

Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки
Зоологический институт Российской академии наук

На правах рукописи

**Русина
Лидия Юрьевна**

**Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин
(Hymenoptera, Vespidae: Polistinae)**

03.02.05 – энтомология

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	8
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	18
1.1 <i>Осы-полистины как объект исследования. Обзор литературы</i>	18
1.1.1 <i>Жизненный цикл и способы основания семьи</i>	19
1.1.2 <i>Типы гнезд</i>	22
1.1.3 <i>Питание</i>	24
1.1.4 <i>Размеры семьи</i>	26
1.1.5 <i>Кастовая дифференциация</i>	27
1.1.6 <i>Репродуктивная конкуренция</i>	31
1.1.7 <i>Управление семьей</i>	34
1.1.8 <i>Возрастной полиэтизм и организация труда</i>	35
1.1.9 <i>Коммуникация</i>	38
1.1.10 <i>Структура популяций</i>	42
1.1.10.1 <i>Ресоциальные виды</i>	43
1.1.10.2 <i>Номосоциальные виды</i>	49
1.1.11 <i>Соотношение полов</i>	50
1.2 <i>Материал и методы исследования</i>	53
ГЛАВА 2 СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН	64
2.1 <i>Иерархический принцип организации популяции ос-полистин</i>	66
2.1.1 <i>Пространственно-временная иерархия</i>	66
2.1.2 <i>Информационная иерархия</i>	71
2.2 <i>Гнездостроительное поведение у ос-полистин</i>	76
2.2.1 <i>Ресоциальные виды ос-полистин</i>	76
2.2.1.1 <i>Манипулирование строительным материалом</i>	76
2.2.1.2 <i>Влияние плотности гнездования на специализацию рабочих</i>	79

2.2.2 Номосоциальные виды ос-полистин	81
2.3 Динамика численности ос-полистов	91
2.4 Межпопуляционные различия по ареалу ресоциального вида в размерах гнезд и семей.....	103
Выводы из главы 2.....	107
ГЛАВА 3 ВЛИЯНИЕ ЭНТОМОФАГОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН.....	109
3.1 Влияние паразитоидов на пространственно-этологическую и демографическую структуру популяции ос-полистов.....	114
3.1.1 Пространственная организация взаимодействующих популяций паразитоидов и <i>Polistes dominula</i> в разных типах местообитаний хозяина	115
3.1.2 Выбор крупных семей. Функциональная и численная реакции паразитоидов.....	120
3.1.3 Влияние сроков заражения на численность населения семьи <i>Polistes dominula</i>	127
3.1.4 Фенология гнездования на растениях и заражения семей паразитоидами	129
3.1.5 Многолетняя динамика характера зараженности и размеров семей на растениях	130
3.1.6. Размеры семей <i>Polistes dominula</i> в разных типах местообитаний, оцененные в процессе анализа числа окуклившихся личинок.....	133
3.1.7 Функциональная и численная реакция <i>Latibulus argiolus</i> 1-й генерации на распределение семей <i>Polistes gallicus</i> и <i>P. nigriventris</i>	137
3.1.8 Влияние численной реакции паразитоидов на размеры семей в конце жизненного цикла осы-хозяина.....	147
3.1.9 Влияние специфики мест обитания хозяина и временных параметров заражения на размеры семьи	148
3.1.10 Влияние выбора вида хозяина на характер зараженности	150
3.1.11 Межвидовая конкуренция паразитоидов	151

3.1.12 Роль паразитоидов в регуляции численности популяции ос-полистов.....	158
3.2 Динамический подход при анализе взаимоотношений паразитоид-хозяин.....	164
3.3 Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев и ос-полистин.....	172
3.3.1 «Инкарнированное» взаимодействие	172
3.3.2 Ситуационное взаимодействие	177
3.3.3 Энактивированное взаимодействие.....	182
Выводы из главы 3.....	190
ГЛАВА 4 АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОС-ПОЛИСТОВ И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В РЕШЕНИИ ЗАДАЧ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ.....	
4.1 Меланиновые рисунки у ос-полистов	195
4.1.1 Особенности меланинового рисунка у самок ос-полистов	196
4.1.2 Особенности вариантов меланинового рисунка самцов	202
4.2 Динамика фенотипической структуры популяции	207
4.2.1 Сезонная динамика фенотипической изменчивости самок <i>Polistes dominula</i>	207
4.2.2 Хронографическая изменчивость <i>Polistes dominula</i> в Черноморском биосферном заповеднике	212
4.2.3 Хронографическая изменчивость <i>Polistes gallicus</i> в Черноморском биосферном заповеднике	218
4.3 Факторы, влияющие на изменчивость меланиновых рисунков ос-полистов.....	223
4.3.1 Влияние демографических параметров семьи на характер меланиновых рисунков будущих основательниц и самцов	225
4.3.2 Связь фенотипической изменчивости будущих самок-основательниц осы <i>Polistes dominula</i> с режимом их питания на личиночной стадии	227

4.3.3 Связь фенотипической изменчивости будущих самок-основательниц ос-полистов с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом <i>Sphexicozela connivens</i>	231
4.4 Стациальная, биотопическая и географическая изменчивость популяций ос-полистов	232
4.4.1 Связь рисунка самок-основательниц <i>Polistes dominula</i> с выбором места гнездования.....	234
4.4.2 Фенотипическая структура поселений <i>Polistes gallicus</i> в Херсонской обл.....	239
4.4.3 Фенотипическая структура поселений <i>Polistes nimpha</i> в Луганском природном заповеднике	243
4.4.4 Фенотипическая структура поселений <i>Polistes nimpha</i> в разных частях ареала	251
4.4.4.1 Изменчивость рисунка самок-основательниц <i>Polistes nimpha</i>	251
4.4.4.2 Связь рисунков самок-основательниц <i>Polistes nimpha</i> с их биотопической приуроченностью	255
4.5 Эколого-географические закономерности изменчивости и полиморфизма у ос-полистов.....	257
Выводы из главы 4.....	260
ГЛАВА 5. СВЯЗЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ САМОК-ОСНОВАТЕЛЬНИЦ И САМЦОВ ОС-ПОЛИСТОВ СО СТРУКТУРОЙ ИХ ПОПУЛЯЦИЙ	263
5.1 Подходы к анализу организации поселений	263
5.2 Анализ фенотипической изменчивости самок-основательниц ос-полистов на этапе формирования поселения и выращивания первых рабочих	268
5.2.1 Формирование поселений самками-основательницами ос-полистов разных морфотипов при гнездовании на растениях	269
5.2.1.1 <i>Polistes gallicus</i> в Херсонской обл.	269

5.2.1.2 <i>Polistes nigrus</i> в Луганском природном заповеднике	271
5.2.1.3 <i>Polistes nigrus</i> в окрестностях с. Вакаловщина Сумского р-она Сумской обл.	273
5.2.1.4 <i>Polistes dominula</i> в Черноморском биосферном заповеднике Херсонской обл.	276
5.2.2 Формирование поселений самками-основательницами в укрытиях	292
5.2.2.1 <i>Polistes dominula</i> в Крыму	293
5.2.2.2 <i>Polistes nigrus</i> в Крыму и в Воронежской обл.	296
5.2.2.3 <i>Polistes lanio</i> на острове Тринидад	300
5.3 Репродуктивные тактики самцов	302
5.3.1 Прекопулятивное поведение самцов ос-полистов в Нижнем Приднепровье	305
5.3.2 Связь рисунка и размеров тела самцов с их репродуктивными тактиками	314
5.3.3 Структура скрещиваний у ос-полистов	322
5.4 Организация популяций: дифференцированный выбор среды обитания и способа функционирования	328
Выводы из главы 5	339
ГЛАВА 6 ЦЕЛОСТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ОС ПОЛИСТИН	341
6.1 Целостность популяционных систем	341
6.2 Масштабная инвариантность в популяционной организации ос-полистин	345
6.2.1 Масштабная инвариантность в пространственной структуре поселений ос-полистов	345
6.2.2 Степенные распределения в характере депигментации кутикулы самцов	351
6.2.3 Масштабная инвариантность в дальности миграций семей номосоциальных видов ос-полистин	355
6.3 Гипотеза самоорганизованной критичности	356

<i>Выводы из главы 6</i>	364
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	365
ВЫВОДЫ.....	372
ЛИТЕРАТУРА.....	374
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	428

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Осы-полистины (Polistinae) – одно из наиболее таксономически разнообразных подсемейств семейства Vespidae инфраотряда Vespomorpha подотряда Apocrita, оно включает более 950 видов из 26 родов и 4 триб [Carpenter, 1993, 2004; West-Eberhard et al., 2006; Pickett, Carpenter, 2010].

Эти социальные насекомые широко распространены на планете, заселяя практически все биотопы.

Данная группа характеризуется многообразием гнездостроительных и защитных инстинктов, структуры и организации семей и популяций. Это многообразие признаков может быть сведено к двум основным способам функционирования семьи и популяции: (1) *ресоциальность* – семья основывается одиночными самками-основательницами; существование семьи ограничено жизнью одного поколения репродуктивных особей с циклическим повторением одиночной и семейной фаз; отмечается неполное разделение двух сфер функционирования (репродуктивной и сферы обеспечения); морфологически обособленные касты отсутствуют и (2) *номосоциальность* – семья основывается роем, ее существование не ограничено сроками жизни конкретных репродуктивных особей, семья может функционировать без этапа ресоциализации; морфологически обособленные касты отмечаются у видов, для которых характерно полное разделение двух сфер функционирования [Захаров, 1991; Jeanne, 1980, 2003; Gadagkar, 1991; Noll, Wenzel, 2008; Noll, 2013].

Термины, принятые в работах на английском языке, указывают только на отдельные признаки и аспекты функционирования и потому менее удачны, чем термины ре- и номосоциальность. Так, по способу основания семьи у ос выделяют *independent-founding* / *swarm-founding* (семья основывается одиночными самками-основательницами / семья основывается роем) [Jeanne, 1980, 2003].

По способу основания семьи и наличию / отсутствию морфологически обособленных каст у муравьев и пчел выделяют *primitive eusocial* / *advanced eusocial* (примитивные эусоциальные виды / продвинутые эусоциальные виды) [Wilson, 1971; Michener, 1974]. Эти же термины были применены к осам: выделены группы *behaviorally eusocial* / *morphologically eusocial* (поведенчески эусоциальные / морфологически эусоциальные) [Cowan, 1991]. П. Кукук [Kukuk, 1994] далее разделила обе группы на *циклические* и *перманентно эусоциальные* в соответствии с тем, имеется ли в жизненном цикле семьи стадия одиночной самки-основательницы или же она отсутствует. И, наконец, в классификации А. Бурка [Bourke, 1999] различаются *simple societies* / *complex societies* (простые общины / сложные общины). Последние, в отличие от первых, имеют многолетние семьи, полиморфных рабочих, высокоразвитые системы коммуникации и более сложную структуру гнезд. Р. Джинн [Jeanne, 2003] соотнес классификацию А. Бурка со своей, определив ос-полистин, основывающих семьи одиночными самками-основательницами, как имеющих простые общины с централизованным управлением семьи и *vice versa*. Однако даже у ресоциальных ос-полистов на разных фазах динамики их численности меняется соотношение форм регуляции жизнедеятельности семьи (централизованное со стороны самки-основательницы и нецентрализованное со стороны рабочих) [Русина, 2010а].

Ре- и номосоциальные виды имеют определенный набор стабильных взаимосвязанных признаков организации, функционирования, развития семей и хорошо отличаются друг от друга по уровню сложности указанных признаков. Биосистемы такого уровня сложности описываются в русле синергетики – подхода, который рассматривает самоорганизацию и саморегулирование, устойчивость систем, динамику их разнообразия, периодичность кризисов и адаптационные механизмы [Малиновский, 1960, 1968, 1970, 2000; Шмальгаузен, 1968; Сетров, 1971, 1975; Анохин, 1978; Хакен, 1980, 2003; Пригожин, 1985, Пригожин, Стенгерс, 1986; Лежачев,

1986; Арманд, 1988; Арманд, Ведюшкин, 1989; Экосистемы в критических состояниях..., 1989; Князева, Курдюмов, 1994, 2005, 2006; Тахтаджян, 1998, 2007; Анатомия..., 1999; Camazine et al., 2001; Баранцев, 2003; Редько, 2005; Попов, 2005, 2007].

Согласно представлениям Г. Хакена [Хакен, 1980, 2003; Князева, 2000], самоорганизующиеся системы состоят из нескольких или многих, одинаковых или разнородных частей, которые находятся во взаимодействии друг с другом (1); являются нелинейными и открытыми (далекими от теплового равновесия) (2); подвержены внутренним и внешним колебаниям (3); могут стать нестабильными; в них происходят качественные изменения (4); обнаруживаются эмерджентные (новые) качества; возникают новые пространственные, временные, пространственно-временные или функциональные структуры (5); структуры могут быть упорядоченными или хаотическими (6); при их описании во многих случаях возможна математизация (7).

В соответствии с синергетической парадигмой развитие системы понимается как чередование длительных периодов ее стабильного состояния и коротких периодов хаотического поведения («точек бифуркации»). Выбор следующего устойчивого состояния («аттрактора») определяется, как правило, флуктуациями в точке бифуркации [Капица и др., 2001].

Структура и характер изменений системы определяются закономерностями, позволяющими выделять набор возможных состояний и путей перехода к ним. Таким образом, анализ биосистем с синергетических позиций и, в частности, выявление точек бифуркаций, в которых начинается изменение, и аттракторов, где оно заканчивается, позволяет более полно познавать объект, включая его описание, объяснение принципов функционирования, прогноз и управление [Арманд, 2001].

Другим важным аспектом синергетического подхода является рассмотрение систем с точки зрения их целостности. Процессы, обеспечивающие целостность в надорганизменных системах, остаются

изученными недостаточно. В отличие от широко известной модели суперорганизма, уже неоднократно подвергавшейся критике за редуционизм [Ломницкий, 1979; Гиляров, 1988; Захаров, 2005б], в рамках гипотез самоорганизованной критичности, автопоэзиса и бутстрапа были разработаны модели и механизмы 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; Лапкин, Извеков, 1995; Sornette, 1998; Тахтаджян, 1998, 2007; Белоусов, 2001; Левченко, 2004, 2012; Camazine et al., 2001; Казанский, 2003; Newman, 2011 и др.]. Многие типы живых систем (от организма до биосферы) проявляют связанность, когда “все содержится во всем”, автономию и автопоэзис, что в «Тектологии» А. А. Богдановым [переиздано в 1989 г.] определено как самопродуцирующаяся организация.

Функционирование таких самоорганизующихся и саморегулируемых биосистем, в том числе популяций социальных насекомых, требует достаточно тонкого взаимодействия положительных и отрицательных обратных связей, а случайности и закономерности при этом сочетаются подчас сложным образом [Schaffer, 1985; Camazine et al., 2001].

Под сложной биологической системой обычно понимают систему, включающую в себя два и более уровня [Maynard Smith, Szathmary, 1995]. При этом, если (в случае социальных насекомых) взаимодействия между элементами низшего уровня создают структуру высшего уровня исключительно на основе многочисленных контактов между членами семьи, каждый из которых действует по простым правилам и полагается только на информацию локального характера, то речь идет о самоорганизующемся процессе [Camazine et al., 2001; Николис, Пригожин, 1990].

У социальных насекомых, в том числе у ос-полистин, самоорганизация проявляет себя в сложных явлениях 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.

Практическая важность разрабатываемой темы обусловлена важной биоценотической ролью этих ос 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 ряда ресоциальных и номосоциальных видов полистин достаточно изучены, немного было 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, 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 популяции 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 принципа опережающей обратной связи при смене фаз динамики численности популяций ресоциальных видов ос-полистов.

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

Впервые показано, что регуляция численности популяции осы-хозяина происходит вследствие изменения сроков начала гнездования хозяина, вызванного спецификой погодных условий в период основания семьи и численной реакции, которая прослеживается в тех местах, где складываются благоприятные условия для выживания 2-й генерации паразитоида как в семьях хозяина, так и в местах их зимовки.

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

Впервые показано динамическое равновесие 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 многолетнее исследование 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, регулируемыми 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 автопоэзиса, самоорганизованной критичности и модели конкурентного роста при описании целостности популяции ос-полистин.

Теоретическое значение и практическая ценность работы.

Выявленные в ходе работы принципы организации популяций ос-полистин, вероятно, в той или иной мере присущи и другим животным, что открывает новые перспективы их исследования. Разработанные в диссертации подходы к анализу 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 биометодике. 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, статистической обработки, визуализации и интерпретации информации, моделирования.

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 хищников 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 использованием гипотез самоорганизованной критичности, автопоэзиса, а также 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 в 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 и лабораторных наблюдений и экспериментов, участие в их проведении; статистическая обработка результатов многолетних популяционных и лабораторных исследований; формулирование всех выводов; написание монографий, статей и диссертационной работы.

Благодарности. Огромную признательность выражаю моим коллегам и моей семье за постоянную помощь и поддержку в проведении исследований: Л. А. Фирман, А. В. Гилеву, А. В. Лопатину, Х. К. Старру (С. С. Starr),

Р. Гадагкару (R. Gadagkar), Р. Пакстону (R. Paxton), А. В. Гумовскому, А. В. Фатерыге, М. А. Гхазали, С. В. Глотову, А. В. Говоруну, Л. Н. Хлус, И. Ю. и М. Ю. Русиним; студентам и аспирантам Херсонского государственного университета: Е. С. Орловой, Е. А. Приваловой, М. П. Богуцкому, О. В. Скороход, а также сотрудникам Черноморского биосферного, Карадагского и Луганского природных заповедников: З. В. Селюниной, Т. В. Сове, И. Л. Потапенко, Л. И. Бахтияровой, Н. В. Савенко, П. И. и Л. С. Сидоренко, А. В. Шиян-Глотовой. 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. Ю. А. Песенко, проф., д.б.н. Г. С. Медведевым, 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, к.б.н. В. И. Грабовским, к.б.н. Е. О. Козинец, д.б.н. С. Ю. Синевым, д.б.н. Б. А. Коротяевым, д.б.н. В. А. Кривохатским, к.ф.-м.н. А. В. Подлазовым, д-ром М. Дж. Вест-Эберхард (M. J. West-Eberhard), проф. Р. Джинном (R. Jeanne), проф. Дж. Страссман (J. Strassmann) и д-ром С. Макино (S. Makino). Выражаю всем указанным лицам искреннюю благодарность.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1 Осы-полистины как объект исследования. Обзор литературы

Осы-полистины (Polistinae – 4 трибы, 26 родов, более 950 видов) одно из самых таксономически разнообразных подсемейств семейства Vespidae инфраотряда Vespomorpha подотряда Apocrita [Carpenter, 1993, 2004; West-Eberhard et al., 2006; Pickett, Carpenter, 2010]. Триба Ropalidiini включает в себя 4 рода (около 280 ре- и номосоциальных видов), распространенных в Африке, Юго-Восточной Азии и Австралии [Richards, 1982; Carpenter, 1993; Kojima, 1999a, b; Nguyen Lien et al., 2006].

Триба Polistini включает один космополитный род *Polistes* (более 210 ресоциальных видов) [Carpenter, 1996; Pickett, Wenzel, 2004; Pickett et al., 2006].

Триба Mischocyttarini включает в себя самый обширный по числу видов среди всех социальных веспид род *Mischocyttarus*, около 250 ресоциальных видов, населяющих Южную Америку, четыре вида проникают также на юг США: во Флориду, Нью-Мексико, Аризону [Carpenter, 1991; Wenzel, Carpenter, 1994; Carpenter, 1999a; Arévalo et al., 2004].

Триба Eriponini включает в себя 20 родов и более 270 номосоциальных видов, подавляющее большинство которых обитает в Южной Америке, некоторые виды достигают юга США [Carpenter, 1991; Carpenter et al., 2000].

Следует отметить, что характеристики этапных преобразований и эволюции социального образа жизни (социальной сложности) у насекомых в значительной мере были разработаны на муравьях [Wilson, 1971, 1975; Длусский, 1981; Захаров, 1991; Bourke, 1999]. Признаки, которые у муравьев отождествляются с социальной сложностью и прогрессом, у ос выражены гораздо слабее. Так, у ос-полистин отсутствует полиморфизм рабочих, а степень морфологической дифференциации каст слабо скоррелирована с размерами семьи [Jeanne, 2003].

Большие сложные общины неоднократно возникали у эусоциальных перепончатокрылых из малых и простых. Это событие, по-видимому, было тесно связано с переходом от отбора на индивидуальном уровне к отбору, действующему преимущественно на уровне семьи [Длусский, 1984; Jeanne, 2003]. По этой причине возникновение номосоциальности рассматривают как более значимое эволюционное событие, чем сам переход от одиночного к общественному образу жизни [Захаров, 2005а].

Целесообразно рассмотреть ряд признаков, по которым отмечаются различия между ре- и номосоциальными видами ос-полистин.

1.1.1. Жизненный цикл и способы основания семьи

Общие черты жизненного цикла (ЖЦ) ресоциальных видов умеренных широт таковы. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной строят гнездо в одиночку (гаплометроз) или группой (плеометроз) и выращивают первое поколение рабочих особей, которые появляются в начале лета. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание репродуктивных особей происходят в конце лета и осенью. Зимуют только будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают. Виды умеренных широт отличаются от тропических наличием сезонности развития семей и связанными с этим специальными адаптациями: наличием зимовки и формированием механизмов, подготавливающих самок к началу гнездования. У отдельных тропических видов спаривание самцов и самок происходит после основания нового гнезда. Пребывание самок умеренных широт в зимней диапаузе синхронизирует начало развития семей; в тропиках же могут одновременно встречаться семьи ос, находящиеся на разных стадиях развития [Jeanne, 1972; Gadagkar, 1991, 2001; Gadagkar, Joshi, 1984; Giannotti, Mansur, 1993; Giannotti, 1994, 1997, 1998; Tannure-Nascimento et al., 2005; Русина и др., 2007в; Oliveira et al., 2010; Torres et al., 2011]. У большинства ресоциальных видов отмечают оба способа закладки гнезда

[Nonacs, 1988; Reeve, 1991; Itô, 1993; Гречка, Русина, 1993; Русина, 2006а; Miyano et al., 2010], при этом в защищенных от хищников местообитаниях плеометроз встречаемость чаще, чем при открытом гнездовании. Однако известны облигатно гаплометротичные виды: многие японские *Polistes* и палеарктический *P. gallicus* (L.) [Yamane, 1973; Hoshikawa, 1979; Kasuya, 1981; Makino, Aoki, 1982; Reeve, 1991; Русина, Гречка, 1993; Русина, 2006а]. Одним из преимуществ основания гнезд группой самок считается бóльшая выживаемость семей, особенно в период до выхода рабочих [Gamboa, 1978; Strassmann, 1983; Strassmann, Queller, 1989; Spradbery, 1991; Itô, 1993; Русина, 2006а; Oliveira et al., 2010 и др.]. Гибель гапло- и плеометротичных семей после выхода рабочих снижается. После разрушения или повреждения первичного гнезда основывается новое гнездо; до выхода рабочих – самками-основательницами, а после выхода рабочих – самками совместно с рабочими или только рабочими [Makino, 1989b,c]. При экспериментальном удалении первичного гнезда осы демонстрируют определенное стереотипное поведение [Русина, 2006а]. После первичной реакции, связанной с поиском прежнего гнезда, осы формируют временные скопления (ВС), затем самка-основательница и разведчицы (рабочие старших рангов) находят новое место, где начинают строительство, и, наконец, происходит перемещение всей семьи. В период между утратой старого гнезда и закладкой нового частота социальных контактов ос очень высока. Осы контактируют на местах ВС, при встречах в ходе поиска и на уже выбранном новом месте. Таким образом, у ресоциальных видов присутствуют оба компонента роевого поведения: миграция и передача информации о направлении движения. В отличие от настоящего роения, перемещение ос слабо координировано, а расстояние миграции невелико, хотя и достаточно для того, чтобы семья переместилась в другое, более безопасное место.

У номосоциальных видов основание нового гнезда осуществляется исключительно роем [West-Eberhard, 1982; Jeanne, 1991a; 2003]. В зависимости от причин, вызывающих роение, выделяют разные его типы.

Почкование (репродуктивное роение – reproductive swarming) наблюдается при достижении номосоциальной семьей определенного размера и появлении в ней когорты молодых самок с развивающимися яичниками. Эти самки вместе с частью рабочих (и самцов) покидают материнское гнездо, в котором остается самка (самки) с рабочими. При фрагментации семья делится на две (и более) части, причем в некоторых случаях все взрослые особи могут покинуть материнское гнездо [Forsyth, 1981; West-Eberhard, 1982].

Эмиграционное роение (emigration swarming) заключается в регулярных сезонных перезакладках гнезд с перемещением семьи в разные местообитания. Эта форма организации популяций, отмечаемая у некоторых видов, наблюдается лишь в отдельных частях их ареала [West-Eberhard, 1982].

Стрессовое роение (absconding swarming) запускается неблагоприятными внешними факторами (например, хищниками) [Sonnentag, Jeanne, 2009]. В таком случае семья переселяется на новое место, достаточно удаленное от старого. Фрагментации обычно не происходит. При миграции самцы могут покидать рой [Bouwma, Jeanne, 2000]. Если действие фактора, вызывающего переселение, растянуто во времени (например, повышение температуры), то семья ожидает выхода последней когорты рабочих и только после этого переселяется. Таким образом, для этой группы ос характерно отсутствие ресоциальной / семисоциальной фазы, т.к. этап основания нового гнезда социализирован [Richards, 1971].

