 270–277.

Русина, Л. Ю. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 1. *Polistes dominulus* (Christ) / **Л. Ю. Русина**, Л. А. Фирман, О. В. Скороход, А. В. Гилёв // Изв. Харьков. энтومол. общ-ва. – 2004 (2005). – Т. 12, вып. 1–2. – С. 195–207.

Русина, Л. Ю. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. 2. *Polistes gallicus* (L.) / **Л. Ю. Русина**, Л. А. Фирман, О. В. Скороход, А. В. Гилёв // Изв. Харьков. энтومол. общ-ва. – 2005 (2006). – Т. 13, вып. 1–2. – С. 97–103.

Фирман, Л. А. Продуктивность семей ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике / Л. А. Фирман, Л. Ю. Русина // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2005. – Т. 6. – С. 206–210.

Rusina, L. Yu. The workers' mating and female-producing eggs in the orphaned colonies of the *Polistes dominulus* paper-wasps (Hymenoptera, Vespidae) in the Black Sea Reserve / L. Yu. Rusina, O. V. Skorokhod // Вестн. зоол. – 2005. – Т. 39, вып.1. – С. 70.

Русина, Л. Ю. Географическая и хронографическая изменчивость окраски в популяции *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, О. В. Скороход, А. В. Гилёв // Кавказск. энтомол. бюлл. – 2005б. – Т. 1, вып. 2. – С. 85–94.

Русина, Л. Ю. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 3. *Polistes nimphus* (Christ) / Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, О. В. Скороход, А. В. Гилёв // Изв. Харьков. энтомол. общ-ва. – 2006а (2007). – Т. 14, вып. 1–2. – С. 110–115.

Русина, Л. Ю. Особенности чувствительного периода для запоминания запаха гнезда у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) / Л. Ю. Русина, И. Ю. Русин, Е. В. Савенко // Исследования по перепончатокрылым насекомым. – 2007. – Москва: КМК. – С. 246–255.

Пеканова, И. А. Изменчивость окраски ос *Polistes nimphus* (Christ) и *P. biglumis* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) в Зауралье / И. А. Пеканова, Л. Ю. Русина, П. В. Рудоискатель, А. В. Гилев // Исследования по перепончатокрылым насекомым. – 2007. – Москва: КМК. – С. 38–49.

Русина, Л. Ю. Фенотипическая структура поселений осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Луганском природном заповеднике / Л. Ю. Русина, М. П. Богуцкий, А. В. Гилев, Е. С. Орлова // Изв. Харьк. энтомол. общ-ва. – 2007. – Т. 15, вып. 1–2. – С. 121–130.

Русина, Л. Осы-полисты в окрестностях г. Луганска / Л. Русина, А. Шиян-Глотова // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2007. – Т. 9. – С. 154–164.

Русина, Л. Ю. Изменчивость окраски осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине и южном Зауралье России / Л. Ю. Русина, А. В. Гилев, Л. А. Фирман, С. В. Глотов, А. В. Говорун, И. А. Пеканова, И. Ю. Русин, С. А. Черствый, А. В. Фатерыга // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2008. – Т. 10. – С. 158–173.

Русина, Л. Ю. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. А. Привалова // Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки. Серія Біологічні науки. – 2008. – Т. 15. – С. 95–100.

Русина, Л. Ю. Осы-полисты Луганского природного заповедника / Л. Ю. Русина, М. П. Богуцкий // Рослинний і тваринний світ та його охорона. Наукові праці Луганського природного заповідника. Випуск 1 (присвячений 40-річному ювілею Луганського природного заповідника). – Луганськ. – 2009. – С. 164–177.

Русина, Л. Ю. Агрессивность самок-основательниц *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae), гнездящихся в Черноморском биосферном заповеднике /

Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова, М. П. Богуцкий // Научные ведомости Белгородского государственного университета. – 2009. – Т. 3, вып. 58. – Серия Естественные науки. 8. – С. 68–74.