Другой особенностью основания нового гнезда номосоциальными полистинами является скоординированность и синхронность переселения роя, что достигается при помощи следового феромона, выделяемого разнообразными железами, в основном железой Ричардса [Jeanne, 1975b, 1981a; West-Eberhard, 1982; Smith et al., 2002; Noll, 2013]. У представителей некоторых родов эпипонин отсутствует железа Ричардса [Mateus, 2011], а у других – и железа Ван дер Вехта [Smith et al., 2002]. При миграции отдельные виды, перемещаясь по следу, маркируют субстрат выделениями стернальных желез [Mateus, 2011].

Палеотропические *Polybioides*, у которых отсутствуют стернальные железы,

используют в качестве следового феромона железу Дюфура (*P. tabidus* (Fabricius)) или ядовитую железу (*P. raphigastra* Vecht) [Francescato et al., 1993, 1994]. Помимо этого выбор места гнездования и строительство нового гнезда у номосоциальных ос-полистин, в отличие от ресоциальных, осуществляется не самками-основательницами, а рабочими особями. Самки-основательницы роевых ос-полистин ожидают окончания строительства нужного количества ячеек в гнезде и только после этого приступают к яйцекладке [Forsyth, 1981; West-Eberhard, 1982]. Семьи номосоциальных полистин многолетние: например, у *Polybia scutellaris* (White) они могут существовать до 30 лет, тогда как ЖЦ ресоциальных ос ограничен несколькими месяцами (за исключением некоторых видов; так, у *Polistes lanio lanio* (F.) он продолжается чуть больше года) [Giannotti, Machado, 1994].

1.1.2 Типы гнезд

Полистины строят самые разнообразные гнезда, от очень примитивных ячеек, не собранных в сот (у *Ropalidia revolutionalis* (de Saussure) в Австралии), или небольших открытых сотов (большинство азиатских видов) до сложных многоярусных укрытых построек, достигающих иногда значительной величины (например, у *Ropalidia montana* Carl по [Wenzel, 1991]).

При классификации типов гнезд учитывают наличие защитной оболочки сота (гимнодомные, т.е. не имеющие наружной оболочки, и калиптодомные, такую оболочку имеющие), а также способ прикрепления сотов к субстрату. По последнему признаку выделяют гнезда стелоцитарные, фрагмоцитарные и астелоцитарные. Стелоцитарные гнезда, характерные, главным образом, для ресоциальных полистин и веспин, состоят из одного или нескольких располагающихся друг над другом сотов, первый из которых соединен с субстратом, а остальные скреплены между собой стебельками. Могут иметь оболочку.

Фрагмоцитарные гнезда *Polybia*, *Brachygastra*, *Charterginus*, *Chartergus*,

Epipona, *Protonectarina* отличаются тем, что соты в них прикреплены к оболочке по всему краю и перегородивают поперек внутреннюю полость гнезда, либо же соты внутри оболочки прикреплены стебельками к субстрату, как у *Agelaia*, *Parachartergus*, *Angiopolybia*, *Chartergellus* и т.д. Для астелоцитарных гнезд характерно наличие одного сота, прикрепленного ячейки непосредственно к субстрату и покрытому оболочкой. Такие гнезда встречаются у *Metapolybia*, *Asteloeca*, *Clypearia*, *Occipitalia*, *Synoeca*.

Для строительства гнезда номосоциальные полистины используют пять типов стройматериалов: длинное древесное волокно, растительные волоски, короткие соломинки, почву и неорганические включения, чистый секрет желез без растительной пульпы [Machado, 1982; Wenzel, 1991; O'Donnell, Jeanne, 2002]. Использование строительных материалов видоспецифично. Родственные роды и виды могут использовать разные материалы при сходной структуре гнезда. Например, *Parachartergus*, *Chartergellus*, *Nectarinella*, *Pseudopolybia* (члены одной трибы) строят в основном гнезда серого цвета из растительных волосков и древесных волокон, тогда как *Leipomeles* (из этой же трибы), а также родственные им *Angiopolybia*, *Agelaia*, *Apoica* строят бледно-желтые или янтарные гнезда только из волосков с обильной примесью секрета желез [Schremmer, 1972].

Появление оболочки гнезда в процессе эволюции рассматривается как ответ на хищничество муравьев [Jeanne, 1975a; Bouwma et al., 2007] и паразитоидов [Smith et al., 2001].

Гнездо ос выполняет разнообразные функции [Starr, 1991] и служит, в первую очередь, местом для выращивания рабочих и репродуктивных особей, а также для установления контактов материнского и дочернего поколений и формирования социальной структуры семьи. Гнездо является ареной агонистических взаимодействий и территориальных конфликтов с сородичами и энтомофагами. Самки и рабочие охраняют сот от вторжения чужих особей, которых распознают по запаху. Для всего населения семьи характерны определенные суточные ритмы активности. Днем между

фуражировочными вылетами и ночью осы преимущественно сидят на тыльной поверхности сота. У ряда видов полистин в гнезде осуществляется спаривание и зимовка. Покидание первичного гнезда происходит при атаке хищников, сильной зараженности паразитоидами, перед зимовкой или в случае роения [Jeanne, 1979, 1991a; Litte, 1981; Русина, 2006a]. Кроме того, на боковых стенках и дне ячеек хранятся запасы углеводного корма. Осиный мед у полистин умеренных широт интенсивно запасается до выхода рабочих, а также в период распада семьи осенью и используется для питания взрослого населения и личинок. В теплые осенние дни и в весенние оттепели будущие основательницы собираются в гнездах, где и потребляют эти запасы [Strassmann, 1979].

Интенсивный сбор строительного материала приурочен к начальным стадиям развития первой партии расплода, до выхода рабочих, а после их появления – к периоду роста семьи. Осы собирают древесную пульпу неподалеку от гнезда, соскребая мандибулами кусочки мертвой древесины; при этом слышен специфический звук. Вода доставляется в гнездо из ближайших природных и искусственных источников. В засуху осы летают за водой на расстояние более километра [Русина, 2006a].

1.1.3 Питание

Характер питания ос-полистин и их личинок важен для выяснения эволюции ос и перепончатокрылых в целом [Гринфельд, 1977; Hunt et al., 1982; Hunt, 1991; Dejean, Turillazzi, 1992]. Э. К. Гринфельд [1977] опытным путем доказал, что мед ос не является секретом слюнных желез. Источником углеводов в нем служат нектар цветов, падь тлей и других сосущих насекомых, сок и мякоть фруктов [Гринфельд, 1977; Русина, 2006a; Jeanne, Taylor, 2009]. По мнению Гринфельда [1977, стр. 40], “исходным режимом питания общественных ос как во взрослой, так и в личиночной фазах, очевидно, была плотоядность, которую они сохранили до наших дней”. Питание углеводами возникло позже как следствие специализации. А сбор

пади и доение тлей, по-видимому, – наиболее специализированный режим питания общественных ос. Отдельные виды полистин питаются падалью [O'Donnell, 1995 b; Hunt, 2007]. Групповая фуражировка у этой группы ос не отмечена [Jeanne et al., 1995; Jeanne, Taylor, 2009].

Самки-основательницы умеренных широт весной активно используют падь для питания и формирования запасов корма [Русина, 2006а], но при этом тлей не доят, в отличие от тропических и субтропических *Belonogaster juncea juncea* (F.), *Ropalidia guttatipennis* (de Saussure) и *Polybioides tabidus* [Dejean, Turillazzi, 1992]. Молодые рабочие уже в одно- двухдневном возрасте кормятся нектаром и собирают углеводы с цветов, а позже начинают собирать падь. Участки сбора нектара конкретного фуражира и семьи в целом варьируют по площади и зависят от расположения нектароносных растений. Отмечено значительное перекрывание участков особей из разных семей как одного, так и нескольких видов полистов, обитающих на одной территории [Русина, 2006а]. Интенсивное посещение нектароносов зарегистрировано в репродуктивный период, когда самцы и будущие основательницы активно перемещаются по участку обитания. При симпатрии у ос-полистин отмечается некоторая специализация в выборе источников углеводов. Так, *Polistes dominula* (Christ) более широко по сравнению с другими видами использует в питании нектар и сок плодов; при этом указанный вид является экологическим доминантом, отгоняя все другие виды ос от нектароносных соцветий [Русина, 2006а].

Траектории перемещений при охоте, сборе нектара, воды и древесной пульпы, а также в период спаривания и образовании зимовочных скоплений отличаются некоторой временной стабильностью [Русина, 2006а]. Маршруты насекомых из разных семей пересекаются, при этом часть территории обитания используется ими совместно. Что касается фуражировочной активности, то в тропиках у ресоциальных полистин, как и у большинства номосоциальных видов, фуражирующих в дневное время, она зависит от температуры воздуха (положительная корреляция) [Giannotti et al., 1995;

Paula et al., 2003; Elisei et al., 2005; Ribeiro et al., 2006; Rocha, Giannotti, 2007; Rocha et al., 2009]. Вместе с тем известны номосоциальные виды ос (как среди полистин, так и среди веспин), фуражирующие ночью [Schremmer, 1972; Hunt et al., 1995; Matsuura, 1999]. Эпипонина *Angiopolybia pallens* (Lepelletier) активна в период, когда снижается фуражировка дневных видов и появляются лишь первые фуражиры видов ночных [Cruz et al., 2006].

Какие особенности имеют сумеречные и ночные номосоциальные виды; почему они перешли к такому режиму активности? Известно лишь, что у *Apoica pallens* (Fabricius), по сравнению с дневными видами, как, впрочем, и у других ночных видов ос и пчел, рабдомы омматидиев шире, а светочувствительность выше (в 4 и 25 раз соответственно) [Greiner, 2006].

1.1.4 Размеры семьи

Наибольший размах вариаций в размерах семей наблюдается у номосоциальных полистин. Семьи большинства видов имеют, подобно веспинам, около 100–1000 имаго [Jeanne, 1991a]. На нижней границе размаха находятся по несколько видов из пяти родов (*Polybia*, *Clypearia*, *Parachartergus*, *Metapolybia*, *Synoeca*) с населением семей менее чем 20 особей [Jeanne, 1991a]. На верхней границе, по крайней мере, – семь видов из четырех родов (*Ropalidia*, *Brachygastera*, *Protopolybia*, *Agelaia*), семьи которых достигают численности в 10100 тысяч особей. Семья эпипонины *Agelaia vicina* (de Saussure) из Бразилии насчитывала 7 миллионов имаго [Zucchi et al., 1995], превосходя по численности семьи медоносных пчел, безжальных пчел и практически всех, за малым исключением, муравьев [Michener, 1974; Holldobler, Wilson, 1990]. У номосоциальных Ropalidiini размеры семьи не достигают таких крайних значений. Так, самые крупные семьи, более 60 тысяч имаго, обнаружены у *Ropalidia montana* [Jeanne, Hunt, 1992]; а некоторые семьи *Polybioides tabidus* и *P. raphigasler* (de Saussure) могут насчитывать свыше 3 тысяч особей [Richards, 1969].

1.1.5 Кастовая дифференциация

Как правило, у ресоциальных полистинов отсутствуют морфологические различия между самками и рабочими. Ярко выраженный кастовый диморфизм у *Ropalidia galimatia* (de Saussure) является исключением из этого правила [Wenzel, 1992].

У большинства видов самка-основательница по размерам ближе к максимуму, но не обязательно является самой крупной в семье [West-Eberhard, 1969; Röseler, 1991]. Самки в значительной мере многофункциональны: в случае утраты основательницы у рабочих развиваются яичники, происходит спаривание и начинается откладка яиц. В связи с этим традиционно считалось, что кастовая принадлежность самки детерминируется поведенчески в фазе имаго [Jeanne, 1972; Page et al., 1989; Gadagkar, 2001], хотя в последнее время появились основания для пересмотра этой точки зрения.

Вместе с тем взрослые самки различаются по физиологии [Strambi, 1995; Miyano, 1983; Shorter, Tibbetts, 2009], продолжительности преимагинального развития [Strassmann, Orgren, 1983; Solis, Strassmann, 1990; Suryanarayanan et al., 2011] и поведению [West-Eberhard, 1969; Pardi, Marino Piccioli, 1970, 1981; Markiewicz, O'Donnell, 2001; Murakami, Shima, 2006].

Для некоторых видов есть указания на наличие у каждой из самок тенденции к развитию в основательницу или в рабочую, закладываемой преимагинально под влиянием пищевых факторов [Rossi, Hunt, 1988; Hunt, 1991; O'Donnell, 1995a; 1998; Gadagkar, 2001; Hunt, Amdam, 2005; Hunt et al., 2010; Karsai, Hunt, 2002] или механического стресса, которому подвергаются личинки и куколки из-за повторяющейся вибрации гнезда [Jeanne, 2009; Jeanne, Suryanarayanan, 2011, Suryanarayanan et al., 2011]. Вибрация обусловлена специфической активностью самок-основательниц *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Ropalidia* и *Belonogaster*, включающей постукивание усиками или брюшком по поверхности гнезда, а также виляние брюшком из стороны в сторону, что описано для многих ресоциальных ос [Tindo et al., 1979;

Gamboa, Dew, 1981; Pratte, Jeanne, 1984; Brillet et al., 1999; Jeanne, 2009]. Основательницы демонстрируют такое поведение во время кормления личинок и при социальных взаимодействиях. Показано, что в семьях *Polistes fuscatus* (F.) постукивание усиками по поверхности гнезда на ранних этапах жизненного цикла, в период выращивания рабочих, наблюдается чаще, а в период развития репродуктивного поколения – реже [Suryanarayanan et al., 2011]. При этом рабочие *P. fuscatus* проходят стадии преимагинального развития быстрее, чем будущие основательницы. Эти различия связывают с постепенным снижением вибрационной активности самок-основательниц. Сходным образом и самцы *P. dominula*, выращиваемые в семьях с самкой-основательницей, по сравнению, с осиротевшими семьями, проходят быстрее стадии преимагинального развития [Фирман, Русина, 2013].

Имеются данные о морфологических кастовых различиях и пре-/постимагинальной кастовой детерминации у ряда номосоциальных видов ос-полистин [Hunt et al., 1996; Mateus et al., 1997, 2004; Noll et al., 2004; Oliveira et al., 2007; Noll, Wenzel, 2008; Pizarro et al., 2009]. Так, у эпипонин описаны пять форм кастовой дифференциации [Noll, Zucchi, 2002; Vaio et al., 2003; Noll, 2013]: (1) между самками и рабочими в течение всего ЖЦ семьи отсутствуют морфологические и физиологические различия, имеются промежуточные неоплодотворенные особи с развитыми яичниками;

(2) имеются только физиологические различия между самками и рабочими (во всем остальном – как у 1-ой группы); (3) на определенной стадии ЖЦ отмечаются морфологические кастовые различия; развитые яичники имеются у промежуточных особей на всем протяжении ЖЦ; (4) как (3), но яйцекладущие промежуточные особи обнаруживаются только на некоторых этапах ЖЦ; (5) касты различаются морфологически в течение всего ЖЦ; развитые яичники имеются исключительно у самок.

Размерные различия (по длине крыльев) между основательницами и рабочими у номосоциальных полистин не так велики, даже у видов, значительно превосходящих веспин по численности семей. Например, у

Agelaia vicina, чьи семьи могут включать до 1 млн. имаго, основательницы всего на 5 % превосходят рабочих по длине крыльев [Sakagami et al., 1996; Baio et al., 1998]. Отмечено также, что длина крыла может оказаться не лучшим показателем кастовых различий (диморфизма).

У ряда роящихся видов кастовые различия в характере аллометрического роста не затрагивают размеры тела. Зато касты значительно различаются по пропорциям, так что основательницы в сравнении с рабочими имеют относительно более крупное брюшко. Такая картина была впервые описана у *Apoica pallens* (вида среднего по размерам семьи – менее тысячи особей) [Jeanne et al., 1995]. Основательницы и рабочие этого вида не обнаруживают достоверных различий по общим размерам тела, но при этом различаются по пропорциям, что указывает на преимагинальную кастовую детерминацию. У ряда видов основательницы значительно мельче рабочих, а корреляция между степенью кастовых различий и размерами семьи очень слаба. Так, *A. vicina*, имеющая самые крупные семьи, по степени кастовых различий не превосходит виды с численностью семей 100–1000 имаго. Что касается видов, у которых основательницы мельче рабочих, то здесь вместо отношения размеров основательниц к размерам рабочих (Q/W) был использован иной показатель ($1 - Q/W$), чтобы выразить в процентном выражении отклонение от соотношения 1:1. Этот показатель характеризует абсолютную степень кастовых различий. Достоверной корреляции между его значением и размерами семьи не выявлено, однако стадия развития семьи может оказывать влияние на распределение самок по размерам [Noll, Zucchi, 2000]. Было обнаружено, что различия между кастами у *Apoica flavissima* van der Vecht бывают хорошо заметны исключительно в фазе выращивания рабочих нового поколения [Nascimento et al., 2003].

В семьях *Polybia occidentalis* (Olivier) и родственных видов, собранных на ранних стадиях развития, когда в них еще много основательниц, номосоциальные полистины отличаются от веспин в нескольких аспектах. Прежде всего, они имеют тенденцию к значительному перекрыванию

распределений размеров основательниц и рабочих. Созревая, семьи избирательно теряют более мелких основательниц, сохраняя тех, которые по размерам значительно отличаются от рабочих. Морфологические доказательства преимагинальной детерминации каст сейчас имеются для многих видов *Ropalidia*, *Polybioides*, *Apoica*, *Agelaia*, *Epipona*, *Protopolybia*, *Brachygastra*, *Chartergus*, *Polybia*, и *Pseudopolybia*. В этот список входят и виды с размерами семьи менее 100 особей [Yamane, 1986; Noll, Zucchi, 2000]. Исследования показывают, что основательницы и рабочие обычно различаются по размерам первого и второго тергитов брюшка.

Степень выраженности кастовых различий хорошо коррелирует с размерами семей у веспин и значительно слабее – у номосоциальных полистин. Известны исключения из этого правила. *Brachygastra lecheguana* (Latr.) и *Apoica flavissima*, например, имеют умеренно выраженные кастовые различия, несмотря на большие размеры семьи [Shima et al., 2000; Nascimento et al., 2003]. Хотя морфологические различия между кастами статистически исследовались у многих видов эпипонин, бо́льшая часть таких исследований приходится на виды с кастами, хорошо различимыми по размерам. Вместе с тем многомерный анализ *Parachartergus smithii* (de Saussure) и *Protopolybia exigua* (de Saussure), например, не показал существования у этих видов морфологических кастовых различий [Mateus et al., 1997; Shima et al., 1998].

Физиологические кастовые различия в этой группе крайне мало исследованы: имеется сообщение о том, что у *Protopolybia exigua* грудные слюнные (лабиальные) железы, продуцирующие «строительный цемент», у рабочих более развиты, чем у основательниц [Machado, Rodrigues, 1975]. Отсутствие сильной корреляции у номосоциальных полистин позволяет предположить, что степень выраженности кастовых различий определяется здесь иными факторами, чем у веспин. Если у последних отбор основательниц на выживаемость во время зимовки может благоприятствовать более крупным самкам, способным накопить необходимое количество запасных питательных веществ, то самки

номосоциальных полистин не подвержены такому отбору. Кроме того, если у веспин единственная основательница откладывает все яйца в семье, развивающиеся затем в рабочих и репродуктивных особей, то у номосоциальных полистин откладывание яиц, развивающихся в самцов и в рабочих, распределена между многими самками. С этим может быть связан тот факт, что основательницы у веспин имеют по 6–12 яйцевых трубочек в каждом яичнике [Kugler et al., 1976], тогда как номосоциальные полистины – по три. В целом все еще недостает тщательного морфометрического анализа тех видов роящихся полистин, которые имеют небольшие семьи. Его следует выполнять по многим измерениям и с охватом нескольких семей на разных стадиях развития. На основании данных по одной–двум семьям делать выводы о различиях между кастами некорректно.

1.1.6 Репродуктивная конкуренция

У ресоциальных полистин осемененные основательницы могут основывать семьи в одиночку и группами (от двух до 20 и более близкородственных самок) [Röseler, 1991]. Вначале яйца в гнезде откладываются несколькими основательницами, между которыми наблюдаются прямые агрессивные контакты. Вскоре такие взаимодействия приводят к формированию линейной иерархии доминирования, и через некоторое время α -самка становится единственной или, по крайней мере, главной яйцекладущей особью в семье [Pardi, 1948; Yoshikawa, 1963; West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991; Röseler, 1991; Keeping, 1992; Ito, 1993; Русина, 1999a, 2006; Zanette, Field, 2009].

У некоторых видов конкурентные отношения распространяются и на рабочих особей. Все самки дочернего поколения у *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Belonogaster* в первые несколько дней после выхода из куколок испытывают доминирование со стороны основательницы [Jeanne, 1972]. В результате развитие их яичников подавляется [Röseler, 1991], и в большинстве своем они принимают роль рабочих. В отдельных семьях некоторым самкам

удается выйти из-под контроля основательницы и откладывать яйца в ее присутствии [Russina et al., 1993; Русина, 1999а, 2006].

Семьи трех номосоциальных клад Polistinae полигинны [Richards, 1969; Jeanne, 1991а]. В семье, только что основанной роением, до 40 % взрослых особей могут составлять осемененные основательницы с частично развитыми яичниками [Jeanne, 1991а; Strassmann et al., 1991]. Однако вскоре рабочие начинают сокращать число основательниц.

У видов с небольшими семьями [West-Eberhard, 1978а] и даже у некоторых, чьи семьи насчитывают до 18 тысяч особей [Hastings et al., 1998], ко времени, когда семья готова к производству репродуктивных самок, там присутствует только одна яйцекладущая основательница [West-Eberhard, 1978а; Yamane, 1986; Queller et al., 1993а; Hughes et al., 1993; Strassmann et al., 1998а, b; Hastings et al., 1998; Nascimento et al., 2003]. Это явление, называемое циклической полигинией, приводит к повышению степени генетического родства между репродуктивными особями. Отметим, что в роде *Provespa* из веспин в составе роя имеется только одна основательница [Vecht, 1957; Maschwitz, Hanel, 1988; Matsuura, 1999].

По номосоциальным видам полистин отсутствуют данные о доминировании самок над рабочими, о каких бы то ни было агрессивных контактах с ними или о принудительной мобилизации на фуражировку [West-Eberhard, 1978а; Matsuura, 1991; Herman et al., 2000]. Однако имеются свидетельства использования феромонов для устранения рабочих от репродуктивной конкуренции [West-Eberhard, 1977; Spradbery, 1991]. Регуляция активности семьи у ос, также как и у муравьев [Захаров, 1991, 2005 а; Gordon, Mehdiabadi, 1999], осуществляется самими же рабочими. Наблюдаемая у *Parachartergus colobopterus* Lichtenstein агрессивность рабочих особей, направленная на других рабочих с развитыми яичниками, может являться механизмом, предотвращающим яйцекладку у рабочих [Herman et al., 2000; Henshaw et al., 2000]. Но у других видов агрессия рабочих друг против друга может служить для регуляции фуражировки. Так,

рабочие *Polybia occidentalis*, *P. aequatorialis* (Zavattari), *P. emaciata* Lucas, *P. sericea* (Olivier) и *Parachartergus colobopterus* время от времени кусают друг друга [Strassmann et al., 1997a,b; O'Donnell, 2001]. Кусаящие и получающие укусы обычно принадлежат к фуражирам, доставляющим в гнездо как пищу, так и строительный материал, и такое поведение не коррелирует с различиями в степени развития яичников. Особь, которую усиленно кусают, обычно сразу после этого улетает с гнезда. Чем чаще рабочая подвергается укусам, тем чаще фуражирует, и это позволяет предположить, что данное поведение вызывает и поддерживает в семье фуражировочную активность, а также регулирует общий уровень фуражировки в соответствии с потребностями семьи [O'Donnell, 2001].

Специфичен механизм устранения основательниц из молодых семей *Metapolybia aztecoides* Richards в Колумбии [West-Eberhard, 1978b]. Рабочие выполняют «трясущийся танец» в направлении основательниц. Если последние принимают позу подчинения или предлагают капельку содержимого зобика, их атакуют, кусая и преследуя. Напротив, если основательница в ответ доминирует над рабочими или просит у них жидкую пищу, то ее оставляют в покое. Атакуемые основательницы в конце концов начинают вести себя, как рабочие, и покидают гнездо в составе роя или бывают изгнаны. Другие основательницы иногда преследуют атакуемых, прогоняя их с гнезда, но прямых схваток между ними никогда не наблюдалось. Поскольку «трясущийся танец» рабочих становится особенно энергичным в период изгнания основательниц, то он функционирует как тест на выявление более слабых основательниц и как средство их устранения [West-Eberhard, 1978b]. Таким образом, вместо прямой конкуренции, основательницы оказываются вовлеченными в косвенную; при этом роль оценщиков выполняют рабочие [Forsyth, 1981]. К сожалению, продолжительных наблюдений за взаимодействием основательниц и рабочих у видов с сильно выраженными кастовыми различиями не проводилось, и потому остается неясным, стоит ли у них за исчезновением основательниц

подобный поведенческий механизм.

1.1.7 Управление семьей

Важнейшие аспекты функционирования семьи ресоциальных видов находятся под централизованным контролем (управлением) самки-основательницы [Reeve, Gamboa, 1983, 1987]. Небольшие размеры семей делают такой способ контроля возможным и предпочтительным. У других, например, у *Ropalidia marginata* (Lepelletier), управление семьей оказывается менее централизованным, чем у *Polistes* [Gadagkar, 2001]. Никаких свидетельств о наличии у них маточного феромона нет [Downing, 1991; Röseler, 1991; Spradbery, 1991; Gadagkar, 2001].