Русина, Л. Ю. Связь фенотипической изменчивости самок-основательниц *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) со способом основания семьи / Л. Ю. Русина, А. В. Лопатин // Науковий вісник Чернівецького університету: збірник наукових праць. – 2009. – Вип. 455: Біологія. – С. 68–73.

Русина, Л. Ю. Динамика фенооблика популяції *Polistes domimulus* в Чорноморському біосферному заповіднику / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2009. – Т. 17, вип. 1. – С. 205–211.

Русина, Л. Ю. Фенотипическая структура популяции осы *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на территории урочища «Вакаловщина» Сумской обл. / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова, А. В. Говорун // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2010. – Т. 14. – С. 151–161.

Русина, Л. Ю. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) с режимом их питания в личиночном состоянии / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова // Труды Русск. энтомол. общ-ва. – 2010. – Т. 80, вып. 4. – С.-Петербург. – С. 165–171.

Rusina, L. Y. Dynamic stability of phenotypic variability in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) / L. Y. Rusina, A. V. Gilyov, L. A. Firman, I. A. Pekanova, E. S. Orlova // Russian Entomol. J. – 2011. – Vol. 20, № 3. – P. 321–326.

Орлова, Е. С. Встречаемость клеща *Sphexicozella connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на юге Украины / Е. С. Орлова, Л. А. Фирман, Л. Ю. Русина // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2011. – Вип. 16. – С. 101–111.

Фирман, Л. А. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. А. Фирман, В. Ю. Рукаевич, Л. Ю. Русина // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. – 2011. – Вип. 15. – С. 155–163.

Фирман, Л. А. Фенотипическое разнообразие самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. А. Фирман, Л. Ю. Русина // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2011. – Вип. 16. – С. 152–162.

Русина, Л. Ю. Связь репродуктивных стратегий самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) с клещевой инвазией *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в Чорноморському біосферному заповіднику / Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2013. – Т. 18. – С. 135–146.

Работы, опубликованные в материалах конференций

Rusina, L. Intercolony relationships after workers' emergence in *Polistes* wasps of South Ukraine / L. Rusina // Proceedings of the 2001 Berlin Meeting of the European Section of IUSSI. Berlin. – 2001. – P. 59.

Русина, Л. Ю. Поведение самок-основательниц ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) из гаплотричных семей в Херсонской области Украины /

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман // XII съезд Русского энтомологического общества Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002. – Санкт-Петербург, 2002. – С. 304–305.

Rusina, L. Social structure of the pleometrotic *Polistes* colonies in the south of Ukraine / **Л. Ю. Русина** // VI з'їзд Українського ентомологічного товариства, Біла Церква, 8–11 вересня 2003. – Ніжин, 2003. – С. 108.

Rusina, L. Colony productivity in *Polistes* wasps in Kherson region, southern Ukraine / **L. Rusina** // Life cycles in social insects: behavioural, ecological and evolutionary approach. International symposium. St.Petersburg, 22–27 September 2003. – 2003. – P. 51.

Русина, Л. Ю. Гнездование неотропической осы *Metapolybia cingulata* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini) в антропогенных ландшафтах Тринидада / **Л. Ю. Русина**, Л. А. Фирман, К. К. Старр // Материалы XII Всероссийского симпозиума «Муравьи и защита леса». Новосибирск. – 2005. – С. 101–105.

Русина, Л. Ю. Вариации окраски и доминантная структура плеометротичных семей *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) / **Л. Ю. Русина**, А. В. Гилев, О. В. Скороход, Н. Б. Филимонова, Л. А. Фирман // Материалы XII Всероссийского симпозиума «Муравьи и защита леса». Новосибирск. – 2005. – С. 275.

Firman, L. Queen mating frequency and male parentage in *Polistes dominulus* (Christ) / L. Firman, **L. Rusina**, R. J. Paxton // Proceedings of the 3-rd European Congress on Social Insects (Meeting of European Sections of the IUSSI) St. Petersburg, Russia, 22–27 August 2005. – 2005. – P. 127.

Rusin, I. Foraging behaviours of three social wasps species in southern Ukraine / I. Rusin, O. Kryuchkov, **L. Rusina** // Proceedings of the 3-rd European Congress on Social Insects (Meeting of European Sections of the IUSSI) St. Petersburg, Russia, 22–27 August 2005. – 2005. – P. 103.