По номосоциальным видам имеются убедительные данные о децентрализованном управлении деятельностью семьи. Не наблюдалось, чтобы основательница атаквала, преследовала или каким-либо иным образом физически принуждала рабочих к деятельности [Herman et al., 2000]. Основательницы у эппонин медлительны и пассивны [West-Eberhard, 1978a, b]. Они появляются на соте, чтобы отложить яйцо, и затем снова медленно отступают на периферию. Показано, что рабочие номосоциальных видов участвуют в управлении на протяжении всего цикла развития семьи, даже у видов с относительно небольшими семьями из 100–300 взрослых ос. Рабочие успешно достигают этого, выращивая самцов, пока в семье много основательниц, и начинают выращивать репродуктивных самок только после того, как число основательниц снижается до одной [Hastings et al., 1998]. Таким образом, большие размеры семьи в сочетании с ослаблением конкуренции за прямую репродукцию, а также утрата основательницами и рабочими экvipотенциальности ведет к децентрализации управления у этой группы ос. Оказывается также, что рабочие способны добиваться сдвига соотношения полов и регулировать яйцекладку рабочих (генетически доказан факт происхождения самцов от основательниц) [Queller et al., 1988 a, b; Gastreich et al., 1993; Hastings et al., 1998; Herman et al., 2000].

Рабочие проявляют инициативу также во всех нерепродуктивных видах деятельности: они выбирают место для нового гнезда и ведут туда рой (вместе с основательницами), строят само гнездо, при этом регулируя число особей, вовлеченных в строительство [Naumann, 1975; Jeanne, 1975b, 1986b, 1996]. Для *Polybia occidentalis*, *Metapolybia azteca* Araujo и *Parachartergus fraternus* (Gribodo) показано, что размер выстраиваемого гнезда коррелирует с числом рабочих в рое, но не зависит от числа основательниц [Forsyth, 1981; Jeanne, Nordheim, 1996; Bouwma et al., 2003a]. Аналогично вес расплода, выращиваемого до появления новых имаго, коррелирует с числом рабочих, а не основательниц [Jeanne, Nordheim, 1996]. Таким образом, большие размеры семей в сочетании с действием маточного феромона [West-Eberhard, 1977; Ratnieks, 1988] и возникающая в результате этого децентрализация управления приводят к регуляции деятельности семьи рабочими.

1.1.8 Возрастной полиэтизм и организация труда

У ресоциальных видов специализацию среди рабочих ограничивают небольшие размеры семьи, конкуренция за репродукцию вместе с централизованным управлением [Jeanne, 1991b, 2003]. У номосоциальных видов, несмотря на отсутствие морфологических субкаст внутри касты рабочих, большие размеры семей, ослабление конкуренции и, наконец, децентрализованное управление, создают условия для специализации рабочих по типам задач (индивидуальная специализация – полиэтизм предпочтений) или в зависимости от их возраста [Anderson et al., 2001].

Специализация рабочих у ресоциальных полистин выражена существенно меньше. Так, у *Polistes* первые рабочие, появляющиеся в семье, начинают фуражировку через несколько дней и продолжают ее на высоком уровне в течение всей жизни [West-Eberhard, 1969; Dew, Michener, 1978, 1981]. Более поздние рабочие первые 5–7 дней выполняют работы на гнезде, а позже сочетают их с фуражировкой [Post et al., 1988].

У *P. fuscatus*, *P. exclamans* Viereck, *P. instabilis* de Saussure, *P. nimpha*

(Christ) и *P. gallicus* некоторые рабочие предпочитают охоту, другие же – доставку строительного материала, но это различие скорее количественное, чем качественное [Strassmann et al., 1984a, b; Post et al., 1988; O'Donnell, 1995a; O'Donnell, Jeanne, 1995; Русина, 2006a]. *Ropalidia marginata* обнаруживает более выраженный временной полиэтизм [Naug, Gadagkar, 1998 a, b; Gadagkar, 2001], присущий, однако, не всем особям. Обычно молодые рабочие некоторое время остаются на гнезде, где вначале кормят личинок, а затем начинают строить. В более старшем возрасте они приступают к фуражировке, доставляя вначале строительный материал, а позже – пищу. У *Belonogaster* возрастной полиэтизм и вообще какой-либо вид специализации среди рабочих, по-видимому, отсутствуют [Keeping, 1992].

Возрастной полиэтизм достигает наиболее полного развития у номосоциальных полистин. У *Polybia occidentalis*, наиболее изученного в этом отношении вида, рабочие проходят в течение жизни через три временные касты, соответствующие трем участкам, где они выполняют работу: внутри гнезда, снаружи гнезда и вне гнезда [Jeanne et al., 1988, 1992; Jeanne, 1991a; O'Donnell, Jeanne, 1993, 1995]. Первые несколько дней рабочие проводят внутри гнезда, предположительно участвуя в уходе за расплодом (гнездовая оболочка препятствует детальным наблюдениям). Примерно через неделю они появляются снаружи, занимаясь строительством, охлаждением гнезда, защитой его от муравьев и принятием грузов от фуражиров. Сами фуражировать они начинают в возрасте около 3 недель, значительно позже, чем у ресоциальных полистин и веспин. Переключение на фуражировку является полным и необратимым: в течение одного или двух дней работа на гнезде полностью прекращается [Jeanne et al., 1988]. Таким образом, фуражировкой занимаются исключительно старые рабочие. Имеются данные о наличии подобного четкого возрастного полиэтизма у других роящихся видов, включая *Agelaia pallipes* (Olivier), *Protopolybia acutiscutis* (Cameron), *P. exigua* и *Metapolybia* spp., размеры семей которых от 100 до 35 тысяч

особей [West-Eberhard, 1978b; Jeanne, 2003].

Отметим, что исследователи эусоциальных насекомых при анализе социальной организации семьи традиционно сосредоточивали внимание на рабочих и их специализации. Такой подход требовал составления поведенческих репертуаров и подсчета числа переходов от одной задачи к другой [Oster, Wilson, 1978; Robinson, 1992; Ratnieks, Anderson, 1999].

Существует и другой подход, когда пытаются понять, как происходит выполнение какой-либо деятельности (например, строительства гнезда, охоты и кормежки животным кормом, защиты семьи от хищников и т.д.) и как она распределена между членами семьи. Имеется в виду подразделение задачи (*task partitioning*), включающей манипуляцию с материалом, на две и более подзадачи, последовательно выполняемые двумя и более особями [Jeanne, 1986a, b; Ratnieks, Anderson, 1999; Anderson, Ratnieks, 2000]. Например, задача сбора и обработки животной пищи может быть разделена на поимку фуражиром добычи в поле и передачу ее гнездовым рабочим для обработки и скармливания личинкам. Расчленение задачи облегчает дальнейшую специализацию рабочих в ходе манипуляций с материалом [Jeanne, 1991b]. Этот подход был позже развит при исследовании иерархической структуры подзадач внутри задачи [Anderson, Franks, 2001; Anderson et al., 2001; Anderson, McMillan, 2003; Nouyan et al., 2009]. Различают четыре типа задач и предлагают в качестве меры их сложности степень кооперирования и координации, необходимых для успешного выполнения задачи. Самая простая – *индивидуальная задача* – выполняется особью и не требует кооперации или координации с другими особями. Примером является индивидуальная фуражировка у ос, пчел и некоторых муравьев. В *групповой задаче* два и более индивидуума выполняют одну и ту же задачу, но должны действовать согласованно и кооперироваться для достижения результата. Примером является транспортировка крупной добычи двумя и более муравьями. *Командная задача* также требует двух и более особей, но в данном случае имеется две (и более) подзадачи, которые

следует выполнять слаженно для того, чтобы завершить задачу. Пример – строительство гнезда у муравьев-портных, когда одни рабочие стягивают два листа вместе и удерживают их в таком положении, а другие скрепляют листья шелком, выделяемым личинками, которых они держат в мандибулах, или регуляция температуры гнезда [Seeley, 1981].

Наконец, *расчлененная задача* также включает две (и более) подзадачи, но, в отличие от командной задачи, они выполняются последовательно. Примером является сбор нектара пчелами-сборщицами и запасание его в гнезде приемщицами. Сложность задачи, отражающая степень необходимого кооперирования и координации, в случае индивидуальной задачи является низкой, групповой – средней, командной и расчлененной – высокой [Anderson et al., 2001]. Джинн [Jeanne, 2003] использовал эту схему для сравнительного анализа групп ос.

1.1.9 Коммуникация

Коммуникацию определяют как передачу информации с помощью сигналов [Otte, 1974; Lloyd, 1983], социальных и стигмергических стимулов [Seeley, 1998; Anderson, McShea, 2001; Jeanne, 2003]. Сигналы – это структуры или действия, которые в результате естественного отбора стали нести в себе информацию, полезную как для посылающей, так и для принимающей стороны [Lloyd, 1983]. Стимулы представляют собой переменные, содержащие информацию, полезную для получателя, но в их возникновении естественный отбор не участвовал, и передача информации имеет случайный характер [Lloyd, 1983]. У общественных насекомых, как было показано на пчелах [Seeley, 1998], стимулы играют не меньшую роль в координации деятельности семьи, чем сигналы. Поэтому было предложено расширить определение коммуникации, включив в него не только сигналы, но и стимулы [Anderson, McShea, 2001; Jeanne, 2003]. Поскольку источником стимулов могут быть и неживые объекты [Lloyd, 1983], коммуникация, согласно такому определению, будет включать в себя и все виды

ориентационного поведения. Джинн [Jeanne, 2003] в дополнение к схеме Ллойда [Lloyd, 1983] выделяет также *социальные стимулы* [испускаемые организмами некие факторы (variables), которые несут информацию, не будучи специально сформированы для этой цели естественным отбором, но имеющие при этом положительные последствия как для отправителя, так и для получателя] и *стигмергические стимулы* (факторы, источником которых служит гнездо или какие-либо иные неживые объекты, сооруженные организмами, и несущие информацию, имеющую положительные эволюционные последствия для получателя). Эти две категории включают в себя особую форму стимулов, с которыми общественные насекомые сталкиваются в социальном контексте.

Принято полагать, что сигналы обычно исходят от особи и передают информацию группе [Seeley, 1998]. Наиболее исследованными сигналами у общественных насекомых являются феромоны [Downing, 1991; Jeanne, 1998], хотя механические сигналы, оказывается, распространены гораздо больше, чем считалось ранее [Jeanne, 2009]. У ресоциальных полистин выявлено два химических и три механических сигнала. Путем поведенческих наблюдений показано наличие феромона тревоги в яде некоторых видов *Polistes*, но он явно отсутствует у других видов этого рода, также как и у некоторых видов *Belonogaster* и *Mischocyttarus* [Landolt et al., 1998]. Имеются свидетельства того, что рабочие *Polistes gallicus* (= *foederatus*) начинают строительство в ответ на воздействие вещества, выделяемого на субстрат отдыхающими осами [Ishay, Perna, 1979]. У представителей указанной группы также широко используются механические сигналы. Например, взрослая самка *Polistes* производит, в зависимости от видовой принадлежности, три типа вибрационных движений, которые считаются сигналами, направленными на личинок. У *Polistes fuscatus*, вида наиболее изученного в этом отношении, виляние брюшком рассматривается как сигнал, побуждающий личинку выделять богатую питательными веществами слюну [Harding, Gamboa, 1998]. Два других сигнала (постукивание антеннами и латеральная вибрация)

производят противоположный эффект, заставляя личинку, когда ее кормят, удерживать слюну [Pratte, Jeanne, 1984; Savoyard et al., 1998]. Аналогичные сигналы описаны у *Mischocyttarus* [Jeanne, 1972] и *Belonogaster* [Keeping, 1992].

В качестве визуального сигнала социального статуса и агрессивности, по мнению Э. Тиббетс [Tibbetts, 2002, 2004, 2006; Tibbetts, Dale, 2004; Tibbetts, Lindsay, 2008; Izzo, Tibbetts, 2012], может выступать меланиновый рисунок: у самок отдельных видов ос-полистов на клипеусе, а у самцов – на 2-м тергите брюшка. Поскольку сигнальные свойства рисунка выявлены лишь в локальных популяциях отдельных видов, а в механизм распознавания качества партнера включено обучение [Tibbetts, Dale, 2007; Tibbetts et al., 2008; Sheehan, Tibbetts, 2009, 2010, 2011a,b; Tibbetts, 2010; Tibbetts, Sheehan, 2012], то правильнее, наверное, рассматривать меланиновый рисунок как социальный стимул, а не как сигнал.

Наименее изучены в отношении механизмов коммуникации номосоциальные виды полистин. Поэтому тот факт, что у них известно относительно мало сигналов, еще ни о чем не говорит. Имеются данные о наличии у роящихся трех химических сигналов. В порядке убывания достоверности этот список включает феромон тревоги (в составе яда), следовые феромоны и маточный феромон [Landolt et al., 1998]. Механические сигналы также используются некоторыми видами. Рабочие *Parachartergus colobopterus* подают сигнал тревоги, постукивая брюшками по оболочке гнезда, вместо того, чтобы выделять феромон [Jeanne, Keeping, 1995]. К механическим сигналам также относится, вероятно, «танец перед вылетом», в котором отмечают возбужденные пробежки с поворотами, выполняемые фуражирами *Protopolybia* после передачи доставленного груза [Jeanne, 2003]. Такое поведение, очевидно, других ос побуждает к движению, а иногда и вылету. У *Polybia atra* (Olivier) подобное поведение увеличивает число вылетов [Jeanne, 2003]. «Бег с остановками» (breaking run), описанный у *Polybia occidentalis* [Forsyth, 1981], возможно, является механическим

сигналом, подаваемым разведчиками, который побуждает рой взлететь и следовать по проложенному следу. Наконец, «трясущийся танец» (*shaking dance*), выполняемый рабочими *Metapolybia aztecoides* по направлению к основательнице, может быть сигналом, ответ на который помогает рабочим определять качество основательницы [West-Eberhard, 1978b]. Основательницы реагируют на эти танцы агрессивными действиями (*bending display*). Нет данных об обмене механическими сигналами между личинками и рабочими. Однако взаимоотношения между имаго и рабочими вообще мало исследованы.

По веспинам имеются данные о девяти видах сигналов; шесть из них феромонной природы. У многих видов из всех четырех родов в составе яда выявлены феромоны тревоги [Landolt et al., 1998]. Определен состав маточного феромона у *Vespa* spp. [Ikan et al., 1969], и есть доказательства его наличия у *Dolichovespula* и *Vespula* [Ishay et al., 1965; Akre, Reed, 1983; Spradbery, 1973a]. *Vespula vulgaris* (Linnaeus) наносит так называемый следовой феромон у входа в гнездо, и он помогает фуражирам двигаться сквозь туннель [Butler et al., 1969]. *Vespa orientalis* Linnaeus имеет химический сигнал, стимулирующий начало строительства [Ishay, Perna, 1979]. Имеются данные о том, что рабочие *V. vulgaris* выделяют набор веществ, действующих внутри семьи как репелленты либо ингибиторы агрессии [Francke et al., 1978]. Куколки *Vespa crabro* Linnaeus и *Dolichovespula media* (Retzius) выделяют вещества, которые побуждают рабочих согревать их, собираясь в скопления и совершая накачивающие движения брюшком [Ishay, 1973; Veith, Koeniger, 1978; Koeniger, 1984]. У веспин обнаружены, по крайней мере, четыре звуковых сигнала. Основательница и рабочие *Vespa tropica* (Linnaeus), возвратившись с пищей, постукивают по соту средними и задними ножками, вероятно, посылая сигнал личинкам [Matsuura, Yamane, 1990]. Рабочие *Vespa orientalis* рано утром выполняют «танец пробуждения личинок», постукивая брюшками по соту [Ishay et al., 1974; Ishay, 1977]. При воспроизведении записи звуков

встревоженной семьи через громкоговоритель осы *Vespula vulgaris* возбуждаются и вылетают из гнезда [Евсиков, 1979]. У *Vespa*, а также у некоторых *Dolichovespula*, голодные личинки последнего возраста скребут мандибулами по стенкам ячеек [Matsuura, 1991].

Большая часть оперативной информации, которую общественные насекомые используют, решая, что делать и как, поступает в виде стимулов, а не сигналов [Kolmes, 1985; Seeley, 1998]. Предложенный список стимулов, используемых, например, медоносными пчелами, по общему признанию, далеко не полон, он почти вдвое превышает список сигналов. Так, строительное поведение и поддержание гомеостаза физических условий в гнезде, в значительной мере управляются посредством информации, которую особь получает во взаимодействиях с другими особями, с гнездом и с расплодом. Сигнал обратной связи, получаемый от этих источников, влияет на реакцию семьи посредством изменения порогов индивидуального ответа [Seeley, 1998]. По мере увеличения размеров семьи, как было показано на медоносных пчелах, может наблюдаться тенденция к преобладанию по значимости стимулов над сигналами [Anderson, McShea, 2001].

1.1.10 Структура популяций

Большинство видов полистин характеризуются в гнездовой период оседлым образом жизни (однолетние и многолетние семьи) и интенсивным использованием территории. Пространственная структура их поселений формируется в первую очередь под влиянием необходимых для гнездования биотопов растительных сообществ и укрытий. Наблюдаемая мозаичность размещения гнезд создает исходную структурированность популяций. Места локализации внутривнутрипопуляционных группировок непостоянны. Численность многих локальных поселений подвержена значительным сезонным и годовым колебаниям. Наличие разных по составу, структуре и устойчивости поселений способствует поддержанию оптимальной численности ос на территории и выживанию в неблагоприятные годы.

Обобщение собственных и литературных данных позволяет нам выделить ряд признаков, показывающих своеобразие популяционных структур вида и возможности его адаптации к изменению климата, уровню численности, воздействию хищников и паразитоидов.

При анализе видов и популяций отмечают явление биотопической избирательности, присущей некоторым видам ос-полистин и проявляющейся в выборе определенных мест гнездования. Так, в почве гнездится *Polistes aurifer* de Saussure [Liebert et al., 2005], а *P.gallicus* гнездится только на растениях [Русина, Гречка, 1993; Русина, 2006а]. Однако большинство видов ос пластичны, их гнезда располагаются открыто на растениях, камнях и/или в разного рода укрытиях естественного и антропогенного происхождения (на чердаках, под кровлей крыш и т.д.) [обзоры Reeve, 1991; Itó, 1993; Русина, 2006а]. Биотопическая избирательность в той или иной мере способствует скоплению целых семей и, следовательно, самок-основательниц, а затем и репродуктивных особей нового поколения на локальных участках, но, с другой стороны, приводит к пространственному разобщению (сегрегации) отдельных группировок ос и их гнезд.

1.1.10.1 Ресоциальные виды

Набор вариантов пространственно-этологической структуры популяций ресоциальных видов ос достаточно велик и характеризуется изменчивостью таких параметров, как разнообразие семей в популяции на этапе формирования поселения (число самок-основательниц на первичном гнезде, число гнезд, принадлежащих семье), в ходе сезонного развития (продолжительность жизни самки-основательницы в гнезде, стратегии самок после разрушения первичного гнезда, зараженность семей паразитами и паразитоидами) и к выходу полового поколения (учитывается число выращенных семьей самцов и будущих основательниц, соотношение полов, выращиваемых в разных категориях семей), а также особенности репродуктивного поведения [Reeve, 1991; Ito, 1993; Русина, 2006а, 2009].

(1) Семья в первичном гнезде. Семью в первичном гнезде у ресоциальных видов основывают самки-основательницы поодиночке (гаплометроз) или группой (плеометроз).

В природе объединения самок не всегда сохраняют свой первоначальный состав, к тому же основательницы в разные сроки прилетают к местам гнездования и так же неодновременно начинают строить гнезда или подселиться к другой самке с гнездом [Röseler, 1985]. При этом у некоторых видов самки часто мигрируют с гнезда на гнездо [Gamboa, 1978, Pratte, 1980; Ito, 1984, Wilier, Hermann, 1989; Giannotti, Mansur, 1993; Русина, 2000]. Полагают, что соосновательница, которая на данном гнезде имела более низкий статус, может покинуть семью и попытаться стать доминантной в другой [Reeve, 1991], однако у ос-полистов юга Украины мы этого не наблюдали [Русина, 2006а]. Показано, что основательницы низких рангов в меньшей степени защищают гнездо от вторжений чужих основательниц [Русина, 1999а]. Доминантная самка в некоторых случаях может быть подчинена при захвате ее гнезда другой основательницей [Yoshikawa, 1955, 1963b]. Этот процесс относят к первой стадии социального паразитизма – внутривидовой узурпации [Taylor, 1939, по Röseler, 1991].

Поселения ресоциальных видов при симпатрии существенно различаются по соотношению гапло- и плеометроза. Так, на юге Украины при гнездовании в укрытиях у *P. dominula* наблюдается большая склонность к групповой закладке семей, чем у *P. nimpha* (среднегодовой процент плеометроза $40.1 \pm 3.5 \%$ против $15.7 \pm 3.1 \%$ соответственно) [Русина, 2006а]. Описаны изменения в соотношении гапло- и плеометроза в разные годы. Так, повышение плеометроза отмечается на фоне подъема численности перезимовавших самок *P. dominula* в поселении, однако отмечается и после суровых зим [Русина, 2009].

По числу гнезд, принадлежащих семье, выделяют два типа (а) *семья с одним гнездом* или (б) *семья с несколькими гнездами*. Большинство семей ресоциальных видов имеет одно гнездо. У некоторых ресоциальных

полистин самки сооружают гнезда недалеко друг от друга и используют их сообща: *Polistes canadensis* (Linnaeus), *P. exclamans*, *P. snelleni* de Saussure, *P. lanio*, *P. dominula*, *P. nimpha*, *Ropalidia revolutionalis*, *R. cyathiformis* (Fabricius) [Jeanne, 1979; Strassmann, 1981b; Ono, 1989; Page et al., 1989; Giannotti, Machado, 1994; Русина и др., 2007 б, в]. Это явление можно отнести к поликалии, поскольку этот термин обычно употребляется для обозначения одновременного обитания семьи в нескольких гнездах [Захаров, 1991].

В дальнейшем гнезда, если они очень близко расположены, по мере роста могут слиться в одно общее [Русина, 2006а]. Р. Джин [Jeanne, 1979] усматривает адаптивное значение такого способа гнездования у *P. canadensis canadensis* в защите расплода от паразитоидов. Дж. Страссманн [Strassmann, 1981a], обсуждая таблицы выживания гапло-, плео- и поликалических (она их называет сателлитными) семей *P. exclamans* после воздействия хищников, показывает более высокую выживаемость последней категории.

У *Ropalidia plebeiana* Richards в Австралии отмечены скопления близко расположенных гнезд, принадлежащих разным основательницам [Yamane et al., 1991]. При приближении хищника реагирует вся колония. В процессе роста гнезда не сливаются и семьи не объединяются. Более того, до окукливания первых личинок плеометротичные самки разрезают челюстями крупное гнездо на части [Yamane et al., 1991]. В дальнейшем в каждом из таких новых гнезд оказывается самка-основательница и группа рабочих, которые нетерпимы к любым попыткам соседей проникнуть в семью.

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

Выделены следующие категории семей (гнезд). *Успешная семья*. К этой категории относятся семьи, которые длительное время сохраняют активную основательницу. Семьи в относительно поздние сроки подвергаются заражению паразитоидами первой или второй генерации. Ячей с зараженным

расплodom располагаются чаще по периферии гнезда. Семьи этой категории имеют самые крупные гнезда в популяции; в них, как правило, в конце цикла выращиваются и самцы, и будущие основательницы.

Семья, зараженная паразитоидами до выхода рабочих. Эти семьи также продолжительно сохраняют основательницу, однако заражение происходит на ранних этапах жизненного цикла. Гнезда маленьких размеров: 12–45 ячеей. Паразитоиды локализуются в центральных ячейках и поражают личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих [Русина, 2008]. Семья выращивает небольшое число (до 8) особей обоих полов, чаще самцов.

Сиротская семья. Семья утрачивает самку-основательницу незадолго перед выходом рабочих или сразу после их появления: а) семья выращивает только самцов (сыновей рабочих) [Miyano, 1986, 1991]; б) семья выращивает оба пола в случае спаривания рабочих [Suzuki, 1985; Strassmann et al., 2004; Rusina, Skorokhod, 2005].

Брошенное гнездо. Маленькое гнездо, менее 30 ячеей. В некоторых гнездах ячейки неравномерно возвышаются. Это бывает, когда в гнезде уже были выращены личинки старших возрастов и некоторые из них окуклились. Гибель расплода и семьи происходит в результате исчезновения самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки).

Семья с вселившейся чужой самкой: а) с перестройкой доминантной структуры и изменением состава расплода (узурпация); б) без изменений [Makino, 1989b,c; Turillazzi, 1992; Tibbetts, Shorter, 2009]. Может наблюдаться после разрушения первичного гнезда как до, так и после выхода рабочих. Стратегия вселения в чужую семью в популяциях некоторых видов одна из основных: например, у *P. biglumis* (Linnaeus) [Lorenzi, Cervo, 1992, 1993, 1995] с альпийских лугов Италии, у *P. dominula* с юга Украины [Русина, 2009]. Отмечаются также вселения в сиротские семьи [Nonacs, Reeve, 1993].

Как оказалось, плеометротичные группы у горного евро-кавказского *P. biglumis*, вида с коротким жизненным циклом, формируются путем вселения чужих самок, которое происходит по типу узурпации и

сопровождается агрессивными взаимодействиями [Lorenzi, Turillazzi, 1986; Turillazzi, 1992]. Даже при наличии нескольких основательниц узурпация оказывается у некоторых видов успешной [Gamboa, 1978].

При захвате гнезда у облигатно гаплометротичных видов одна из самок погибает, и гаплометроз сохраняется [Yoshikawa, 1955]. Самки *P. riparius* Sk. et S. Yamane и *P. gallicus* при разрушении их гнезда хищниками на ранних этапах отстраивают новое гнездо, а на поздних чаще вселяются в чужую семью [Makino, 1985b, 1989b,c; Cervo, Turillazzi, 1989; Dani, Cervo, 1992], либо занимают гнездо, лишившееся основательницы [Kasuya, 1982]. При этом трудно установить без специальных наблюдений, было ли гнездо брошено, или же чужая самка захватила его. Отметим, что в популяциях *P. gallicus* на юге Украины, в отличие от итальянских, не было зарегистрировано ни одного случая вселения чужих самок в гнезда с самками [Русина, 2006а, 2009].