Русина, Л. Ю. Различия в маркировочной активности, связанные с социальным статусом особи у ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / **Л. Ю. Русина** // Программа и тезисы докладов Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Москва, 26–29 сентября 2006. Москва. – 2006. – С. 78.

Фирман, Л. А. Социогенетическая структура семьи осы-полиста после экспериментальной замены самки-основательницы / Л. А.Фирман, **Л. Ю. Русина**, Р. Д. Пакстон // Программа и тезисы докладов Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Москва. – 2006. – С. 86.

Русин, И. Изменчивость окраски и размеров самок-основательниц ос *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине / И. Русин, А. Фатерьга, С. Глотов, А. Говорун, Л. Фирман, **Л. Русина** // Тези доповідей VII З'їзду Українського Ентомологічного товариства. Ніжин. – 2007. – С. 113.

Rusina, L. Y. Effect of parasitization by *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Vespidae) on population of *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / **L. Y. Rusina** // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества, Краснодар, 9–15 сентября 2007. – Краснодар. – 2007. – С. 310.

Русина, Л. Ю. Поведенческие механизмы поддержания устойчивого окрасочного полиморфизма в популяции осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) / **Л. Ю. Русина** // IV Всероссийская конференция по

поведению животных. Москва, 29 октября – 1 ноября 2007 г. – Москва. – 2007. – С. 100.

Фирман, Л. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике / Л. Фирман, Я. Норченко, Л. Привалова, **Л. Русина** // Материалы конференции «Фальцфейнівські читання» Зб. наук. праць. Херсон. – 2007. – С. 345–347.

Русина, Л. Гнездование *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на территории биоцентра ВГУ «Веневитиново» / **Л. Русина**, А. Лопатин, М. Богуцкий, Е. Орлова // Материалы междунар. науч. конф. «Современные проблемы биоразнообразия». Воронеж. – 2009. – С. 343–350.

Лопатин, А. В. Филопатрия как один из факторов формирования агрегаций гнезд жалящих перепончатокрылых (Hymenoptera: Halictidae, Vespidae) / А. В. Лопатин, **Л. Ю. Русина** // Материалы междунар. науч. конф. «Современные проблемы биоразнообразия». Воронеж. – 2009. – С. 207–214.

Русина, Л. Ю. Влияние муравьев на характер пространственно-этологической структуры популяций ресоциальных ос-полистин / **Л. Ю. Русина** // Материалы XIII Всероссийского симпозиума «Муравьи и защита леса». Нижний Новгород, 26–30 августа 2009 г. – Нижний Новгород. – 2009. – С. 75–78.

Грабовский, В. И. Клеточные автоматы. Модели стратегий поведения / В. И. Грабовский, **Л. Ю. Русина** // Программа и тезисы докладов международной научной конференции «Современные взгляды на эволюцию органического мира». 18–20 ноября 2009 г. – Киев. – 2009. – С. 18.

Русина, Л. Ю. Механизмы целостности популяций ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae, *Polistes* Latr) / **Л. Ю. Русина** // Программа и тезисы докладов II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. СПб. – 2010. – С. 125.

Орлова, Е. С. Влияние клеща *Sphexicozela connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) на пространственно-этологическую структуру поселений осы *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Е. С. Орлова, **Л. Ю. Русина**, Н. В. Русина, А. В. Говорун // Материалы XIV съезда Русского Энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. – СПб, 2012. – С. 327.

Фирман, Л. Фенотипическая изменчивость самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в связи с фазой динамики численности популяции / Л. Фирман, Е. Орлова, **Л. Русина** // Материалы XIV съезда Русского Энтомологического общества. Россия, Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г. – СПб, 2012. – С. 442.

Русина, Л. Ю. Организация популяций ос Polistinae / **Л. Ю. Русина** // Материалы XIV Всероссийского симпозиума «Муравьи и защита леса». Москва, 19–23 августа 2013 г. – Москва. – 2013. – С. 21–26.