У плеометротичных видов по положению в иерархии новой самки определяют, каким путем произошло присоединение: пассивным или же через агрессивный захват доминантного положения [Русина и др., 2007 б]. Описаны также случаи межвидовой узурпации [Yoshikawa, 1955; Makino, Sayama, 1991; O'Donnell, Jeanne, 1991; Lorenzi, Cervo, 1993].

Разоренные гнезда. К разоренным относят поврежденные в разной степени и практически полностью разрушенные гнезда: а) стихийными факторами (ливнями, паводками); б) хищниками (муравьями, кузнечиками, птицами и млекопитающими); в) антропогенными воздействиями (сенокошением, вытаптыванием скотом и пожарами). В части поврежденных семей заметны следы пребывания паразитоидов. В некоторых случаях причину гибели семьи удается установить доподлинно, в других же о ней можно судить по косвенным признакам. Так, кузнечик *Decticus verrucivorus* L. (Orthoptera, Tettigoniidae) [Русина, 2003] и шершни *Vespa crabro* и *V. tropica* (Hymenoptera, Vespidae) [Matsuura, 1991; Русина и др., 2010], выедая часть расплода, повреждают при этом ячейки, тогда как в гнезде,

разграбленном муравьями, все ячейки остаются целыми. После нападения на семью птиц и млекопитающих гнезда исчезают; иногда неподалеку удается найти остатки сота и расплода [Русина, 2006а].

(2) Семья во вторичном гнезде. После разрушения или повреждения гнезда хищниками самки-основательницы в одиночку (до выхода рабочих) или вместе с рабочими основывают новое гнездо [Makino, 1989b,c]. Заражения расплода паразитоидами в этой категории гнезд не наблюдали. У некоторых видов (например, *P. gallicus*) отмечена развитая способность отстраивать вторичные гнезда, сооружение которых наблюдается на протяжении всего сезона [Русина, Гречка, 1993]. Вторичные гнезда *P. gallicus* подчас отличаются от первичных особой формой: поверхность сота выглядит выпуклой, а не плоской; ячейки крупнее. В популяциях некоторых других видов (например, у *P. dominula* на юге Украины) вторичные гнезда встречаются редко, но еще реже они выращивают половое поколение [Русина, 2009].

Во вторичных гнездах *P. gallicus* выращиваются самцы, однако в отдельные годы были отмечены и будущие основательницы [Русина, Гречка, 1993]. Роль вторичных семей *P. dominula* на растениях, основанных самкой и рабочими, в выращивании самцов незначительна (1–3 самца) [Русина, 2006а].

Постройка гнезда рабочими без самки-основательницы наблюдается как при восстановлении разрушенного сота, так и в случае закладки нового гнезда рабочими, покинувшими спонтанно материнскую семью. Такие гнезда были отмечены нами на пике численности популяции у *P. nimpha* и у *P. gallicus*; в них выращивалось от 2 до 7 самцов [Русина, 2006а].

(3) Известен еще один специфический способ гнездования – использование старого сота. У ресоциальных ос, как правило, он встречается редко. Однако у *Polistes humilis* (Fabricius) плеометротичные объединения самок-основательниц отмечаются исключительно в старых гнездах, а постройку новых гнезд основательницы осуществляют поодиночке [Ito, 1993]. При этом групповые объединения возникают из-за совместной

зимовки будущих основательниц в гнезде. Использование старых гнезд отмечается и в описанных выше колониях *Ropalidia plebeina* [Ito, 1993].

Ограниченное распространение этого способа гнездования связывают с повышенной вероятностью заражения семьи паразитоидами [Starr, 1976, 1978]. Для видов, у которых такой способ отмечен, данный фактор, по-видимому, не столь существенен. Это относится, например, к *P. nimpha* на чердаках г. Ялты (Крым), где заражены более 80 % семей и где будущие основательницы остаются на зимовку в материнских гнездах (чему способствует, по-видимому, температурный режим), а весной самки начинают откладывать в них яйца [Фатерыга, 2003; Русина и др., 2007 а].

По нашим наблюдениям, в условиях Нижнего Приднепровья самки *P. dominula* чаще, чем у *P. nimpha*, использовали прошлогодние гнезда [Русина, 2006а]. В этих случаях основательницы не зимовали в старых гнездах, а проявляли весной филопатрию. У *P. dominula* отмечено возвращение ранней весной и последующее гнездование в материнских гнездах основательниц, маркированных в предшествующем сезоне.

1.1.10.2 Номосоциальные виды

Для большинства номосоциальных видов полистин, как уже отмечалось, характерен оседлый образ жизни и интенсивное использование территории.

Некоторые номосоциальные виды полистин (в обзоре М. Дж. Вест-Эберхард [West-Eberhard, 1982] приведены данные разных авторов по 11 таким видам) характеризуются циклическим типом популяционной структуры и экстенсивным использованием территории. Так, семьи *Protopolybia acutiscutis* в Панаме дважды в год (в конце сухого сезона и в конце влажного сезона) мигрируют из одного местообитания в другое и основывают там новые гнезда [Naumann, 1975].

Перемещение в лес в конце сухого сезона осуществляется роем, состоящим из самки, рабочих и самцов, а обратное перемещение в более

открытое местообитание в конце влажного сезона – роем, в составе которого самцы отсутствуют.

1.1.11 Соотношение полов

Популяции разных ресоциальных видов варьируют по срокам появления половых особей, соотношению разных категорий семей, производящих половое поколение, и, как результат, – по общему соотношению полов в семье и популяции. Сроки появления в сезоне самцов и самок были рассмотрены в литературе с точки зрения анализа факторов, влияющих на этот процесс: конкуренции самки и рабочих (worker-queen conflict) [Trivers, Hare, 1976, Bulmer, 1981]; местной конкуренции за партнера при спаривании (local mate competition) [Alexander, Shermann, 1977]; доли в популяции сиротских гнезд, состоящих только из рабочих и появляющихся вследствие гибели основательницы [Metcalf, 1980].

Соотношение полов репродуктивных особей (отношение числа самок к числу самцов) почти одинаково у видов со значительным перекрытием в сезоне сроков выхода этих особей [Noonan, 1978; Metcalf, 1980; Suzuki, 1986; Strassmann, Hughes, 1986; Tsuchida, Suzuki, 2006].

Выращивание преимущественно самок наблюдается как у протогинных (самки появляются раньше самцов), так и протандричных видов (самцы появляются в гнездах раньше самок). Эти явления объясняются исходя из модели Булмера [Bulmer, 1981, 1983; Suzuki, 1986]. Если рабочие в семьях с самкой-основательницей не производят самцов и если отсутствует локальная конкуренция за спаривание, то у таких видов отношение полов контролируют самки, и оно составляет 1:1, причем наблюдается одновременный выход репродуктивных особей обоих полов. У протандричных видов спаривание наблюдается вскоре после выхода самок, что является предпосылкой полового отбора [Suzuki, 1986]. Протогинный выход полового поколения у *Polistes chinensis antennalis* Pérez рассматривается в связи с обычной для данного вида яйцекладкой рабочих

[Miyano, 1983]. У этого вида наибольшие по размерам гнезда (по сравнению с прочими видами умеренных широт): в среднем около 200 ячеек в центральных районах Японии и приблизительно 300 ячеек в юго-западной части страны. В связи с этим некоторые рабочие могут выходить из-под контроля самки и начинать откладывать яйца. Другой причиной более раннего выхода самок и умеренного сдвига соотношения полов в их пользу может быть наличие в популяциях большого количества (около 20 %) семей, рано утративших самку (сиротских), в которых выходят самцы. Спаривание у этого вида наблюдали спустя 2 месяца после распада семей [Suzuki, 1981b]. Протогиния *P. exclamans* является, как считает Дж. Страсман [Strassmann, 1984], результатом отбора в нестабильных условиях среды. Если теплый сезон очень короткий, то раноотрождающиеся дочерние основательницы могут уходить на зимовку; если же он длиннее обычного, то часть этих самок выполняют функции рабочих. Наши данные не вписываются в эту картину, поскольку протандрия у полистов Нижнего Приднепровья сочетается со сдвигом соотношения полов в пользу самок, с яйцекладкой рабочих и высокой долей (в отдельные годы) сиротских семей [Русина, 2006а]. Дифференциация семей в локальном поселении по производству полового поколения соотносится с существованием разных типов социальной организации семей, различий по плотности и динамике численности популяции. Так, при увеличении плотности гнездования у *P. dominula* возрастает доля самцов в успешных семьях. В годы пика и спада численности возрастает доля семей, выращивающих только самцов. В фазе роста численности появляются семьи, выращивающие только самок. Самцы в популяции и в семье могут быть потомками как самки-основательницы, так и рабочих. В годы роста и пика численности у *P. dominula*, гнездящегося на растениях, рабочие откладывают яйца в присутствии самки, и, по-видимому, можно говорить о некотором разделении функций в успешной семье по производству полового поколения между самкой и рабочими.

В целом вывод, вытекающий из сравнения ре- и номосоциальных видов,

состоит в том, что внутри группы полистигм не наблюдается плавного перехода от простых к сложным сообществам по мере роста размеров семьи [Jeanne, 2003]. Каждая группа характеризуется определенным набором стабильных взаимосвязанных признаков организации, функционирования, развития семей и хорошо отличается от других по уровню сложности указанных признаков, в том числе наличием/отсутствием возрастного полиэтизма, комплексных задач и гетерогенной системы коммуникации, зависящей от социальных стимулов [Jeanne, 2003]. Не выявлено видов, занимающих промежуточное положение, т.е. имеющих не все, а лишь некоторые из признаков каждой группы.

Вместе с тем остаются недостаточно рассмотренными общие принципы функционирования их общин, обеспечивающие устойчивое существование вида, которое с позиций теории функциональных систем П. К. Анохина достигается посредством моделирования состояния окружающей среды и формирования опережающей обратной связи [Анохин, 1971; Арманд, 2001].

А. А. Богданов [1922, переиздано: 1989; Малиновский, 2000] в «Тектологии» обосновал необходимость изучения любого явления с точки зрения его организации. Различные трактовки термина «организация» у разных авторов [Мильнер, 2000; Лапыгин, 2006] обусловлены тем, что организацию рассматривают и как явление, и как процесс. В первом случае под организацией понимается система, обладающая упорядоченной внутренней структурой, т. е. целостный комплекс взаимосвязанных элементов (свойство организационной сложности) и их особое единство с внешним окружением. Для нее характерна целенаправленность функционирования и развития. Во втором случае термин «организация» употребляется для обозначения процессов по упорядочению и совершенствованию взаимосвязей между частями целого во времени и пространстве. Именно такое понимание положено в основу теории организации еще А. А. Богдановым, предвосхитившим общую теорию систем и синергетику [1922, переиздано: 1989].

Системный подход к изучению организации сопровождается [Лапыгин, 2006]: 1) описанием целей системы; 2) установлением структуры системы и ее иерархического строения; 3) исследованием свойств, отношений и связей системы; 4) описанием поведения системы; 5) фиксацией взаимоотношений между системой и внешней средой; 6) определением целостности системы; 7) определением информации, необходимой для управления системой.

В современном понимании организация – это самоорганизующаяся система на всех этапах своего существования [Мильнер, 2000].

Эти представления мы включили в программу исследований популяций ос-полистин.

1.2 Материал и методы исследования

В диссертации представлены данные исследования естественных локальных поселений 21 вида 8 родов 4 триб (*Polistini*, *Ropalidiini*, *Mischocyttarini* и *Eriponini*) ос-полистин в Украине, России, Индии и на о-ве Тринидад.

Триба *Polistini* представлена 8 видами:

Polistes dominula

Polistes nimpha

Polistes gallicus

Polistes goeldii Ducke

Polistes lanio

Polistes pacificus Fabricius

Polistes versicolor (Olivier)

Polistes stigma (Fabricius).

Триба *Ropalidiini* представлена 2 видами:

Ropalidia marginata

Ropalidia cyathiformis (Fabricius).

Триба *Mischocyttarini* включает 5 видов:

Mischocyttarus alfkeni (Ducke)

Mischocyttarus collarellus Richards

Mischocyttarus injucundus (de Saussure)

Mischocyttarus baconi Starr

Mischocyttarus surinamensis (de Saussure).

Триба Eriponini представлена 6 видами:

Metapolybia cingulata (Fabricius)

Polybia occidentalis

Polybia rejecta (Fabricius)

Protopolybia exigua

Apoica pallens

Brachygastra bilineolata Spinola.

Основные полевые стационарные исследования проведены на территории Украины и РФ: в Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) (Херсонская обл.; Ивано-Рыбальчанский и Соленоозерный участки, 46°25′ и 46°27′ с. ш., 32°07′ и 31°59′ в. д. соответственно); в окрестностях г. Херсона (46°40′ с. ш., 32°37′ в. д.) (2001–2010 гг.) и Луганска (48°31′ с. ш., 14°36′ в. д.) (2007, 2010 гг.); в Луганском природном заповеднике (ЛПЗ) (Луганская обл., 2007–2009 гг.) на участках отделений Провальская Степь (48°8′ с. ш., 39°48′ в. д.), Стрельцовская Степь (49°17′ с. ш., 40°4′ в. д.) и Станично-Луганское (48°44′ с. ш., 39°21′ в. д.); в Карадагском природном заповеднике (Крым, 2006 г., 44°55′ с. ш., 35°11′ в. д.); в урочище Вакаловщина Пищанского лесничества Сумского р-на Сумской обл. (2010 г.) (51°02′ с. ш., 34°93′ в. д.), на биостационаре «Веневитиново» Воронежского университета (Воронежская обл., 2007–2008 гг. (51°48′ с. ш., 39°22′ в. д.); а также в лесопарке Индийского института науки (13°1′ с. ш., 77°34′ з. д.) (Индия, г. Бангалор, 2002 г.); на острове Тринидад (2004–2005 гг.) в г. Сент-Августин и его окрестностях (10°38′ с. ш., 61°26′ з. д.), в пос. Лопино (10°42′ с. ш., 61°19′ з. д.) и Кора (10°41′ с. ш., 61°22′ з. д.), на сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета Тринидада и Тобаго (10°38′ с. ш., 61°26′ з. д.).

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; составлялись при более продолжительных наблюдениях таблицы выживания семей [Русина, 2006а, 2009].

При оценке влияния погодно-климатических факторов на численность, фенологию развития семей, их размеры, морфофизиологические показатели самок-основательниц были использованы данные по многолетним колебаниям среднемесячных температур и количества осадков, полученные на ближайших метеорологических станциях.

При изучении **пространственной структуры** локальных поселений ос-полистин, в частности для анализа взаимодействующих популяций паразитоид–хозяин и хищник–жертва, за основу были взяты методы «случайных проб» [Грейг-Смит, 1967] и «случайных маршрутов» [Снетков, Смуров, 1978]. Обнаружив гнездо с осами, проводили поиск соседних гнезд в радиусе 30 м. Проверку соответствия эмпирического пространственного распределения одному из теоретических распределений выполнили методом «последовательных квадратов» по площадкам 5 x 5, 10 x 10 и 30 x 30 м [Грейг-Смит, 1967; Романовский, Смуров, 1975]. Если коэффициенты дисперсии (σ^2/m , по [Романовскому, Смурову, 1975]) были близки к единице, то мы полагали, что эмпирическое распределение гнезд соответствует распределению Пуассона. Анализ типа пространственного распределения у разных категорий семей (например, незараженных и зараженных паразитоидами) включал подсчет коэффициента агрегации R (index of spacing, [Clark, Evans, 1954]) и скученности m (mean crowding, [Lloyd, 1967]).

Коэффициент агрегации рассчитывали по формуле

$$R = r_A/r_E. \quad (1),$$

где r_A – эмпирическое среднее значение ближайших расстояний от одного гнезда к другому (в м); r_E – теоретическое среднее значение,

высчитывается как $1/2\sqrt{q}$; при этом q – плотность гнездования, т.е. наблюдаемое общее число гнезд, деленное на общую площадь.

$$\text{Таким образом, } R = 2 rA\sqrt{q} \quad (2).$$

При этом исходили из того, что коэффициент агрегации R , равный единице, служит свидетельством случайного распределения гнезд; его значения, близкие к нулю, отражают тенденции к агрегированному распределению, а значения, близкие к 2.5, свидетельствуют о равномерном характере распределения [Clark, Evans, 1954].

Скученность оценивали по методу Ллойда [Lloyd, 1967] на площадках 5 x 5; 10 x 10; 15 x 15 и 30 x 30 м.

Оценка численности населения семьи и ее динамики. Самок-основательниц с их гнездами оставляли интактными до момента окукливания первых личинок, после чего семьи переселяли в контейнеры со съемным дном [Русина, 2006а]. Через леток осы могли свободно покидать контейнер и возвращаться в него. Контейнер с гнездом прикрепляли вблизи места закладки. Повторные осмотры гнезд, составление их гнездовых карт и регистрацию состава семьи по общепринятой методике проводили каждые 3–5 дней в лаборатории, куда контейнеры с гнездами забирали на ночь [West-Eberhard, 1969; Гречка, Кипятков, 1983 а, б; Gadagkar, 2001; Русина, 2006а]. Фиксировали присутствие самки-основательницы, проводили подсчет и индивидуальное мечение рабочих, самцов, будущих основательниц. В качестве меток использовали пластмассовые кольца ($d = 2$ мм) с нанизанными на них маленькими цветными колечками. Цветовая последовательность колечек обеспечивала индивидуальность меток. Кольца надевали с помощью пинцета на стебелек между грудью и брюшком насекомого. Эмпирическим путем было установлено, что такой метод мечения не наносит вреда животному и не влияет на его поведение. Кроме того метки не требовали периодического возобновления, которое необходимо при использовании краски.

Фиксировали общее состояние гнезда, наличие механических

повреждений, абортивного расплода и следов нападения хищников, пребывания паразитоидов; заполняли гнездовую карту.

При картировании на трафарет из шестиугольников наносили контур гнезда и отмечали расположение в ячейках разных категорий расплода (яиц, личинок I–V возрастов и куколок), а также следы пребывания паразитоидов. По набору карт для каждого гнезда, для поселения (вида) в целом вычисляли сезонную динамику числа яиц, личинок и куколок, судили об их приросте, выживаемости на различных этапах развития семей, плодовитости самки-основательницы.

В локальных поселениях разных ресоциальных видов осенью были собраны гнезда (более 1500) и составлены их гнездовые карты для анализа численности населения семьи. В качестве показателя размеров семей использовали число выращенных личинок, которое определяли путем подсчета числа мекониев, остающихся в ячейках после окукливания личинок. При составлении гнездовых карт отмечали также следы заражения паразитоидами. Зараженность *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) учитывали по наличию в ячейках гнезда коконов или овально-скошенных остатков личиночной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета [Makino, 1983]. Присутствие *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera, Eulophidae) определяли по наличию в ячейке крышечки темно-серого цвета, которую личинки паразитоида формируют сообща из мекониев перед окукливанием [Gumovsky et al., 2007]. Число выращенных имаго рассчитывали как разницу между числом мекониев в гнезде и числом ячеек с паразитоидами. С помощью гнездовых карт оценили влияние паразитоидов на размеры семей, определили условия регуляции ими численности популяций ос-полистов.

Составление таблиц выживания. Судьбу найденных семей и гнезд (около трех тысяч) при более детальных исследованиях прослеживали до их гибели или вылета полового поколения. Успешными считали семьи, вырастившие половое поколение. Учитывали факторы, приводящие к гибели

семей: (1) исчезновение самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки); (2) повреждение или полное разрушение гнезда стихийными факторами (ливнями и паводками) и хищниками (беспозвоночными и позвоночными), заражение паразитоидами, а также антропогенные воздействия (сенокосение, вытаптывание, пожары) [Русина, 2006а]. С помощью таблиц выживания была оценена роль паразитоидов, муравьев и шершней как фактора смертности расплода и семей полистов, мисхоциттарусов, ропалидий.

Изучение изменчивости меланинового рисунка и разработка схемы его описания проводились у живых ос *P. dominula*, *P. nimpha*, *P. gallicus* и *P. lanio* [Русина и др., 2004а, 2005а, б; 2006а, б; Русина, 2009], которых затем отпускали в природу или оставляли для лабораторных экспериментов. Число особей, использованных для анализа рисунка, составило: 14838 самок (самки-основательницы, рабочие и будущие основательницы) и 2209 самцов.

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.

Исследование влияния количества и качества корма, полученного в личиночном состоянии, и зараженности личинок ос клещом *Sphexicozela connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtiidae) на фенотипическую изменчивость будущих основательниц ос полистов. Часть экспериментов была выполнена в лабораторных условиях, а часть непосредственно в природе (на территории Соленоозерного участка ЧБЗ в 2009–2010 гг. и урочища Вакаловщина Сумской обл. в 2010 г.). Во всех экспериментах использовался метод составления гнездовых карт, а в некоторых прибегали также к индивидуальному маркированию имаго

[Русина, 2006a]. Для сравнения размеров выборок особей (из контрольной и экспериментальной групп) были приготовлены препараты голов и крыльев будущих самок-основательниц по специальным методикам [Длусский и др., 1998; Перфильева, 2000]. Затем определяли следующие линейные размеры: максимальную ширину (HW) головы, а также длину и ширину 1-й и 2-й пары крыльев ($WgIL$, $WgIW$, $WgIIL$, $WgIIW$ соответственно) (Рисунок А1 Приложения А).

Хронографическая изменчивость *P. dominula* и *P. gallicus* была исследована на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ в 2003–2006 гг. с помощью анализа встречаемости вариантов рисунков у самок, вышедших с зимовки и приступивших к основанию гнезд весной (1), самок-основательниц к моменту выхода рабочих (2), самок-основательниц к выходу репродуктивного поколения (3) и будущих основательниц (4). Будущих основательниц отличали от рабочих по специфике сезонного развития семьи: они, как правило, появляются после массового выхода самцов. Всего на учете состояло 825 семей *P. dominula* и 209 семей *P. gallicus*, из которых полный цикл развития прошло соответственно 306 и 45 семей. В процессе исследования были просмотрены рисунки у 3698 экземпляров *P. dominula* и 1804 *P. gallicus*. Такая методика работы находится в полном соответствии с рекомендациями Ю. И. Новоженова [1989] по изучению хронографической изменчивости популяции: рисунки регистрируются, затем обрабатываются по этой методике, что существенно при относительных различиях между дискретной и непрерывной изменчивостью, а также в одних и тех же местах гнездования и в одни и те же фенологические сроки.

Для исследований **географической изменчивости** были использованы данные по встречаемости весной вариантов рисунков у самок-основательниц из разных поселений. Рабочие и будущие основательницы для анализа не использовались, поскольку даже в одной семье они чрезвычайно изменчивы по размерам и рисункам, а различия между рабочими из разных семей в конкретном поселении могут превышать различия между рабочими из

поселений регионального масштаба [Русина и др., 2004а, 2005б].

Для анализа географической изменчивости на региональном уровне послужили 928 самок-основательниц *P. gallicus* и *P. nimpha*, собранных в Украине и РФ. Различия в фенотипической структуре поселений на разных участках и в разные годы оценивали при помощи критерия сравнения χ^2 и расстояния Кавалли–Сфорцы, традиционно используемых в подобных исследованиях [Cavalli–Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991]. Сравнение фенооблика самок-основательниц на разных этапах их жизненного цикла проводили с использованием расстояния Кавалли–Сфорца как наиболее универсальной меры [Животовский, 1991]. Обобщенную дистанцию между выборками оценивали как среднее арифметическое из дистанций по отдельным признакам. Полученные таким образом матрицы фенотипических дистанций обрабатывали методами многомерного шкалирования для визуализации фенотипической траектории популяции ос в течение ряда сезонов. Статистическую значимость различий оценивали с помощью критерия χ^2 .

При изучении **связи фенотипической изменчивости с пространственно-этологической структурой популяции ос-полистов** учитывали, в каких условиях были выращены самки-основательницы и самцы. Для этого проанализировано воздействие хищников, паразитоидов и паразитов на семьи ос и на поселение в целом в предшествующем или в текущем сезоне. Оценка воздействия хищников осуществлялась по доле перезаложенных, узурпированных или разоренных семей. Зараженность поселения 1-ой генерацией паразитоида высчитывали как число семей с паразитоидами первой генерации от общего числа семей, выраженное в процентах. Численность клещей *S. connivens* определяли непосредственно путем подсчета и усреднения числа клещей на личинках, самках-основательницах, самцах или на будущих основательницах. В ряде случаев использовали не только живых особей, но и фиксированный в спирте материал.

Для каждого поселения определяли коэффициент корреляции между размерами семей и спецификой их пространственных характеристик, а также с морфологическими параметрами самок-основательниц. Размеры семей характеризовали по числу ячеек, яиц, личинок разных возрастов, куколок и выращенных имаго. В качестве основного морфологического параметра был взят меланиновый рисунок, а в некоторых случаях учитывались также размеры особей.

Дополнительно рассчитывали корреляцию между характером меланиновых рисунков самок-основательниц и пространственными характеристиками их семей. Последние параметры включали высоту расположения сота над землей, расстояние до ближайшего соседнего гнезда, скученность гнезд на площадке 10 X 10 м. Если хотя бы один из параметров размеров семей давал достоверную корреляцию с показателями рисунка самок-основательниц, делали вывод о различии основательниц разных морфотипов по срокам начала гнездования. При наличии достоверной корреляции размеров семей исключительно с их пространственными показателями различия по срокам гнездования считали не зависящими от изучаемых морфологических показателей.

У самок-основательниц отмечали склонность к одиночному гнездованию или гнездованию в скоплениях, к гаплометрозу или плеометрозу, а у самцов – особенности репродуктивного поведения (одиночное токование, групповое токование или миграции). Таким образом были проанализированы 15 поселений *P. gallicus*, *P. dominula* и *P. nimpha* на растениях, а также 4 поселения *P. dominula*, *P. nimpha* и *P. lanio* в укрытиях.

Поведенческие наблюдения и эксперименты были направлены на выявление специфики поведения особей разных каст, разного возраста и разных функциональных групп. Регистрировали все наблюдаемые формы поведенческой активности 2–4 уровней интеграции [Панов, 1978]. Первичное протоколирование наблюдаемых поведенческих актов осуществлялось с помощью специальных символов. Индивидуальная регистрация поведения ос

в природных и лабораторных условиях позволила получить данные о социальной организации семьи, функциональной специализации самок и рабочих, специфике строительной активности и защитного поведения, выявить межвидовые различия и др. Общая продолжительность наблюдений – более 1200 часов.

Анализ структуры скрещиваний. В лабораторных условиях в июле–августе 2006–2008 гг. на территории Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ изучали спаривание разных по фенотипу самцов и самок *P. dominula*. В пластиковый контейнер помещали индивидуально помеченных самку и четырех самцов. В течение 10 минут регистрировали все взаимодействия особей: приближение самца к самке с ощупыванием ее тела антеннами, попытки копуляции без видимого контакта гениталий и собственно спаривание (контакт гениталий в течение 15–30 сек). Также отмечали характер реакции самки на приближение самца, нейтральный или агрессивный. Каждая особь тестировалась в условиях выбора брачного партнера 4–5 раз в разных по составу группах в течение 3 дней. При анализе особи, участвовавшие в копуляции (454 брачные пары), были разделены на группы по размерам, по меланиновому рисунку и интенсивности зараженности клещом. Теоретические частоты скрещиваний были рассчитаны на основании предположения о случайном характере образования пар. Распределение частот признаков оценивали по критерию χ^2 .

С помощью **статистических методов** проведена оценка влияния ряда факторов (погодно-климатических, плотности гнездования, возраста и размеров семей, зараженности паразитоидами и др.) на специфику пространственно-этологической и фенотипической структуры популяций, характера организации семей и их размеров у ре- и номоциальных видов ос.

Обработку массива полученных данных проводили стандартными методами статистической обработки материала [Лакин, 1990]. По критерию Шапиро–Уилка проводили анализ вида распределения изучаемых параметров. В тексте диссертации при нормальном распределении признаков

выборку представляли в виде среднего $M \pm$ среднеквадратическое отклонение SD , а в случае ненормального распределения – в виде медианы $Me [25; 75]$ (25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) [Гланц, 1999]. Приводили также минимальные и максимальные значения признака $[min; max]$. Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft, Inc. USA 1984–2001) и программы Biostastica 4.03 (S. A. Glantz, McGraw Hill, перевод на русский язык - «Практика», 1999).

ГЛАВА 2 СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН

Популяция представляет собой биологическую систему надорганизменного уровня, обладающую структурой, специфическими функциями и комплексом механизмов, обеспечивающих целостность и функциональную устойчивость системы в изменчивых условиях внешней среды, т.е. механизмов поддержания динамического равновесия популяции [Шилов, 1967, 1977, 1991а,б; Шварц, 1967, 1970, 1972; Наумов, 1977]. Популяция имеет иерархическую структуру в пространственном, временном и управленческом отношении.

Механизмы поддержания популяционного гомеостаза, условно подразделяемые на три функциональные категории, обеспечивают: (1) формирование и поддержание пространственно-этологической структуры популяции; (2) регуляцию плотности ее населения; (3) поддержание генетической структуры популяции [Шилов, 1977, 1991а, б].

Каждый из этих механизмов включает в себя саморегулирование, самоорганизацию и передачу информации по каналам прямой и обратной связи [Арманд, 1988]. При этом саморегуляция позволяет достигать целостности и функциональной устойчивости системы с сохранением структуры последней, а самоорганизация – в процессе изменения структуры.

В отличие от представлений о популяции как о совокупности особей (семей) одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определённую территорию, в свете теории функциональных систем популяцию можно рассматривать как совокупность множества взаимодействующих функциональных систем (ФС) различного уровня организации, каждая из которых, избирательно объединяя особей, семьи, а также окружающую их среду, обеспечивает достижение полезных для популяции приспособительных результатов, которые обуславливают устойчивость ее существования.

При рассмотрении популяции с позиции ФС уместно обратиться к представлению инвариантности («свойство некоторых существенных для системы отношений сохраняться при её определенных преобразованиях») [Философский..., 1989, с. 211]. В общей теории систем (ОТС) выделяют структурные, функциональные, генетические, эволюционные и др. инварианты; они могут быть универсальными (присущими всему живому) и специфичными для отдельных групп.

При анализе биосоциальной эволюции выделяют инварианты, связанные с индивидуально-витальными и социально-витальными потребностями организма [Плюснин, 1990]. В число индивидуально-витальных инвариантов включают территориальность (отношения индивида к элементам среды, имеющим для него значение ресурсов) и семью (отношения, связанные с воспроизводством). В качестве социально-витальных инвариантов рассматриваются асимметричность взаимодействий (доминантная иерархия как потребность сохранения статуса и социальной роли индивида) и отношения, направленные на сохранение сообщества (выражаются в дружеских, эмпатийных взаимоотношениях между собой сородичей и немногих знакомых особей своего и/или чужого вида). Специфика социальных инвариантов общественных насекомых подробно описана А. А. Захаровым [2005б].

Однако представляет интерес рассмотрение в применении к общественным осам некоторых универсальных инвариантов, проанализированных А. Д. Армандом [1988] и В. П. Поповым [2005, 2007], таких, как иерархичность, «овладение временем», создание новой информации и инварианты нелинейного мира. Они могут быть названы телеономическими принципами функционирования биосистем [Акчурина, 2006; Нигматуллин, 2012], поскольку имеют непосредственное отношение к выживанию вида и популяции.

2.1 Иерархический принцип организации популяции ос-полистин

2.1.1 Пространственно-временная иерархия

Структура и организация популяций подчинена основной функции – выживанию. В процессе микроэволюции, если рассматривать ее с точки зрения кибернетики [Шмальгаузен, 1968], управляемым объектом служит вид в целом, представленный системой иерархически соподчиненных популяций: парцелл, элементарных популяций, экологических популяций и географических популяций [Наумов, 1963, 1967, 1977].

Локальные поселения ос (парцеллярные группировки) в разных стадиях могут существенно различаться по структуре и организации семей [Русина, 2006а], их зараженности паразитами [Орлова и др., 2011] и воздействию энтомофагов [Русина, 2008, 2009].

Так, на юге Украины загнездившиеся весной самки-основательницы *Polistes dominula* заражены клещом *Sphexicozela connivens* чаще в укрытиях, чем при гнездовании на растениях (Рисунок 2.1) [Орлова и др., 2011]. Зимовавшие самки-основательницы являются переносчиками гетероморфных дейтонимф *S. connivens* и, следовательно, служат источником инвазии дочернего поколения [Mahunka, 1970; Орлова и др., 2011]. Весной экстенсивность инвазии самок-основательниц в среднем достигает 34 % (на особи может находиться до 43 клещей). Клещи с основательниц переходят в гнездо, потом на личинок старших возрастов 1-й когорты рабочих, линяя в тритонимф, а затем – в имаго. Развитие клещей и весь их жизненный цикл в дальнейшем протекает в гнезде и связан с жизненным циклом осы-хозяина. С середины июля, когда в гнезде выходят из куколок самцы и будущие основательницы, на них, а также на поздних рабочих и самцах, начинают появляться гетероморфные дейтонимфы клеща. С распадом семьи клещи на этой стадии уходят на зимовку вместе с будущими основательницами.

Гапло- и плеометротичные самки не различаются по интенсивности клещевой инвазии. Только в годы низкой клещевой инвазии при гнездовании

на растениях выявляется склонность зараженных самок к объединению в плеометротичные группы (Рисунок 2.1).

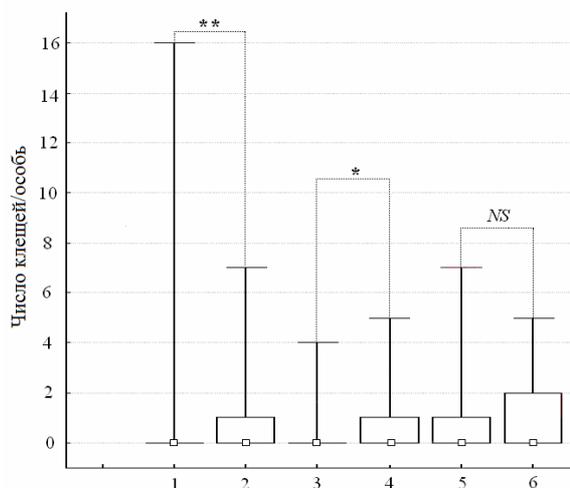


Рисунок 2.1 — Интенсивность клещевой *Sphexicozela connivens* инвазии самок-основательниц *Polistes dominula*. 1, 3, 4 – растения; 2, 5, 6 – укрытия; 1 и 2 – общая выборка; 3,5 – гапло-; 4,6 – плеометроз; 3, 4 – выборка основательниц из ЧБЗ в 2011 г. Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; NS – статистически незначимые отличия [по: Орлова и др., 2011].

Локальные поселения осы *P. dominula* различаются по соотношению сильно-, слабо- и не зараженных *S. connivens* семей. При этом некоторые паразитоиды, в частности, *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera, Eulophidae) избегают семей и поселений, сильно зараженных клещом *S. connivens* (Рисунок 2.2).

Воздействие энтомофагов (хищников и паразитоидов) приводит к гибели имаго, расплода и/или части семей, что в свою очередь вызывает изменение характера развития последних, а вследствие этого и структуры поселений [Русина, 2006а]. Появляются семьи сиротские (т.е. лишенные самки-основательницы), семьи, в разной степени зараженные паразитами и паразитоидами, узурпированные (захваченные чужой самкой), а после разрушения первичных гнезд отстраиваются вторичные. Если хищники чаще разрушают семьи *P. dominula* при открытом гнездовании, то паразитоид *Latibulus argiolus*, напротив, интенсивнее поражает расплод в укрытиях [Русина, 2006а, 2008]. На чердаках, где обитают два вида, *P. dominula* и *P.*

nimpha, паразитоид *E. schmitti* чаще встречается в гнездах второго, где клещ *S. connivens* не отмечается.

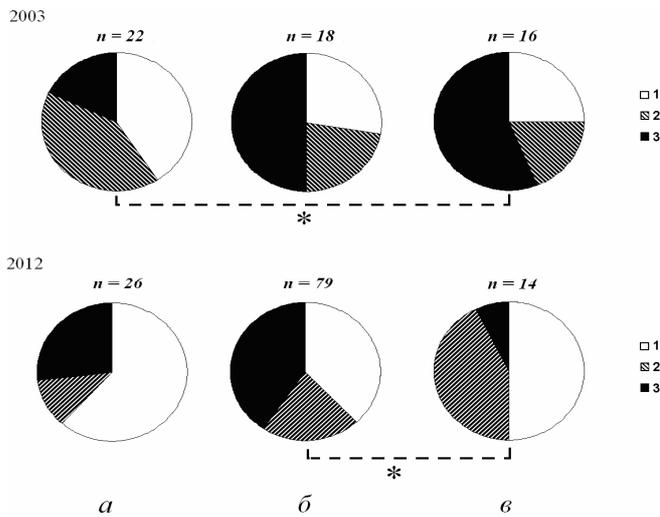


Рисунок 2.2 — Доля семей *Polistes dominula* (Christ), сильно- (1), слабо- (2) и не зараженных (3) клещом *Sphexicozela connivens* Mahunka в локальных поселениях (2003 г.).

Примечание: а, б и в – локальные поселения, в которых встречаются гнезда с *Elasmus schmitti* Ruschka; с *Latibulus argiolus* (Rossi) и не зараженные паразитоидами гнезда соответственно. Примечание: * – $p < 0.05$.

Семьи в конце цикла существенно различаются по количественному составу, соотношению полов выращенного репродуктивного поколения и по характеру прекопулятивного поведения самцов [Русина, 2006а, 2009; Фирман, Русина, 2011]. Обнаружена также связь демографических характеристик семей *P. dominula* с продолжительностью преимагинального развития выращиваемых в них самцов как одним из вероятных факторов, обуславливающих их фенотипическое разнообразие [Фирман, Русина, 2013]. Так, у самцов ($n = 18$), выращенных в семьях с самкой-основательницей, продолжительность отдельных стадий преимагинального развития (старшего личиночного возраста и куколки) меньше, чем у самцов из сиротских семей ($n = 29$). Для личинок V возраста она составляет 6 [5; 6] [5; 7] и 7 [7; 7] [6; 8] дней, а для куколок – 11 [10; 12] [10; 13] и 13 [13; 14] [12; 14] дней соответственно (все $p < 0.05$). Сравнение двух групп отобранных семей по демографическим параметрам (размеру гнезд, составу расплода, числу

фуражиров, приходящихся на одну личинку старшего возраста) не выявило различий между ними. Интенсивность виляний брюшком у самок-основательниц из успешных семей в среднем составляла 37 [25; 39] [15; 74]. У рабочих, как из семей с основательницами, так и из сиротских, виляний брюшком не наблюдали.

Как известно, эти же факторы (трофика и механический стресс) включены и в механизмы детерминации кастовых различий между рабочими, промежуточными особями и будущими основательницами [Karsai, Hunt, 2002; Hunt, 2007; Jeanne, 2009; Jeanne, Suryanarayanan, 2011].

С интенсивностью клещевой инвазии связаны и другие существенные события в жизни самок-основательниц: выбор брачного партнера, выход из зимнего оцепенения, выбор места и сроков начала гнездования конкретной особью, а также специфика формирования локального поселения (рассмотрено в главе 5). В рассматриваемых условиях взаимоотношения осы-хозяина с клещом имеют адаптивный характер, поскольку сильно-зараженные основательницы преимущественно селятся в защищенных от хищников местах, чаще основывая семьи группами и успешнее осуществляя восстановление гнезд после разрушения хищниками; их семьи избегают заражать некоторые паразитоиды. Вероятно, поэтому клещевая инвазийность включена в механизм популяционного гомеостаза; она может рассматриваться как пример выживания популяции путем «самоослабления» [Holling, 1964] или с точки зрения «расширенного фенотипа» [Савинов, 2012; Hughes, 2008, 2013].

По-видимому, в популяциях *P. dominula*, где клещ не встречается, следует ожидать иных механизмов популяционного гомеостаза.

В отношении каждой из стаций, каждой парцеллярной группировки (наименьшей группировки, локального поселения) можно говорить и о временной структуре, которая обусловлена последовательностью воздействия перечисленных факторов и произошедших событий.

А. А. Болдачев [2007], рассматривая временную иерархическую

структуру, отмечает сходство в ее построении (по типу матрешки) с пространственной системой. Так, элементарные события переходов (т.е. изменения в характере развития семей) включены в динамические системы; совокупности процессов составляют функциональные системы, которые в свою очередь объединены в циклические и эволюционные системы. Однако, отмечает Болдачев, формирование эволюционной системы, т.е. самой высокой во временном отношении, предшествует появлению элементарных составляющих, несмотря на то, что «систему какого бы уровня временной иерархии мы ни рассматривали, реально, в текущем временном срезе она может быть представлена исключительно лишь элементарными переходами» [Болдачев, 2007].

На наш взгляд, здесь нет противоречий, если рассматривать временную иерархию с позиции теории функциональных систем и системогенеза [Анохин, 1948, 1978], т.е. избирательного созревания и становления функциональных систем, их отдельных частей в процессе онтогенеза особи и жизненного цикла семей в популяции.

Выделяют первичный, вторичный и эволюционный системогенез [Анохин, 1970, 1973; Судаков, 1984, 2011]. Применительно к осам-полистинам первичные ФС складываются в ходе жизненного цикла и отражают врожденный репертуар; вторичные ФС, модифицированные индивидуальным опытом и спецификой развития особей и семей, отражают свойства фенотипической пластичности. В стрессовых ситуациях наряду со становлением первичного репертуара функциональных систем проявляются и ранее сложившиеся ФС («память» популяции). По мнению К. В. Анохина [2010], эволюционный системогенез включает генетическую ассимиляцию вторичных ФС.

Процессы адаптации популяции к меняющимся условиям среды будут рассмотрены с помощью анализа фенотипической изменчивости самок-основательниц и самцов ос-полистов в главах 4 и 5.

2.1.2 Информационная иерархия

Разнообразие природных систем по составу элементов и по характеру связей сводят к трем основным типам: жесткому, нуклеарному и корпускулярному [Малиновский, 1960, 1968, 1970; Арманд, 1988, 2001]. Эти системы различаются не только по составу элементов, но и по типам связей. Жесткие и нуклеарные системы в большинстве случаев объединяются однонаправленными связями, а основным механизмом защиты от внешних и внутренних воздействий (шума) служит саморегулирование по принципу обратной связи (в контурах с обратной зависимостью преобладают $+/+$ и $+/-$). Реакция системы на воздействие происходит по принципу «измениться, чтобы сохраниться». При этом достигается состояние динамического равновесия (гомеостаза). Нуклеарные системы характеризуются высокой согласованностью компонентов, которая появляется благодаря формированию общего координирующего центра – «ядра». Нуклеарная система может реагировать на воздействие за счет утраты «периферийных» элементов. У систем такого типа вырабатываются специальные механизмы защиты центрального элемента, поскольку от него напрямую зависит их функционирование.

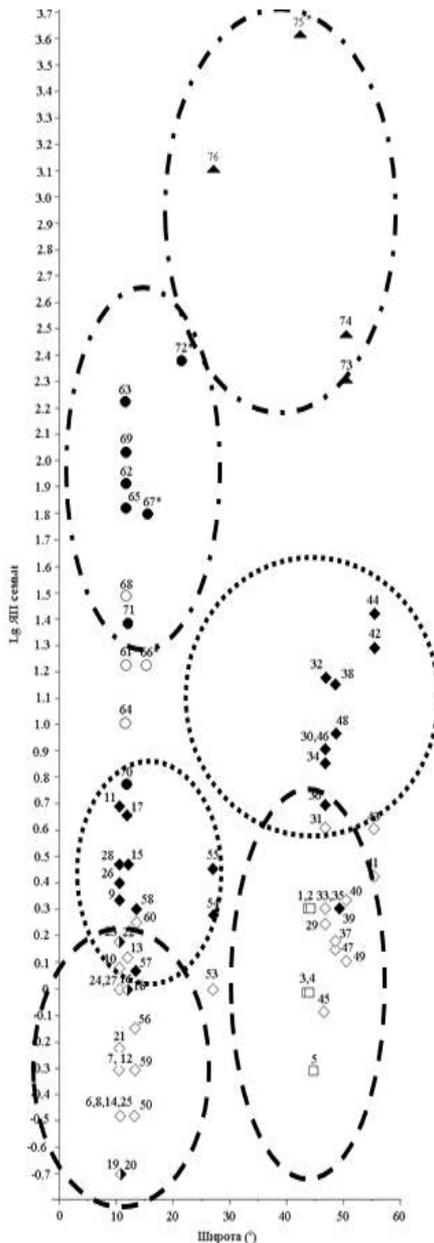
В корпускулярных системах обычны конкурентные зависимости ($-/-$), но возможны и другие варианты. В корпускулярных системах используется иной механизм защиты от шума: изменения сводятся к минимуму за счет понижения чувствительности к воздействиям. Это достигается ослаблением связей между элементами системы. Для биологических систем такого типа характерно избыточное размножение однотипных элементов и конкуренция между ними. Повышение устойчивости у корпускулярных систем поддерживается увеличением элементов, а у жестких – возникновением новых контуров обратной связи [Арманд, 1988].

Не все биологические системы можно однозначно отнести к тому или иному типу. У муравьев эта иерархия достаточно сложна [Захаров, 1984, 2005a], а у ос-полистин в силу их биологических особенностей можно

ожидать более упрощенных схем [Русина, 2013].

Специфика организации популяции ос-полистин сопряжена с характером онтогенеза самок-основательниц и их плодовитостью. Высокие темпы яйцекладки самок (до 800 яиц/сутки) и относительно небольшая продолжительность преимагинального развития (до 23 дней) позволяет семьям номосоциальных видов быстро восстанавливаться после перезакладки гнезда и достигать крупных размеров [Richards, 1978]. 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.

Специфика организации популяции и наличие признаков жесткой, корпускулярной или нуклеарной систем сопряжены с характером онтогенеза самок-основательниц и их плодовитостью. Высокие темпы яйцекладки самок (до 800 яиц/сутки) (Рисунок 2.3) и относительно небольшая продолжительность преимагинального развития (до 23 дней) позволяют семьям номосоциальных видов быстро восстанавливаться после перезакладки гнезда и достигать крупных размеров. С этим связано использование роения как основной стратегии при воздействии неблагоприятных абиотических и биотических факторов. Примечательно, у ос трибы *Eriopini* на основании данных, взятых нами из статьи М. Дж. Вест-Эберхард с соавторами [West-Eberhard et al., 2006], обнаружена корреляция между числом видов в родах и максимальными размерами семей в пределах рода: $r_s = 0.61$, $n = 18$, $p < 0.01$. Эти параметры составляют, например, для больших родов *Agelaia* соответственно 31 и 1000000, *Brachigastra* 16 и 20000, *Polybia* 59 и 15000 или *Protopolybia* 32 и 11000, а для малочисленных родов – *Nectarinella* 2 и 100, *Asteloeca* 3 и 50, *Chartergus* 3 и 3000 и т.д. Такие факты могут рассматриваться как косвенное свидетельство включенности параметров ЯП в эволюционные преобразования.



I. Одиночные виды Eumeninae 1 – *Discoelius dufourii* (Lepeletier); 2 – *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis); 3 – *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (Herrich-Schaeffer) 4 – *Katamenes flavigularis* (Blüthgen); 5 – *Syneuodyn erusegregius* (Herrich-Schaeffer) [по: Иванов и др., 2005; Иванов, Фатерыга, 2003, 2006; Фатерыга, Иванов, 2009].

II. Ресоциальные виды подсем. Polistinae: 6, 7* – *Mischocyttarus alfkeni* (Ducke) (А, В); 8–11* – *M. baconi* Starr (А, Б, В, Г); 12, 13* – *M. collarellus* Richards (А, В); 14–17* – *M. injucundus* (de Saussure) (А, Б, В, Г); 18* – *M. surinamensis* (de Saussure) (Б); 19, 20* – *Polistes goeldii*

Ducke (А, Б); 21–23* – *P. lanio* (Fabricius) (А, Б, В); 24* – *P. pacificus* Fabricius (В); 25–28* – *P. versicolor* (Olivier) (А, Б, В, Г); 29–32*** – *P. dominula* (Christ) (А, Б, В, Г); 33–36*** – *P. nimpha* (Christ) (А, Б, В, Г); 37–38***** – *P. nimpha* (А, Б) [Провальское отд. ЛПЗ]; 39***** – *P. nimpha* [Стрельцовское отд. ЛПЗ]; 40***** – *P. nimpha* (А); 41–44 – *P. nimpha* (А, Б, В, Г) [г. Курган, по данным И. А. Пекановой, личное сообщение]; 45–46*** – *P. gallicus* (L.) (А, Б); 47–48***** – *P. gallicus* (А, Б) [г. Луганск]; 49***** – *P. gallicus*; 50** – *P. stigma* (Fabricius) (А); 51, 52 – *P. fuscatus* (А, Б [по: West-Eberhard, 1969]); 53–54 – *P. formosanus* Sonan (А, Б, Г, [по: Miyano et al., 2010]); 56–58** – *Ropalidia marginata* (Lepeletier) (А, Б, Г); 59, 60** – *R. cyathiformis* (Fabricius) (А, В);

III. Номосоциальные виды подсем. Polistinae. 61, 62* – *Polybia occidentalis* (Olivier) (Д, Е); 63* – *P. rejecta* (Fabricius) (Е); 64, 65* – *Protopolybia exigua* (de Saussure) (Д, Е); 64, 65** – *P. exigua* (Д, Е); 68, 69* – *Metapolybia cingulata* (Fabricius) (Д, Е); 70* – *Apoica pallens* (Fabricius) (Е); 71* – *Brachygastra bilineolata* Spinola (Е); 72 – *B. lecheguana* (Latreille) (Е по: Machado et al., 1988).

IV. Виды подсем. Vespinae: 73 – *Vespula vulgaris* (Linnaeus) (Е); 74 – *V. germanica* (Fabricius) (Е) [по: Spradbery, 1973b]; 75 – *V. germanica* (Д) [по: Spradbery, 1973b]; 76 – *V. maculifrons* (du Buysson) (Д) [по: Ross, Visscher, 1983].

Рисунок 2.3 — Суточная яйцевая продукция самок в семье ос-веспид. По оси ординат логарифм суточной яйцевой продукции самок в семье, по оси абсцисс широта местности (*– для видов южного полушария). Примечание. А и Б – гаплетроз до и после выхода рабочих соответственно; В и Г – плеометроз до и после выхода рабочих соответственно. Д и Е На рисунке параметры ЯП после выхода рабочих выделены темным цветом. * – Тринидад; ** – Индия; *** – Ивано-Рыбальчанский участок ЧБЗ; **** – Провальское и Стрельцовское отделения ЛПЗ; ***** – с. Бабинцы, Киевская обл.

Роение может быть рассмотрено как размножение однотипных элементов (семей), что дает основание считать популяцию этой группы ос корпускулярной системой.

Напротив, 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 (от 0.2 до 15 яиц/сутки) отмечаются у ресоциальных видов, чем можно объяснить большое разнообразие семей и наличие плотностно-зависимых реакций, т. е. признаков жестких систем.

Отметим, что самки тропических ресоциальных видов полистин по сравнению с некоторыми эвменинами, которые прогрессивно снабжают гнездо (progressive provisioners), выкармливают одновременно более одной личинки [Evans, 1973; West-Eberhard, 1987 a, 2005]. При этом у эвменин, пока личинка не окуклится, новое яйцо не откладывается даже при наличии пустых ячеек.

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

Поскольку в регионах с умеренным климатом обнаружен широтно-долготный градиент размеров семей, а следовательно, темпов яйцекладки, то можно говорить о том, что северные и восточные популяции состоят из более плодовитых особей.

Иерархический принцип построения популяционных систем обеспечивает возможность разноуровневой специализации по переработке отдельных видов информации [Северцов, 2008]. Это позволяет популяции быстро реагировать на абиотические и биотические сигналы, которые

анализируются уже на промежуточных (индивидуальном, включая преимагинальный, и семейном) уровнях.

В то же время многоуровневость популяционных систем создает условия для тонкого регулирования процессов функционирования семей посредством влияний более высоких уровней на более низкие и наоборот. Социум (семья) регулирует процессы индивидуального развития, характера взаимоотношений и активность особей внутри себя.

Как отмечает А. С. Северцов [2008, с. 109], «существование иерархической организации популяционной структуры вида означает существование последовательного многоступенчатого контроля естественным отбором генетической изменчивости. Этот многоступенчатый контроль обеспечивает формирование комплексов генов, адаптирующих особей, их носителей, к тому диапазону экологических условий, который свойственен популяции данного иерархического уровня в данной части ареала вида». Эволюционный аспект иерархии рассматривается в эпигенетической теории эволюции. В малочисленных группах организмов быстрее консолидируются и эффективнее контролируются отбором (во время депрессии численности и в субоптимальных местообитаниях) комплексы малых мутаций, меняющие креоды морфогенеза.

Комплексы генов, которые прошли естественный отбор в парцеллах и элементарных популяциях, будут распространяться, т.е. переходить на более высокие ступени популяционной иерархии. Поскольку диапазон условий существования у географических популяций гораздо шире, чем у экологических, то комплекс генов (при условии его адаптивности) будет далее распространяться. Это же может быть отнесено и к ФС: существование иерархической организации структуры вида и популяции способствует многоступенчатому контролю естественным отбором ФС.

Следовательно, существование иерархической организации структуры вида и популяции способствует многоступенчатому контролю естественным отбором генетической изменчивости.

В целом темп яйцекладки семьи – важное свойство функционально-морфологического совершенства организации семьи и популяции и может рассматриваться как системный критерий прогресса у ос-полистин, поскольку отражает признаки сложности и степень интеграции структуры и функции.

2.2 Гнездостроительное поведение у ос-полистин

2.2.1 Ресоциальные виды ос-полистин

2.2.1.1 Манипулирование строительным материалом

Рабочие ресоциальных видов начинают фуражировку в возрасте нескольких дней и в течение всей жизни сочетают ее с внутригнездовыми работами [Post et al., 1988; Русина, 2006а]. В гнездо доставляется пища (нектар, добыча животного происхождения) и строительный материал (бумажная пульпа, вода). Вода используется также для охлаждения гнезда. Разделение функций между рабочими выражается как в предпочтении выполнения того или иного способа фуражировки (полиэтизм предпочтений), так и в характере манипулирования доставляемым грузом (task partitioning): фуражир сам выполняет все последующие действия с грузом либо частично или полностью передает этот груз другим членам семьи. Для некоторых ресоциальных видов показано увеличение частоты передачи груза другим рабочим в семье по мере ее роста [Post et al., 1988; Русина, 2006а]. Кроме того, у данной группы ос фуражиры склонны к передаче пищи, а не строительного материала.

Специализация рабочих с учетом характера манипулирования животным кормом и предпочтением строительной деятельности описана у *Polistes fuscatus* [Post et al., 1988].

Выделяются три функциональные группы: 1) рабочие, отдающие предпочтение охоте, а не строительству; они склонны к передаче белкового

груза; 2) поставщики строительного материала; не склонные передавать животный корм другим рабочим и 3) не фуражирующие рабочие, занятые лишь внутригнездовой деятельностью. Сходная специализация отмечена у *P. dominula*, *P. nimpha* и *P. gallicus*, однако у двух последних видов активные строители включены в формирование и поддержание структуры доминирования между рабочими [Русина, 1999а, 2006]. Доминантные рабочие *Mischocyttarus mastigophorus* Richards чаще, чем подчиненные, собирают строительный материал и получают белковый корм от охотников [O'Donnell, 1998].

Описание путей передачи информации и материала в процессе строительства у ресоциальных полистин основано на совмещенных данных по *Mischocyttarus drewseni* (de Saussure), *M. injucundus*, *M. alfkeni*, *Polistes fuscatus*, *P. gallicus*, *P. dominula*, *P. nimpha*, *P. lanio* и *P. versicolor* [Jeanne, 1972; Downing, Jeanne, 1987, 1988; Русина, 2006а; Русина и др., 2011]. Обычно весь комплекс строительного поведения выполняет одна рабочая особь. Оса осматривает гнездо, получая информацию о необходимости его достройки (стигмергические стимулы). Она покидает гнездо, набирает воду, летит к источнику строительного материала, смачивает поверхность водой и возвращается с порцией строительного материала. Затем рабочая использует строительный материал, руководствуясь стигмергическими стимулами. В некоторых случаях основательница побуждает рабочую к фуражировке направленными в ее сторону бросками или доминирует над ней [Reeve, Gamboa, 1983, 1987; Русина, 2006а]. Основательница или другая рабочая (например, у *Polistes fuscatus* [Downing, Jeanne, 1988]) при возвращении фуражира весь груз или его часть может выпросить или забрать. Но в конечном счете строительство гнезда является индивидуальной задачей, поскольку для ее выполнения достаточно стигмергических стимулов, исходящих от гнезда [Jeanne, 2003].

У всех изученных нами ресоциальных видов фуражиры передавали друг другу только пищу, а строительный материал и воду использовали сами

(Рисунок 2.4). Иногда самка-основательница отнимала строительный материал (частично или полностью). Такое поведение самки-основательницы наблюдалось нами у всех видов, кроме *P. lanio* и *M. injucundus*. Последнее могло быть связано с непродолжительными наблюдениями и небольшим числом семей, взятых для анализа.

Следует отметить, что такое поведение чаще регистрировалось у самок-основательниц с высокой плодовитостью. Так, семьи *P. nimpha* в период исследований на территории ЛПЗ имели следующие показатели: размеры гнезд – 95 [62; 114] [49; 192] ячеек (здесь и далее приводятся усредненные показатели в виде медианы, квартилей, минимального и максимального значения признака Me [25; 75] [min; max]), число рабочих 12 [8; 18] [4; 32], число яиц 25 [11; 32] [5; 40], число личинок младшего возраста 6 [5; 10] [1; 14], число личинок старшего возраста 14 [10; 23] [4; 28] и число куколок 19 [9; 22] [6; 32]. Частота прилетов рабочих со строительным материалом достигала в среднем 3 (максимально – 7) случаев/ч.

Обнаружена положительная корреляция между числом яиц в гнезде (показателем плодовитости самок-основательниц), с одной стороны, и размерами гнезд, а также числом куколок и рабочих, с другой ($r_s = 0.76$; 0.68 и 0.66 ; $n = 17$; $0.001 < p < 0.01$ соответственно).

Кроме того, самки-основательницы *P. nimpha* тем чаще отнимали строительный материал у прилетающих с ним фуражиров, чем больше были их гнезда (учитывалось 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 ЧБЗ в годы роста численности популяции, когда семьи были почти в два раза более крупными по сравнению с годами пика и спада численности, случаи отнятия строительного материала у рабочих самками-основательницами наблюдалось в 1.5 раза чаще у *P. gallicus* и в 4 раза чаще у *P. dominula*. Обнаружена положительная корреляция, с одной стороны, между частотой отнимания основательницами строительных материалов и, с другой, размерами гнезд у *P. gallicus* ($r_s = 0.69$; $p < 0.05$), а у *P. dominula* – с

числом рабочих в гнездах ($r_s = 0.73$; $p < 0.01$).

2.2.1.2 Влияние плотности гнездования на специализацию рабочих

Показано, что охотники в семьях *P. dominula*, гнездящихся на растениях, встречаются реже, чем в семьях из укрытий [Русина, 2006а]. Эти различия могут быть обусловлены влиянием на фуражировочную активность обеспеченности семьи пищей или плотности гнездования. Результаты экспериментального исследования одного из факторов, в частности плотности гнездования, приводятся ниже.

В природных условиях ЧБЗ (июнь 2005 г.) было смоделировано влияние плотности гнездования на характер предпочтений фуражиров *P. dominula*: сбор строительного материала или охота. Семьи, найденные в мае–июне, были перенесены в садки и оставлены на прежнем месте гнездования. Среди поселений ос были выбраны два таких, в которых гнезда располагались друг от друга на расстоянии более 15 м. Ночью в каждом из поселений к одному гнезду, названному резидентным, перемещали еще два гнезда таким образом, что на площадке в один м² оказывались три гнезда. Анализ предпочтения рабочими выполнения того или иного типа фуражировки и форм манипулирования грузом был проведен в резидентных семьях до и после экспериментального повышения плотности гнездования. Выделили следующие полиэтические группы [Русина, 2006а]: 1) строители – рабочие, предпочитающие сбор бумажной пульпы, а после охоты не передающие белковый корм другим членам семьи; 2) охотники – чаще доставляли в гнездо белковый корм, а не бумажную пульпу; 3) фуражиры без предпочтений, совмещающие в приблизительно равной степени охоту и доставку строительного материала; 4) нектароносы; 5) водоносы и 6) внутригнездовые рабочие.

В резидентных семьях случаев отнятия у фуражиров строительного материала самками или рабочими не наблюдали. Вместе с тем, как видно из табл. Б.1 Приложения Б, в ходе эксперимента в семьях изменилось численное

соотношение разных полиэтических групп рабочих ($\chi^2 = 11.41$; $df = 5$; $p < 0.05$) [Русина и др., 2011].

Рабочие, которые до опыта совмещали в приблизительно равной степени охоту и добычу строительного материала, переключились на поставку строительного материала. Активные строители практически полностью перестали охотиться. Так, до начала эксперимента отмечено 4–12 поставок строительного материала против 1–4 животного корма, а после – 9–18 против 0–1. У рабочих-строителей отмечены 5 случаев яйцекладки, при этом 345 из 494 актов доминирования (69.8 %) совершено самками-основательницами по отношению к этим рабочим. Концы крыльев последних были повреждены в результате агрессивных действий самок-основательниц. Анатомирование 3 рабочих-строителей из гнезда № 80 показало наличие развитых яичников и яиц, готовых к откладке, однако их сперматеки были пусты, т. е. эти рабочие не спаривались с самцами.

Таким образом, у ресоциальных видов, как показывают и литературные, и наши данные (Рисунок 2.4), поставщики редко передают строительный материал другой особи. Случаи передачи бумажной пульпы от поставщиков другим особям редки и обычно связаны с отнятием груза основательницей. 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.

Как показывают результаты эксперимента, индивидуальная специализация рабочих *P. dominula* невысока, и регуляция жизнедеятельности семьи у этого вида осуществляется перераспределением фуражировочной активности особей. Так, экспериментальное повышение плотности гнездования семей привело к увеличению доли особей, занятых сбором бумажной пульпы, и к фертилизации (развитию яичников) некоторых из них. Это также свидетельствует о неполном разделении репродуктивной сферы и сферы обеспечения.

В целом увеличение функциональной группы строителей и учащение агрессивных контактов с ними со стороны самки-основательницы может выступать механизмом регуляции численности популяции на семейном уровне организации. Описанные в литературе внутри- и межвидовые различия в характере полиэтических групп рабочих, а также связь полиэтизма с иерархией доминирования, по-видимому, также связаны с адаптацией к месту гнездования [Jeanne, 1972; Strassmann et al., 1984b; Downing, Jeanne, 1987; Post et al., 1988; O'Donnell, 1995a, 1996; Русина, 2006a].

2.2.2 Номосоциальные виды ос-полистин

Высокоорганизованные в социальном отношении номосоциальные виды ос достигают специализации рабочих посредством возрастного полиэтизма; при этом также выражена индивидуальная специализация фуражиров. Манипулирование доставляемым грузом (строительным материалом, водой, добычей животного происхождения и нектаром) у этой группы видов полностью разделены на две подзадачи: сбор и использование. Фуражиры двух функциональных групп доставляют и передают другим особям пищу (животную добычу и нектар) и гнездовой материал (древесную пульпу и воду). Отдельные фуражиры *Polybia occidentalis* поставляют один или два вида материала в течение всего периода активной фуражировки [O'Donnell, Jeanne, 1990 b; Jeanne, 2003]. Если они переходят на другой материал, то это чаще материал из той же функциональной группы (пищевой или гнездовой). Сходная специализация в фуражировке также встречается у *Metapolybia* spp. и у *Protopolybia exigua*, численность семей которых находится в пределах 100–200 взрослых особей [Forsyth, 1981; Karsai, Wenzel, 2000]. Обнаружено, что чем больше семья у *Polybia occidentalis* и *Metapolybia* spp., тем с большей вероятностью рабочие сохраняют приверженность одному виду груза [Jeanne, 1986b; Karsai, Wenzel, 1998, 2000].

Имеются данные о близком генетическом родстве среди рабочих *Polybia*

aequatorialis, которые специализируются на доставке определенного материала [O'Donnell, 1996, 1998].

Пути передачи информации и материала в процессе строительства у *Polybia occidentalis* описаны Р. Джинном [Jeanne, 1996]. В сам процесс постройки гнезда и гнездовой оболочки вовлечены три специализированные группы особей [Jeanne, 1986b, 1996]. Поставщики воды возвращаются в гнездо с полным зобиком. Отрыгивая воду, они передают ее одному или двум реципиентам, которые могут принадлежать к сборщикам пульпы либо к строителям; особи этих групп используют воду при операциях со строительным материалом. Сборщики пульпы летят к источнику строительного материала и используют воду из зобика для смягчения поверхности дерева; затем они скребут дерево мандибулами, собирая волокна в комочек. Вернувшись в гнездо, сборщики передают свой груз одному или нескольким строителям. Строители могут функционировать как временные резервуары воды и пульпы, набирая от фуражиров больше, чем могут использовать сами, а затем отыскивая, кому передать часть. Поэтому один строитель может распределять излишек воды, а другой – излишек пульпы. Уменьшив свой груз до приемлемых размеров, строитель направляется туда, где гнездо достраивается, и там находит применение своему материалу. Те же взаимодействия позволяют информации поступать от гнезда к другим категориям фуражиров. Природа сигналов обратной связи, получаемых от других членов семьи при взаимодействиях, для *P. occidentalis* еще не выяснена [Jeanne, 2003]. Считается, что это время, затрачиваемое на поиск донора или реципиента материала (как у медоносных пчел) [Seeley, 1995]. Оса-строитель получает информацию о потребности в строительстве путем осмотра гнезда [Jeanne, 1991b, 1996, 2003]. Затем она ищет взаимодействия с другими осами на гнезде. Вначале она стремится получить воду (социальный стимул) от недавно прибывшего фуражира либо от другого строителя. Если поиски воды оказываются затянувшимися или безуспешными, строитель может интерпретировать это как дефицит воды и

замедлить либо прекратить строительство, а в редких случаях – переключиться на сбор воды. Если имеется избыток воды, оса ищет, кому передать часть ее. Затем она стремится получить древесную пульпу от донора. Подобным же образом, если поиски пульпы затягиваются, оса может интерпретировать это как снижение поставки пульпы и либо снизить темпы строительства, либо переключиться на сбор пульпы (редко). Если она принимает слишком большую порцию пульпы, то ищет другого строителя, чтобы поделиться. Если найти реципиента оказывается трудно, оса интерпретирует этот сигнал обратной связи как указание на переизбыток пульпы и замедляет строительство. Уменьшив порцию пульпы до приемлемых размеров, оса-строитель перемещается в зону активного строительства и использует там строительный материал, руководствуясь при этом стигмергическими стимулами в соответствии с типом строительного поведения, в котором она участвует. Поставщик воды, приземлившись на поверхности гнезда, ищет, кому передать груз. Относительная сложность или, напротив, легкость нахождения реципиента дает осе информацию о потребности в воде на настоящий момент. Если потребность низкая, оса может прекратить фуражировку или переключиться на поставку пульпы. Подобным же образом прибывший с грузом поставщик пульпы вначале ищет реципиента. Если искать приходится долго, это означает, что потребность в пульпе снизилась, и оса становится пассивной или снижает частоту фуражировки. Если оса обнаруживает высокую потребность в пульпе, то она начинает искать воду у других членов семьи и, если находит быстро, отправляется в очередной фуражировочный рейс. В случае задержки она может прекратить фуражировку или переключиться на сбор воды. Все эти взаимодействия являются потенциальными источниками обратной связи, осуществляемой посредством социальных стимулов, которые могут модифицировать последующее поведение трех видов специалистов, вовлеченных в строительство гнезда. Рабочие реагируют на обратную связь, принимая решение проявлять активность или пассивность и сохранять

приверженность той же задаче либо переключаться на другую. Благодаря этим реакциям семья в каждый момент имеет такое количество активных рабочих каждой группы, какое требуют условия, а время задержки, вызванной ожиданием очереди при передаче материала, невелико [Jeanne, 1996]. Вместе с тем у *Metapolybia* регуляцию строительной активности осуществляют водоносы [Karsai, Wenzel, 2000].

Нами была изучена строительная активность и специализация рабочих у номосоциальных *Metapolybia cingulata* и *Protopolybia exigua* путем удаления (1) части гнездовой оболочки и (2) наиболее активных фуражиров из недавно отроившихся (трех семей *M. cingulata* и одной – *P. exigua*) и зрелых (трех – *M. cingulata* и одной – *P. exigua*) семей [Русина и др., 2011].

Из 75 найденных на Тринидаде гнезд *Metapolybia cingulata* три (4 %) находились на стадии, предшествовавшей выходу рабочих нового поколения (длина гнезда 5–9 см), из 21 гнезда (28 %) рабочие уже вышли (длина гнезда 15–62 см), остальные гнезда были брошены (68 %). Большинство брошенных гнезд (более 70 %) имели размеры 3–10 см; по-видимому, они были основаны в предшествующие годы и погибли на ранних стадиях развития семей.

Первые вылеты рабочих из гнезд *M. cingulata* и *P. exigua* начинаются около 6 часов утра по местному времени, а заканчиваются после 19. Максимальная фуражировочная активность отмечена с 11 до 12 часов.

Для крупных семей *M. cingulata* этот показатель достигает 42 вылетов и 34 прилетов в среднем за 10 минут наблюдений, а для маленьких семей – соответственно 12 и 10. Для *P. exigua* эти показатели составляют соответственно 37, 29 и 16, 14. Доставка корма и строительного материала не прекращается и в дождь, хотя активность ос снижается.

Степень специализации рабочих *M. cingulata* и *P. exigua* связана с возрастом семьи. В молодых семьях поставщики строительного материала (2–5 рабочих) составляли более 5 % особей. Помимо строительного материала, они приносили воду. Доля полной передачи строительного материала была выше у *P. exigua* (82.2 %, 37 из 45 наблюдавшихся случаев),

чем у *M. cingulata* (69.7 %, 46 из 66) (Рисунок 2.4). Это может объясняться размерами недавно отроившейся семьи *P. exigua*, состоявшей из более чем 90 особей. В течение 2 недель рабочие соорудили на листе *Dracaena fragrans* (L.) гнездо без оболочки с 303 ячейками.

В больших семьях после выхода рабочих фуражиры, как правило, специализируются на доставке материала только одного типа. Сборщики строительного материала сами гнезда не строят, а передают доставленный груз 1–3 строителям, которые разделяют строительный материал между несколькими рабочими. Доля полной передачи строительного материала в семьях после появления рабочих нового поколения у каждого из изучаемых видов была выше, чем до выхода рабочих: 97.6 % (84 из 86) для *P. exigua* и 98.3 % (238 из 242) для *M. cingulata* (Рисунок 2.4).

После удаления внешней оболочки гнезда в трех небольших семьях *M. cingulata* 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. По-видимому, роевые семьи более чувствительны к повреждению гнезда.

Удаленных во втором эксперименте поставщиков строительного материала в крупных семьях заменили рабочие особи в возрасте 15–17 дней, которые ранее ухаживали за расплодом, а некоторые из них занимались также и строительством.

Особенностью гнезд метаполибий является наличие оболочки с прозрачными окнами (windows), возможно, построенными из продукта экзокринных желез [Vesey-Fitzgerald, 1938].

Обнаружено, что чем больше в течение часа строится окон рабочими, тем чаще прилетают поставщики строительного материала и передают груз другой особи: $r_s = 0.43$ и 0.71 ; $n = 42$; оба $p < 0.01$.

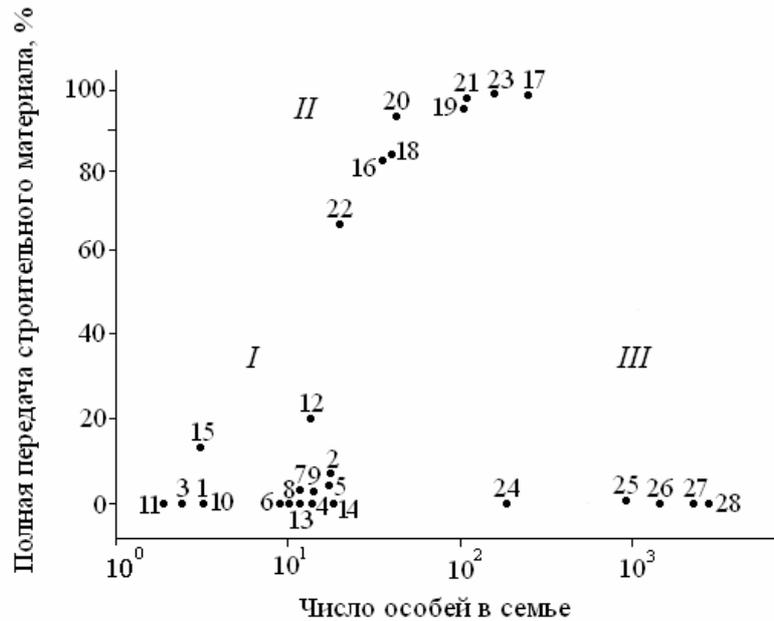


Рисунок 2.4 — Характер манипуляций со строительным грузом в семьях социальных ос [по: Jeanne, 2003, с дополнениями Русина и др., 2011].

I – ресоциальные виды подсем. Polistinae: 1, 2 – *Polistes fuscatus* (F.); 3 – *P. instabilis* de Saussure; 4, 5* *P. gallicus* (L.); 6, 7* – *P. dominula* (Christ); 8, 9** – *P. nimpha* (Christ); 10*** – *P. versicolor* (Olivier); 11*** – *P. lanio* (F.); 12 – *Mischocyttarus drewseni* (de Saussure); 13**** – *M. mastigophorus* Richards; 14*** – *M. injucundus* (de Saussure); 15*** – *M. alfkeni* (Ducke); II – номосоциальные виды подсем. Polistinae: 16, 17 – *Polybia occidentalis* (Olivier); 18, 19*** – *Protopolybia exigua* (de Saussure); 20 – *Metapolybia aztecoides* Richards; 21 – *M. mesoamerica* Smethurst and Carpenter; 22, 23*** – *M. cingulata* (F.); III – виды подсем. Vespinae: 24 – *Vespula atropilosa* (Sladen); 25 – *V. germanica* (F.); 26 – *V. pensylvanica* (de Saussure); 27 – *V. squamosa* (Drury); 28 – *V. vulgaris* (L.). * – данные авторов: 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.

Наблюдения показали, что секрет выделяется молодыми рабочими; это и объясняет восстановление оболочки в крупных семьях, вырастивших новую генерацию потомства.

Каждая роевая семья *M. cingulata* имеет, по-видимому, уникальный возрастной состав рабочих, как и у *M. azteca* [Forsyth, 1981]. Относительно высокая смертность семей до выхода рабочих нового поколения связана с

гибелью поставщиков строительного материала и отсутствием молодых рабочих в рое.

По мнению Джинна [Jeanne, 2003], ключевое различие между ре- и номосоциальными видами затрагивает характер манипулирования грузом. Полная передача всех видов материала у номосоциальных полистин делает возможным возникновение возрастного полиэтизма и усложнение семейной организации.

Как меру сложности организации семьи Андерсон с соавт. [Anderson, McShea, 2001; Anderson et al., 2001] предлагают принять степень кооперирования и координации, необходимые для ее успешного функционирования. Простейший из выделяемых ими уровней сложности – индивидуальный – включает выполнение особью какой-либо деятельности, не требующей кооперирования или координации с другими особями (например, у ресоциальных видов ос это – закладка новых ячеек и достройка старых, утолщение гнездового стебелька, кормление личинок, охлаждение гнезда, нанесение на стебелек противомуравьиного алломона).

При групповом уровне две (и больше) особи выполняют одну и ту же работу согласованно (например, защита гнезда от нападения беспозвоночных и позвоночных животных как у ре-, так и номосоциальных полистин может быть рассмотрена как групповая задача [Starr, 1990; Anderson et al., 2001]).

Защита от паразитоидов у ресоциальных видов и защита от муравьев у номосоциальных полистин являются групповыми задачами. Так, оса-полист, обнаружив ихневмонида рядом с гнездом, начинает бегать по соту, расставив крылья и касаясь ими края ячеек. Производимый при этом звук (шуршание) вызывает сходное поведение у других членов семьи. При такой защите паразитоиду сложно проникнуть в гнездо [Русина, 2009].

Когда муравей-фуражир находит путь в гнездо полибий, несколько рабочих, явно первоначально привлеченные его движением, направляются навстречу пришельцу, образуя кольцо вокруг него. Они ритмично поднимают брюшко вверх и производят короткие серии жужжаний

крыльями, направляя потоки воздуха на муравья. Если он не отступает, одна из рабочих хватает его мандибулами и, взлетев, относит в сторону и бросает [Jeanne, 1991a]. Только одновременная согласованная активность нескольких защитников может успешно предотвратить дальнейшее проникновение муравья в гнездо.

Полисты [Landolt et al., 1998] и номосоциальные осы всех трех триб [Jeanne, 1981b; Kojima, 1994; Sledge et al., 1999] в составе своего яда имеют феромон тревоги. Если потревожить гнездо, одна или несколько рабочих выпускают яд. Феромон тревоги быстро распространяется по гнезду и приводит рабочих в состояние готовности к обороне. При новых движениях хищника несколько встревоженных рабочих могут одновременно взлететь и ужалить пришельца.

Командный уровень также требует участия двух (и больше) особей, однако в этом случае выполняемая работа подразделяется на соответствующее число подзадач, которые необходимо выполнять слаженно. В качестве примера можно привести охлаждение гнезда у номосоциальных ос [Jeanne, 2003]. Специализированные фуражиры (сборщики воды) доставляют воду и передают гнездовым рабочим, которые распределяют ее по поверхности сота. Третья группа создает с помощью крыльев движение воздуха, усиливающее испарение. Поскольку все три подзадачи должны выполняться одновременно, охлаждение гнезда можно рассматривать также как командную задачу. Еще один пример командной задачи – роение, которое выполняется с вовлечением всего взрослого населения номосоциальной семьи [Jeanne, 1981a; Bouwma et al., 2003a]. Вначале разведчики находят подходящее место для нового гнезда, затем ставят пахучие метки на листьях и ветках на обратном пути к старому гнезду или отдыхающему рою. Когда запаховой след усиливается деятельностью многих разведчиков, он стимулирует ос, находящихся в рое, взлетать и следовать по пути, указываемому феромонными метками. При этом разведчики продолжают поддерживать пахучий след до тех пор, пока все осы

не переместятся на новое место. Одновременное выполнение двух подзадач – мечения и следования вдоль меток – делает роение командной задачей.

Наконец, уровень расчлененной деятельности также включает две или большее число подзадач, но, в отличие от командного уровня, они выполняются последовательно (например, сбор нектара особями-сборщицами и запасание его в гнезде особями-приемщицами).

Поскольку все акты фуражировки у ресоциальных полистин представляют собой индивидуальный уровень организации деятельности, то их семьи более просты в социальном отношении [Jeanne, 2003]. Хотя у *Ropalidia marginata*, в отличие от других ресоциальных видов, имеется отчетливо выраженный возрастной полиэтизм, фуражиры, вернувшись на гнездо, все же хотя бы частично используют принесенную пульпу и добычу сами [Naug, Gadagkar, 1998a, b; Naug, 2001; Gadagkar, 2001], т. е. расчленение задачи строительства у этих ос факультативно. Только при расчленении деятельности одни рабочие могут специализироваться на фуражировке, а другие – на внутригнездовой работе [Jeanne, 1986a; Anderson, Ratnieks, 1999 a, b].

Строительная деятельность у номосоциальных видов ос-полистин не просто разделена на доставку бумажной пульпы и собственно строительство, что выполняется разными особями, но и сопряжена с подачей воды водоносами или водоприемщиками. Следовательно, это командная форма деятельности.

Кроме того, сборщики строительного материала, как правило, возвращаются со слишком большим грузом для того, чтобы строить самим. Хотя бы часть материала они передают гнездовым рабочим, которые распределяют его между собой. Так, у *Polybia* и *Metapolybia* сборщик строительного материала приносит груз в 6–8 раз больший, чем может переработать один строитель [Jeanne, 1986b; O'Donnell, Jeanne, 1990 b; Karsai, Wenzel, 1998].

Таким образом достигается бóльшая продуктивность в пересчете на

один рейс, что было бы невозможно без передачи груза строителям [Jeanne, 1986b; Karsai, Wenzel, 2000; наши данные]. Возникающие при этом задержки, когда фуражиры *Polybia* ожидают очереди, чтобы отдать груз, компенсируются уменьшением энергозатрат на доставку материала [Jeanne, 1986b]. Очереди дают информацию, необходимую для регуляции числа фуражиров и приемщиков в соответствии с меняющимися условиями среды [Ratnieks, Anderson, 1999].

Строительство гнезда у номосоциальных видов, по сравнению с ресоциальными, требует вдвое больше стимулов, и, следовательно, информационная сеть более сложна [Jeanne, 2003]. Более сложная конструкция гнезда создает значительное разнообразие стигмергических стимулов, касающихся времени и места возможного использования строительного материала. Кроме того, передача материала от одной особи к другой способствует специализации рабочих, что создает больше путей коммуникации, необходимых для координации этой деятельности. Другими словами, у номосоциальных ос стимулы более разнообразны и специфичны по своему значению. И, наконец, большая сложность задач также увеличивает количество путей для передачи информации между особями. Комбинация этих трех факторов ведет к значительно большей гетерогенности взаимодействий у *Polybia*, *Protopolybia* и *Metapolybia* в сравнении с *Polistes* и *Mischocyttarus* [Anderson, McShea, 2001; Jeanne, 2003]. Подобным же образом более сложная сеть коммуникации у номосоциальных полистин отмечается при охлаждении гнезда с помощью воды, при сборе и расходовании белковой пищи и нектара.

В целом сравнительный анализ строительной деятельности и других форм активности приводит к заключению, что характер кооперации и коммуникации могут свидетельствовать об энергетических критериях прогресса системы. В регуляции жизнедеятельности семей номосоциальных видов задействовано существенно больше положительных и отрицательных обратных связей, т.е. их семьи в большей степени обнаруживают черты

жестких систем, а семьи ресоциальных видов построены по типу нуклеарных систем.

2.3 Динамика численности ос-полистов

Популяции ос-полистов, как и многих других видов животных, испытывают периодические колебания численности. Наши исследования поселений *P. dominula* и *P. gallicus* в колковой лесостепи Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ), *P. dominula* и *P. nimpha* в укрытиях Ивано-Рыбальчанского и Соленоозерных кордонов ЧБЗ, а также *P. gallicus* в окрестностях Херсона, охватывающие период с 1992 по 2008 гг. и выполняемые ежегодно с конца апреля – начала мая по сентябрь, выявили у этих видов циклические изменения численности.

Колебания численности самок-основательниц и размеров их семей в разные годы связаны как с погодными условиями предыдущего лета, определившими число выращенных репродуктивных особей, так и с условиями зимовки, повлиявшими на выживаемость.

Подъемы численности самок-основательниц *P. dominula* и основанных ими гнезд весной регистрировались 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 2.5).

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

Однако снижение численности семей *P. dominula* сопровождалось повышением их продуктивности семей, что является совокупным результатом увеличения числа яиц, отложенных самкой-основательницей, и фактической выживаемости расплода (число отрожденных имаго). Все эти показатели достигали максимума в сезоны, следовавшие за засухами (в 1995

и 2008 гг.) либо за суровыми зимами. Наступление такой фазы роста приводило к восстановлению численности популяции.

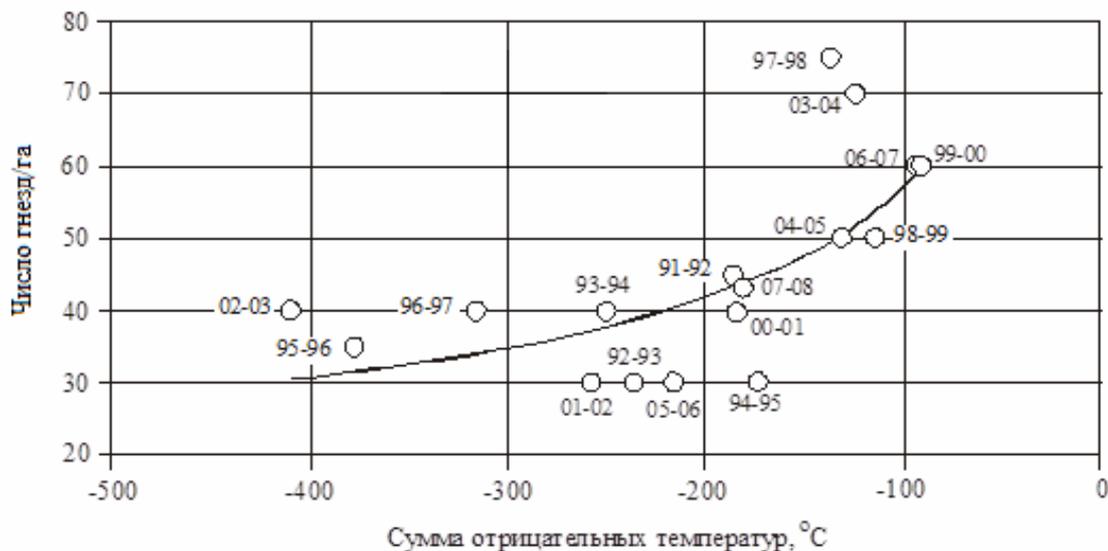


Рисунок 2.5 — Корреляция весенней численности семей *P. dominula* (Christ), гнездящегося на растениях Черноморского биосферного заповедника в 1992–2008 гг., с условиями зимовки: $r_s = 0.7$; $p < 0.01$. [Данные по погодным условиям были любезно предоставлены сотрудниками Бехтерской метеостанции (Голопристанский район Херсонской области) и составителями «Летописи природы» Черноморского биосферного заповедника].

Увеличение плодовитости самок *P. dominula* обеспечивалось, по крайней мере, двумя путями: за счет подъема их суточной яйцевой продукции (ЯП) и за счет увеличения продолжительности их жизни. В результате возрастала совокупная ЯП самок, что приводило к более высоким показателям числа рабочих и половых особей в семьях [Русина, 2006а]. Так, в фазе роста численности, по сравнению со спадом, максимальные значения суточной ЯП в семье в два раза выше и в среднем достигают 11 ± 2 против 5 ± 1 яйцо в сутки.

Для оценки связи между различными характеристиками семьи был проведен линейный регрессионный анализ с перестановками в среде R 3.0.2 [R Core Team] и использована функция `lmp` из пакета `lmPerm` [Wheeler, 2010], поскольку распределение переменных отличается от нормального.

Для проверки достоверности было использовано такое количество

перестановок, при котором стандартная ошибка уровня значимости не превышает 0.001.

В анализе использовались следующие переменные: гнезда *P. dominula* в конце сезонного цикла 2003–2007 гг. насчитывали в среднем 153 [100; 219] [34; 404] яиц (здесь и в дальнейшем приведены медианы, квартили, минимум, максимум). Продолжительность жизни самки в гнезде после выхода рабочих составила 35 [16; 47] [2; 79] дней, число выращенных рабочих составило 35 [22; 52] [2; 203], самцов и будущих основательниц 19 [22; 52] [0; 96] и 11 [4.5; 23.5] [0; 68] особей соответственно. Доля семей, зараженных паразитоидами, составила 29.5%. В зараженных паразитоидами гнездах зараженность семьи (доля яиц с паразитоидами от общего числа яиц) составила – 2.3 [1.3; 6] [0.3; 16] %.

Результаты множественной регрессии для числа выращиваемых в семье самцов без учета (А) и с учетом (Б) взаимных влияний представлены в таблице 2.1. Число выращиваемых в семье самцов (модель А) связано с увеличением размеров гнезда (число яиц – положительное значение коэффициента) и уменьшением продолжительности жизни самки-основательницы после выхода рабочих (отрицательное значение коэффициента). Учет взаимных влияний переменных улучшает модель всего лишь на 4% (модель Б). Из всех возможных сочетаний переменных увеличение числа самцов достоверно связано с согласованным изменением зараженности семьи и продолжительности жизни самки (строка X2*X3, таблица 2.1).

Число выращиваемых будущих основательниц и размеры гнезда зависят от сроков жизни самки в гнезде и от числа рабочих (таблица 2.1). Увеличение количества яиц в гнезде связано также с увеличением числа выращенных самцов, из чего следует, что часть самцов выращивается в новых ячейках (для выращивания будущих основательниц в большинстве случаев применяются ранее использованные ячейки). Обнаружена также достоверная отрицательная корреляцию между размерами гнезда и долей яиц, в которых

расплод был заражен паразитоидами (-0.286 , $p = 0.00064$), однако эта связь объясняет всего около 13 % дисперсии: $R^2 = 0.13$; $F = 21.2$, $p < 0.001$.

Таблица 2.1 Оценка связи между числом выращенных самцов, числом будущих основательниц, размерами гнезда и другими параметрами семьи методом множественной регрессии с перестановками

Переменная	b	Iter	<i>p</i> -iter	R ²	F	<i>p</i>
Y: Число самцов (А)				0.37	19.09	***
X1: Число ячей	0.14	5000	***			
X2: Самка в гнезде	-0.34	5000	***			
X3: % паразитоидов	-1.08	5000	ns			
Y: Число самцов (Б)				0.41	10.01	***
X1: Число ячей	0.14	5000	***			
X2: Самка в гнезде	-0.31	5000	**			
X3: % паразитоидов	-3.39	5000	*			
X1*X2	-0.002	5000	ns			
X1*X3	-0.03	5000	ns			
X2*X3	0.19	5000	*			
X1*X2*X3	0.002	5000	ns			
Y: Будущие основательницы				0.63	58.5	***
X1: Самка в гнезде	0.23	5000	**			
X2: Число рабочих	0.26	5000	***			
Y: Число ячей				0.56	29.5	***
X1: Самка в гнезде	1.4	5000	***			
X2: Число рабочих	1.1	5000	***			
X3: Число самцов	1.97	5000	***			

Примечание. Y – зависимая переменная, X – независимая переменная, b – коэффициент регрессии, Iter – количество итераций, выполненных для оценки параметров регрессии, *p*-iter – значимость параметров регрессии, R² – скорректированный коэффициент детерминации, F – статистика Фишера, *p* – значимость модели.
*, ** и *** – $p < 0.05$, 0.01 и 0.001 соответственно, ns – $p > 0.05$.

При анализе продолжительности жизни самок-основательниц в 1993–1998 гг. и в 2003–2008 гг. выяснилось, что гнездящиеся на растениях гаплотроичные самки *P. dominula* в фазе роста численности популяции

(1997, 2003 и 2008 гг.) сохранялись в составе семьи в среднем дольше, чем на пике численности (2004 г.) и на ее спаде. Среднегодовая дата исчезновения самки из состава семьи – 15 июля \pm 6 дней. После суровых зим самки отмечались в составе семей до 9 августа \pm 6 дней. После засушливых 1994 и 2007 гг. в 1995 и 2008 гг. самки отмечались в среднем до 23 и 20 августа соответственно.

Корреляционный анализ показал некоторую степень сопряженности между фенодатой исчезновения самки-основательницы из состава семьи и продолжительностью зимы ($r_s = 0.34$; $p = 0.011$).

В фазе роста численности регистрировалось также повышение выживаемости особей на всех стадиях развития [Русина, 2006а]. Если в отношении рабочих, особенно первой когорты, такой эффект определяется самкой непосредственно, то в отношении половых особей – уже через посредство самих рабочих. Расчеты коэффициента корреляции между продолжительностью жизни самки-основательницы, а также числом рабочих, с одной стороны, и отдельными показателями продуктивности семьи, с другой, выполненные на разных фазах динамики численности популяции, позволили не только показать наличие взаимосвязи между этими параметрами, но и проанализировать сам процесс становления системы семейной продуктивности (Рисунок 2.6 А). 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 самок-основательниц в фазе пика и спада численности популяции связь с числом рабочих усиливается, однако заметным становится и влияние продолжительности жизни самки.

Сравнение размеров семей на разных фазах динамики численности проводилось по следующим параметрам: размеры гнезда (число яиц) в конце цикла, количество выращенного имагинального населения в семье и интенсивность использования яиц в гнезде.



А.



Б.



В.

Рисунок 2.6 — Положительные корреляции между параметрами численности имагинального населения и размерами гнезд *P. 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].

Анализ такого показателя, как степень повторного использования ячеек в гнезде (отношение числа ячеек, используемых повторно для выращивания расплода от яйца до имаго к общему числу ячеек в гнезде), показал, что в гнездах *P. dominula* на спаде численности (1996, 2005 гг.) повторно ячейки использовались редко.

Вместе с тем в фазе роста и пика численности (1997, 1998, 2003, 2004, 2007 и 2008 гг.) были отмечены статистически значимо более частые случаи последовательного выращивания в одной ячейке двух особей (Рисунок 2.7). Зависимые от фазы популяционного цикла отличия в характере использования ячеек являются, по-видимому, важной предпосылкой

становления различий в продуктивности семей.

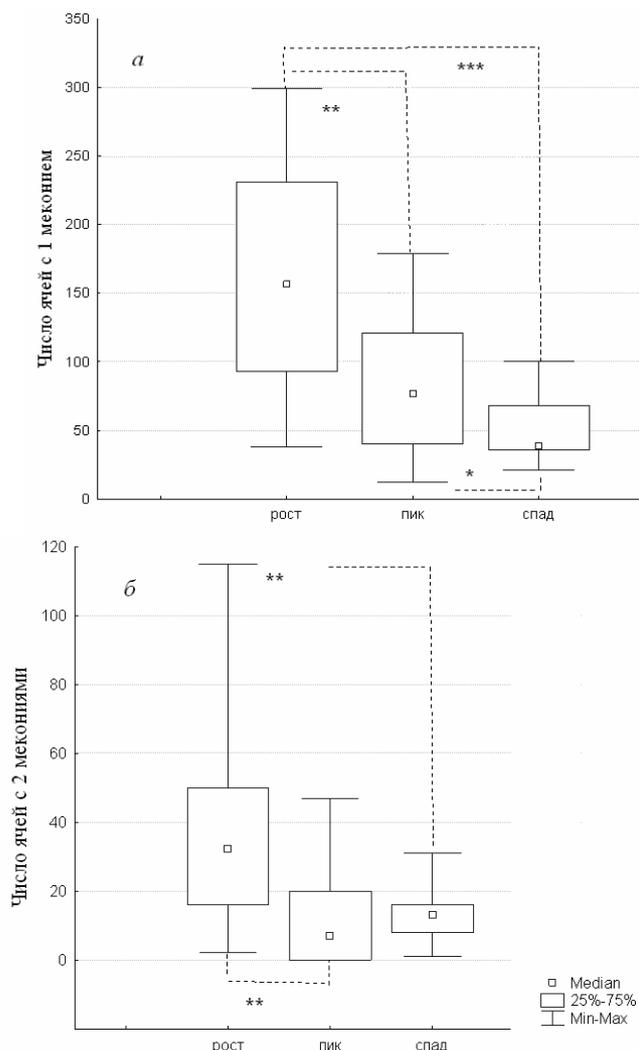


Рисунок 2.7 — Характер использования яиц для выращивания личинок до окукливания в гнездах *Polistes dominula* (Christ), основанных самками поодиночке (гаплометроз), на разных фазах динамики численности. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Причины таких различий, скорее всего, следует искать в разной социальной организации семей. Действительно, по нашим данным, семьи в период роста и спада численности популяции по своей организации существенно различаются, а диапазон изменчивости у этого вида имеет свои особенности в зависимости от мест гнездования.

Рост численности популяции сопровождался возрастанием в семьях доли миролюбивых контактов, а пик численности – ее снижением. Так, в

1997 и в 2003 гг. наибольшее количество внутрисемейных контактов у *P. dominula* приходится на трофаллаксис и миролюбивые контакты при передаче доставленного на гнездо корма; меньшую долю составляют броски и акты доминирования. В 1998 и в 2004 гг. значительную долю составляют броски; миролюбивые контакты, напротив, выражены в меньшей степени, чем в 1997 и 2003 гг. соответственно. В укрытиях, где плотность гнездования бывает выше, чем на растениях, у *P. dominula* агрессивные взаимодействия (броски) превышают миролюбивые формы отношений [Русина, 2006а].

Элементы доминирования – подчинения у *P. dominula* в укрытиях встречались чаще, чем на растениях. Корреляционный анализ выявил сопряженность между долей миролюбивых контактов в семьях *P. dominula* и минимальным расстоянием до соседнего гнезда ($r_s = 0.48$; $p < 0.01$), а также между долей миролюбивых отношений и ее продуктивностью ($r_s = 0.31$; $p < 0.05$). В фазе роста численности популяции (1997 г.) на чердаках встречались семьи, в которых доминантные контакты между рабочими преобладали над контактами между самкой и рабочими, а на пике численности (1998 г.) такого явления не наблюдалось [Русина, 2006а]. Кроме того, в семьях 1998 г., как на растениях, так и в укрытиях, частота передачи корма была ниже, чем в 1997 г. [Русина, 1999б].

В год более высокой продуктивности семей (1997 г.) отмечалась специализация рабочих по характеру манипуляций с животным кормом. Фуражиры, доставлявшие корм в гнездо, были склонны передавать его другим осам (Рисунок 2.8).

Это позволило заключить, что соотношение форм контактов в семье полистов – лабильная характеристика поведенческой структуры семьи, зависящая, в первую очередь, от агрессивности самки-основательницы, на которую могут влиять ее физиологические особенности, а также плотность гнездования. Общая продуктивность семьи, как было показано выше, зависит как от плодовитости самок-основательниц, числа рабочих в ней, так и от плотности семей в поселении.

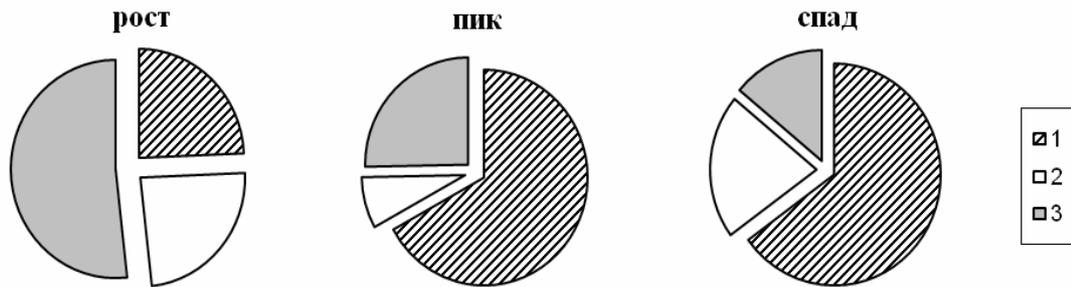


Рисунок 2.8 — Формы манипулирования животным грузом в семьях *Polistes dominula* (Christ) на росте (1997 и 2003 гг., $N = 560$), пике (1998 и 2004 гг., $N = 909$) и спаде численности популяции (2005 г., $N = 261$): 1 – фуражир удерживает пищевой комок и сам кормит личинок, 2 – передает частично и 3 – передает полностью пищевой комок другим членам семьи. Различия между фазами численности оценены по критерию χ^2 :

рост и пик – $\chi^2 = 259.0$, $df = 2$, $p < 0.001$; рост и спад – $\chi^2 = 153.6$, $df = 2$, $p < 0.001$;

пик и спад – $\chi^2 = 47,9$, $df=2$, $p < 0.001$.

Аналогичные исследования, проведенные на других видах, показывают в целом 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. Так, у всех видов в 1996 г. ячей гнезда крайне редко использовались для выращивания расплода дважды и ни разу трижды. В 1997 г. у всех видов в некоторых ячейках зарегистрировано последовательное выращивание трех особей подряд [Русина, 2006а].

Однако гаплотропичные самки-основательницы *P. nimpha* и *P. gallicus* более плодовиты (у них выше показатели ЯП) и дольше живут в составе семьи [Русина, 2006а]. По-иному организованы их семьи. Так, 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.

В семьях *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 последних коррелируют с числом рабочих, а не с продолжительностью жизни основательниц

(Рисунок 2.5 Б, В). Таким образом, у двух названных видов 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.

Особый интерес вызывают данные по динамике численности *P. gallicus* на территории ЧБЗ и в окрестностях Херсона. Прежде всего, на территории ЧБЗ вспышки отмечены в иные годы (1997, 2003, 2006, 2009 и 2011), чем у *P. dominula*. При этом они часто совпадали с годами роста численности (1997, 2000, 2003, 2006 и 2011). Корреляций между весенней численностью гнезд *P. gallicus* и среднедекадными зимними температурами (суммой отрицательных температур) не обнаружено. Численность этого вида в окрестностях Херсона ежегодно колеблется со значительной амплитудой.

В целом можно отметить, что популяция, 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. Адаптивные преобразования воспроизводства обеспечиваются комплексом поведенческих и физиологических механизмов. Среди всего многообразия приспособительных реакций, разворачивающихся на организменно-семейном уровне, 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]. Как отмечает А. Д. Арманд [1988], зачастую термин

"обратная связь" понимается как замкнутый цикл: от источника воздействия к нему же. Однако свойствами обратной связи могут обладать и процессы, разомкнутые в пространстве, когда воздействие передается не на исходный объект, а на аналогичный ему. Такие опережающие обратные связи функционируют, по-видимому, и на популяционном уровне. Регуляторов может быть несколько, и при этом они бывают соединены последовательно, параллельно и/или иерархично [Арманд, 1988]. По времени «добегания» различают регуляторы мгновенные, с запаздыванием и с опережением.

Примером последовательной цепи регуляторов с опережением и одновременно принципа иерархии обратных связей служит динамика численности *P. dominula*. Регулируемой величиной в данном случае выступает плодовитость гаплотроичных самок-основательниц, зависящая не только от внешних условий, главным образом трофического режима, при котором развивались будущие основательницы, но и от "работы" двух отрицательных и двух положительных обратных связей. Прежде всего на вход системы (плодовитость самок) отрицательно влияет количество осадков, которое выпадает 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 в свою очередь сходным образом (по принципу отрицательной обратной связи) реагируют на состав пищевых растений, выросших в условиях недостатка влаги [Бигон и др., 1989]. Следующий регулятор – условия зимовки основательниц, поскольку после суровых зим усиливается продолжительность жизни самок и их плодовитость. При мягких зимах часты оттепели, когда основательницы выходят из диапаузы, поэтому их последующая плодовитость оказывается сниженной. Состояние выхода системы (собственно яйцекладка) определяется продолжительностью жизни самки и суточной яйцевой продукцией. Последняя возрастает у самки 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 (обратная связь автокаталитического типа). Каждый из партнеров взаимодействия в семье (самка и рабочие) стимулирует развитие другого и через него — свое собственное.

У *P. gallicus* и *P. nympha* обратная связь автокаталитического типа (+/+) (влияние абиотических факторов на плодовитость основательниц) встречается также в сочетании с конкурентной связью (-/-). Влияние связи типа (-/-) на систему начинает сказываться лишь в том случае, когда сила связей при высокой плотности гнезд достигает некоторого минимального уровня. При этом в популяции отмечаются случаи отпочковывания дочерних семей или переход семьи с самкой на выращивание только будущих основательниц [Русина, 2006а].

Поведение системы с отрицательными прямой и обратной связями (триггер-механизм) характеризуется двумя устойчивыми крайними состояниями, между которыми находится область неустойчивости [Арманд, 1988]. Устойчивость каждого из двух состояний переключателя увеличивается при наличии двух контуров с автокаталитической связью (+/+--/-+/+). Конкурентные отношения между семьями оказываются при этом источником сильного шума, производящим отбор и последующую самоорганизацию системы. 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 у *P. gallicus* в окрестностях Херсона и у *P. nympha* в Луганском заповеднике [Русина, 2011а] сопровождался развитием низкопродуктивных семей (из-за высокой зараженности паразитоидами) и наоборот: низкая численность сопровождалась формированием более продуктивных семей.

Обсуждение феномена колебания численности социальных ос касалось

в основном веспин [Archer, 1980 a, b, 1985; Akre, Reed, 1981, Madden, 1981; Akre, 1982]. По мнению ряда авторов, главная причина циклических колебаний численности веспин связана с погодными факторами. По данным Р. Акра [Akre, 1982], затяжные дожди в апреле, мае и июне резко снижают численность семей *Vespula pensylvanica* (de Saussure). М. Арчер [Archer, 1980 a, b, 1985] считает, что на уровень численности могут также влиять меняющиеся от генерации к генерации физиологические особенности самих ос, слагающих популяцию. Агрессивные самки формируют малочисленные семьи и, наоборот, семьи, основанные неагрессивными самками, продуцируют много потомства.

Однако в год пика численности *V. pensylvanica* их семьи были небольшого размера, что позволяет, по мнению Акра [Akre, 1982], предполагать влияние внутривидовой конкуренции. Нетрудно заметить, что у веспин обратная связь автокаталитического типа (+/+) (влияние абиотических факторов на плодовитость основательниц) встречается также в сочетании с конкурентной связью (-/-).

В целом можно заключить, что у ресоциальных *P. gallicus* и *P. nimpha*, а также у веспин, в большей степени выражены черты корпускулярных систем, а у *P. dominula* – жестких.

Несмотря на то, что функции обратной связи оказываются разными, динамика системы, контролируемая ими, не только не подчинена изменениям внешней среды, но и обладает некоторой автономностью по отношению к ним.

2.4 Межпопуляционные различия по ареалу ресоциального вида в размерах гнезд и семей

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

биометодом [Gillaspy, 1979; Morimoto, 1960a,b; Gould, Jeanne, 1984].

Косвенным выражением активности полистов как насекомых-энтомофагов является продуктивность их семей (число выращенных особей имаго нового поколения) [Gillaspy, 1979]. Анализ факторов, влияющих на продуктивность семей полистов [Strassmann, 1989b; Фирман, Русина, 2005; Русина, 2006a; Привалова, Русина, 2007], представляет интерес в связи с отбором видов и популяций, перспективных в отношении их использования в агроценозах [Русина, 1999г].

В литературе для некоторых видов ос-полистов приводятся данные о колебаниях продуктивности семей в разные годы. Так, у *P. versicolor* из Южной Бразилии было зарегистрировано увеличение числа выращенных имаго в 1976 по сравнению с 1975 г. [Gobbi, Zucchi, 1985]. Продуктивность семьи повышалась не столько за счет увеличения размеров гнезда, сколько за счет удлинения жизненного цикла и увеличения частоты повторного использования ячеек. Подобные колебания продуктивности семей в разные годы отмечены и для полистов Херсонской области [Русина, 2006a; Привалова, Русина, 2007]. Показано, что степень повторного использования ячеек в гнезде различается в разные фазы динамики численности популяции. В фазе роста численности популяции показатели достигают максимальных значений, а в фазах пика и депрессии численности они минимальны.

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

В данном разделе приведен анализ размеров семей *P. gallicus* из разных частей ареала. Этот вид распространен в Южной Европе, Украине, России, Армении, Азербайджане, Туркменистане, Монголии, Китае, Иране, Афганистане, Турции, Израиле, Северной Африке и Эфиопии [Carpenter, 1996]. По нашим данным, в Украине *P. gallicus* встречается в степной зоне, однако в зональных ландшафтах редок и приурочен преимущественно к

интразональным местообитаниям. Его численность высока в антропогенных местообитаниях на рудеральной растительности [Русина, Гречка, 1993; Шевцова и др., 1999; Русина, Шиян-Глотова, 2007]. В Нижнем Приднепровье отмечаются периодические вспышки численности популяции этого вида в азональной колковой лесостепи [Русина, 2006а; Фирман, 2004]. Гнездится на растениях и имеет типичный для социальных ос умеренных широт годичный цикл развития.

В сентябре 2007 г. были собраны гнезда этого вида в Херсонской области (на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ и в окрестностях микрорайона Таврический г. Херсона), в Луганской области Украины (на старопашье с рудеральной растительностью из окрестностей кварталов Заречный и Мирный Артемовского района г. Луганска и по склонам балок Калмыцкий яр и Плоская в его окрестностях) и в Краснодарском крае России (в окрестностях станицы Голубицкой Темрюкского района, в урочище Дубовый рынок, на Карабетовой горе, вдоль побережья Азовского моря и на мысе Тузла).

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

Поселения ос различались по своей структуре (табл. Б.2 Приложения Б), однако, поскольку выборки в отдельных поселениях были невелики по объему, не проводилось сравнения встречаемости разных категорий семей.

Для сравнительного анализа продуктивности семей из разных выборок использовали успешные и зараженные второй генерацией паразитоидов семьи. Анализ показал положительную корреляцию отдельных показателей продуктивности семей (число мекониев в гнезде) и характера использования гнезда для выращивания личинок до окукливания с широтой и долготой их местообитания (табл. Б.3 Приложения Б). Это означает, что продуктивность семей на востоке Украины выше, чем в южных регионах Украины и России.

Как показывает однофакторный анализ (тест Краскела-Уоллиса),

выборки существенно различаются по размерам гнезд, характеру использования ячеек гнезда и по числу окуклившихся личинок (табл. Б.4 приложения Б). Семьи из Херсонской области и Краснодарского края уступают луганским по размерам гнезд, числу ячеек с одним меконием, а также общему числу мекониев (тест Данна, все $p < 0.05$).

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

Полученные данные свидетельствуют о более высокой продуктивности семей (а следовательно, о более высоких темпах яйцекладки основательниц) *P. gallicus* из восточных регионов Украины. Благоприятные погодные условия конца августа и сентября 2007 г. во всех местообитаниях способствовали удлинению периода выращивания полового поколения. В другие годы (проводилось сравнение луганских и херсонских выборок семей в 2006 и 2009 гг.), как видно из таблицы Б.5 приложения Б, это явление выражено не так отчетливо, по-видимому, вследствие летне-осенних похолоданий. Так, при резком понижении температуры в ночное время, которое на юге Украины (Херсонская обл.) отмечалось с середины августа 2006 и 2009 гг., рабочие *P. gallicus* выбрасывали из гнезд некоторых личинок, что означало переключение с выращивания рабочих или переходных особей на выращивание будущих основательниц. На юго-востоке Украины (Луганская обл.) понижение температуры отмечалось в конце июня или в первой декаде июля. Таким образом, это переключение в луганской популяции происходило существенно раньше, чем в херсонской. Однако выборки семей из разных популяций в конце цикла сходны по числу выращенных личинок до окукливания, несмотря на различия в продолжительности отдельных стадий ЖЦ. Это можно связать с более высокой ЯП самок и более эффективной фуражировочной активностью рабочих на востоке Украины.

Таким образом, в ходе эволюции общественных насекомых

формируются различные механизмы повышения автономии общин, при которых уменьшается зависимость от неблагоприятных условий окружающей среды путем подстройки собственных колебаний к внешним ритмам. При этом осуществляется адаптация к специфике климата региона и наблюдается эффективное использование демографических ресурсов (Захаров, Захаров, 2013).

Как видим, у *P.gallicis* в разных частях ареала отмечается синхронизация жизненных циклов с погодно-климатическими условиями, в которую вовлечены суточные и сезонные колебания активности самок-основательниц и их семей в целом.

О существенном влиянии погодно-климатических условий на размеры семей свидетельствуют, с одной стороны, сходные изменения показателей продуктивности у разных видов в различные годы, несмотря на межвидовые особенности в характере использования ячей [Русина, 2006а; Привалова, Русина 2007; Русина, Шиян-Глотова, 2007]. С другой – данные этих работ показывают различия в продуктивности семей *P. gallicus* из разных частей ареала.

Изучаемый вид полиста очень перспективен для применения в биометодe, однако семьи плохо приживаются в искусственных гнездовьях, что обуславливает необходимость разработки специальных методов содержания. Представляется важным учитывать также более высокую продуктивность семей из восточных популяций Украины и именно их рекомендовать для использования в биометодe.

Выводы из главы 2

При анализе литературных и собственных данных отмечен такой важный морфофункциональный признак, как темп яйцекладки самок, который сопряжен со стратегиями адаптивной эволюции: общим (появление номосоциальности) и частичным (освоение отдельными ресоциальными видами полистов неблагоприятных мест обитания, в частности, северных и

восточных частей ареала) прогрессом системы. Темп яйцекладки коррелирует со спецификой формы управления в семье (централизованной или децентрализованной) и характером социальных взаимоотношений. Этот признак, а также частота передачи строительного материала, показывают степень эффективности функционирования системы и ее экономичность и могут рассматриваться как энергетические критерии прогресса системы. Все акты фуражировки у ресоциальных полистин, в отличие от номосоциальных, представляют собой индивидуальный уровень организации деятельности, и их семьи более просты в социальном отношении. Степень специализации и координации активности рабочих номосоциальных видов связана с возрастом семьи: в крупных семьях после выхода рабочих фуражиры, как правило, поставляют только один тип материала.

Динамика численности популяций ресоциальных видов имеет разную степень автономности по отношению к изменениям внешней среды. Адаптивные преобразования воспроизводства обеспечиваются комплексом поведенческих и физиологических механизмов (плодовитость основательниц и способ управления в семье: централизованный или децентрализованный).

Сравнительный анализ популяций ос-полистин приводит к заключению, что подсистемы корпускулярных систем (популяции номосоциальных видов) организованы по жесткому принципу (семьи номосоциальных видов), а у жестких (популяции ресоциальных видов) – по нуклеарному (семьи ресоциальных видов). Погодно-климатические условия играют важную роль в модификации размеров (продуктивности) семей ресоциальных видов, о чем свидетельствуют, с одной стороны, сходные годовые изменения характера повторного использования ячей гнезда у разных видов полистов при симпатрии, с другой – различия в размерах семей в разных частях ареала вида. В ходе эволюции у общественных ос формируются различные механизмы повышения автономии общин, при которых осуществляется адаптация к специфике климата региона и наблюдается эффективное использование демографических ресурсов.

ГЛАВА 3 ВЛИЯНИЕ ЭНТОМОФАГОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ОС-ПОЛИСТИН

Расплод в гнездах ос-полистин привлекает разнообразных энтомофагов. Комплекс энтомофагов ос характеризуется: большим удельным весом хищников (в тропиках и субтропиках это преимущественно муравьи и шершни, а в умеренных широтах – птицы и млекопитающие [Windsor, 1976; Jeanne, 1979; Strassmann, 1981c, d; Yamane, 1996]); отсутствием паразитоидов, заражающих фазу яйца [исходя из списков паразитоидов, приводимых Нельсоном [Nelson, 1968] и Макино [Makino, 1983, 1985 a], 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].

Разнообразные формы защиты от энтомофагов (морфологические, ольфакторные и поведенческие) могут рассматриваться как экологические критерии степени приспособленности и прогресса отдельных видов, родов, а также ре- и номосоциальности Polistinae.

Среди экологических критериев прогресса ос-полистин имеет смысл выделять универсальные, частные и узкоспециальные формы приспособления.

Для защиты от позвоночных хищников прежде всего используется жалоносный аппарат (универсальная форма приспособленности), состоящий из хитиновых частей (непарных неподвижных салазок и двух подвижных стилетов), ядовитых желез с резервуаром, мышечной ткани и двух щупиков – осязательных органов [Yamane, Kawamichi, 1975; Overal et al, 1981; Starr, 1985a,b, 1989; Manzoli-Palma, Gobbi, 1997; Turillazzi, 2006].

Интересно, что и у эвмененин с прогрессивным снабжением гнезда "progressive provisioners", таких, как *Zethus meniatus* (de Saussure), *Xenorhynchium nitidulum* (Fabricius), описан подобный способ применения жала [West-Eberhard, 1987a,b].

На концах стилетов находится по 8–10 зазубрин, обращенных концами назад. У большинства видов зазубрины небольшие, однако крупные осы рода *Synocera* (пять номосоциальных видов) составляют в этом отношении исключение (узкоспециальная форма приспособленности). Рваные раны болезненны и долго заживают, поэтому местные жители очень боятся этих ос. Обычно атакует сразу несколько насекомых, причем перед атакой они в течение нескольких секунд совершают синхронные хлопки крыльями по телу, издавая ритмичный звук, которые местные жители называют "зловещим" [Overal, 1982; O'Donnell et al., 1997].

Универсальным приспособлением номосоциальных видов к воздействию энтомофагов является роевое основание семьи, в котором важную роль играет продуцируемые железами следовые феромоны. Для полистин характерно строительство гнезд в разнообразных защищенных, мало доступных или мало заметных для хищников местах. Осы рода *Leipomeles* (четыре номосоциальных вида), как и многие другие ре- и номосоциальные виды, размещают свои постройки на тыльной стороне листьев. Их гнезда (узкоспециальная форма приспособленности) незаметны для птиц из-за специфического рисунка на оболочке, имитирующего лист по цвету и структуре жилок [Wenzel, 1991]. Гнезда зеленого цвета или сливающиеся по фону с субстратом известны у некоторых видов *Protopolybia*, *Brachygastra*, *Charterginus* и *Ropalidia* [Wenzel, Carpenter, 1994].

Вместе с тем 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 a,b; Naumann, 1975; Chadab, 1979; West-Eberhard, 1982; London, Jeanne, 2000; Smith et al., 2001; Bouwma et al., 2007 и др.]. У номосоциальных видов к частным приспособлениям защиты от муравьев и паразитоидов следует отнести, прежде всего, появление оболочки гнезда, ольфакторные, звуковые и визуальные сигналы о приближении муравьев. У ресоциальных видов в качестве частного

приспособления для защиты от муравьев используется стебелек гнезда, который вместе с тыльной поверхностью сота периодически обрабатывается секретом железы Ван дер Вехта, обладающим репеллентными свойствами. Узкоспециальными приспособлениями, по-видимому, следует считать, характерные для некоторых номосоциальных видов, сезонные миграции и способность формировать благодаря обучению дифференцированный ответ на запах муравьев разных видов [West-Eberhard, 1982; London, Jeanne, 2000; Smith et al., 2001; Bouwma et al., 2007]. Таковыми у ресоциальных видов служат специфические формы звуковых и визуальных сигналов, посылаемых особью, обнаружившей паразитоида, другим членам семьи.

Если же рассматривать реакцию энтомофага на распределение хозяев в природе, то возникает необходимость в оценке структуры поселения осы-хозяина (типы гнезд и семей); анализе пространственного распределения трофических пятен (для энтомофагов) и в выяснении механизмов формирования того или иного типа распределения; в составлении таблиц выживания, а также в анализе специфики защитного поведения. Отметим, что в литературе практически отсутствуют сведения о пространственно-временных аспектах взаимодействия популяций ос и энтомофагов и их динамических характеристиках. В то же время для поселений отдельных видов составлены таблицы выживания семей ос и описаны поведенческие аспекты их взаимодействия с энтомофагами [Strassmann, 1981c; Chadab, Rettenmeyer, 1982; Makino, 1989 a; Makino, Sayama, 1994; Bouwma et al., 2003a; Русина, 2006a; Bouwma et al., 2007].

Роль энтомофагов как стабилизирующего фактора в динамике численности одиночных насекомых в значительной мере определяется их способностью обнаруживать отдельные скопления хозяев и проявлять функциональную и численную реакции [Викторов, 1976; Хорхордин, 1977; Гурьянова, 1984; Hassell, May, 1974; Morrison, Strong, 1981; Hassell, 2000; May, McLean, 2007 и др.]. Существенный интерес в связи с этим представляет изучение реакций паразитоидов и хищников общественных

насекомых на распределение хозяев, в частности ресоциальных ос-полистин, остававшихся недостаточно изученными в этом отношении. Как известно, функциональная реакция паразитоида на рост плотности хозяина выражается в увеличении количества хозяев, зараженных отдельной особью паразитоида [Solomon, 1949]; в случае же, когда хозяин – общественное насекомое, эта реакция может включать как увеличение числа зараженного расплода в гнезде, так и увеличение числа зараженных семей. Функциональная реакция создает предпосылки для внутри- и межгенерационной численных реакций [Hassell, 1966]. Первая форма численной реакции приводит к скоплению паразитоидов в местах скученности жертв, а вторая – к увеличению количества паразитоидов вслед за ростом плотности популяции хозяев в последующих поколениях.

Несмотря на методические сложности в разграничении разных компонентов поведенческой реакции паразитоидов в природных условиях, регуляторное значение численной и функциональной реакций убедительно показано в лабораторных и природных экспериментах на одиночных насекомых. Проявление этих реакций у паразитоидов социальных ос имеет специфику, связанную, с одной стороны, с сезонным развитием семьи ос и увеличением числа пригодных для заражения личинок, а с другой – с разными формами защитного поведения хозяина [Strassmann, 1981c; Lutz et al., 1984; Makino, 1989 a; Makino, Sayama, 1994; Luchetti, 1992; Русина, 2008].

Интерес к динамической роли пространственно-временных факторов возрос с осознанием того, что энтомофаги одиночных насекомых могут локально стабилизировать численность жертвы (хозяина) при низкой его плотности [Хорхордин, 1975; Викторов, 1976; Гурьянова, 1978; Ruberson et al., 1991 и др.]. На характер зараженности пищевых пятен высокой плотности оказывают влияние такие особенности паразитоида, как ограниченное число готовых к откладке яиц у самок, время, затрачиваемое на поиски пригодного для заражения хозяина, про- и синовигенность паразитоида [Hassell, Waage, 1984; Тобиас, 2004]. Наличие убежищ для жертв (хозяев), внутривидовая

конкуренция у хозяина и у паразитоида, межвидовые взаимоотношения паразитоидов и пространственная неоднородность этих форм взаимодействий – вот некоторые из параметров, которые изучались у паразитоидов одиночных насекомых и которые способствовали развитию практики биометода [см. обзоры Викторов, 1961, 1975; Гурьянова, 1978; Hassell, Waage, 1984; Hassell, 2000; Тобиас, 2004].

Анализ взаимодействий, наблюдаемых в природе или в эксперименте, и прогнозирование последствий взаимодействий, как справедливо отмечает А. Д. Базыкин [2003, с. 13], «задачи тесно связанные, но существенно различные». Важным методом прогнозирования динамики численности популяций насекомых и их взаимодействия с энтомофагами выступает математическое моделирование. Численными и аналитическими методами исследован ряд аспектов динамики трофических взаимодействий. В числе ключевых факторов стабилизации трофических систем называется пространственная неоднородность распределения жертвы или хозяина, агрегация хищников и паразитоидов в местах скопления жертв, эффекты запаздывания при регуляции численности [Исаев, Хлебопрос, 1973, 1977; Hassell, May, 1973, 1974; Hassell, 2000]. Необходимость согласования модельных свойств с данными наблюдений в природе привело к появлению большого количества работ, описывающих различные поведенческие механизмы, включение которых в модели приводит к стабилизации отношений хищник–жертва и паразитоид–хозяин [Хорхордин, 1977; Семевская, Семевский, 1977; Свирежев, Логофет, 1978; Гурьянова, 1984; Hassell, 2000; Базыкин, 2003; Briggs, Hoopes, 2004 и др.].

В последние десятилетия изучение механизмов самоорганизации систем взаимодействующих популяций хищник–жертва и паразитоид–хозяин оказались в центре внимания исследователей [Исаев и др., 2001; Hassell, 2000; Базыкин, 2003; Turchin, 2003; Briggs, Hoopes, 2004].

Анализируя специфику современных направлений исследования сложных адаптивных систем, можно отметить, что для отражения реальных

процессов взаимодействия самоорганизующихся и самоподдерживающихся систем в их целостности и динамичности полезным оказывается развиваемый в области когнитивной науки динамический подход [теория автопоэзиса – Varela, 1979; Varela et al, 1974; 1991; Князева, 2005]. Теория автопоэзиса придает особое значение механизмам сохранения структуры. Динамическая парадигма подчеркивает автономность процессов взаимодействия и их саморегуляцию и самоорганизацию. С этих позиций в главе рассмотрены взаимоотношения паразитоидов и муравьев с осами-полистинами.

3.1 Влияние паразитоидов на пространственно-этологическую и демографическую структуру популяции ос-полистов

Выбор паразитоидами семьи ос для заражения происходит под воздействием многих факторов. Известно, что специфика местообитания ос соотносится с интенсивностью воздействия энтомофагов. Так, в семьях *P. annularis* (L.) [Nelson, 1968] и *P. dominula* [Русина, 2006а, 2009], расположенных в разнообразных укрытиях, паразитоиды встречаются чаще, чем при гнездовании хозяина на растениях. В то же время зараженные семьи *Belonogaster* на чердаках встречаются реже, чем в открытых местообитаниях [Keeping, Crewe, 1983]. Многолетние исследования отношений паразитоид–хозяин показали, что в разные годы зараженность семьи и популяции в целом широко варьирует [Strassmann, 1981с; Makino, 1983, 1989 а; Makino, Sayama, 1994; Gumovsky et al., 2007; Русина, 2006а, 2008, 2009, 2012]. Было также выявлено, что паразитоиды снижают размеры семьи [Makino, Sayama, 1994; Русина, 2008].

Ниже будут рассмотрены некоторые аспекты поведенческой реакции паразитоидов на биотопические особенности гнездования хозяина (плотность и размеры семей ос на участке обитания), их внутри- и межвидовая конкуренция, а также определены условия регуляции численности.

3.1.1 Пространственная организация взаимодействующих популяций паразитоидов и *Polistes dominula* в разных типах местообитаний хозяина

Стабильно низкий уровень численности *P. dominula* в степных сообществах Нижнего Приднепровья (Херсонская обл.) поддерживается благодаря хищникам [Русина, 2006а]. Ограниченная деятельность хищников в защищенных биотопах приводит к повышению выживаемости семей и, как следствие, – к повышению их численности и плотности. В этих условиях может иметь место регуляция паразитоидами. Для проверки этого предположения в 2003–2007 гг. были проведены исследования на популяции *P. dominula*, гнездящейся на растениях Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ. Площадь района исследований составила около 3 га. Дополнительно в сентябре–октябре 2006 г. на 77 чердаках домов населенных пунктов Херсонской, Николаевской и Одесской обл. было собрано 281 гнездо этого вида осы.

Поиски гнезд на растениях проводили в конце апреля – начале мая в пределах предпочитаемых мест обитания *P. dominula*, а именно: в пограничной полосе растительности вокруг озер с доминированием *Phragmites australis* Trin и *Elytrigia elongata* Nevski, на пониженных участках степных сообществ с доминированием *Artemisia marschalliana* Spreng, а также вокруг березово-дубовых колков. Особое внимание обращали на места успешного гнездования в прошлые годы. Каждые два–три дня территории с найденными гнездами осматривали повторно для обнаружения и картирования новых гнезд.

Коэффициент агрегации и скученность гнезд были вычислены для *P. dominula*, загнездившегося на растениях, на ранних этапах гнездования (начало мая) и к моменту выхода рабочих (первая декада июня), а в укрытиях (на чердаках) – по данным распределения гнезд в конце жизненного цикла. Для оценки плотности гнездования в двух типах местообитаний (на растениях и в укрытиях) сравнивали расстояния до ближайшего соседа и скученность гнезд на площадках с помощью непараметрического критерия

Манна–Уитни.

Гнездование на растениях. Из найденных в первой половине мая 2003–2007 гг. 1205 гнезд *P. dominula* 119 (постройки 2003 г.) были закартированы на 28 площадках 30 х 30 м; 426 гнезд (2004 г.) – на 106 площадках; 280 гнезд (2005 г.) – на 71; 144 гнезда (2006 г.) – на 19 и 306 гнезд (2007 г.) – на 22. Поскольку коэффициент агрегации Кларка и Эванса R объединенных выборок в начале мая 2003–2007 гг. был близок к единице (табл. В.1 Приложения В), то размещение загнездившихся на растениях ос в пределах предпочитаемых мест гнездования оценено как случайное.

Расплод в гнездах привлекал разнообразных беспозвоночных и позвоночных хищников. Ежегодная смертность семей до выхода рабочих варьировала от 34 до 78 %. Из хищников, разорявших гнезда, на первом месте стояли птицы, кузнечик *Decticus verrucivorus* и муравьи [Русина, 2006а].

Размещение выживших к началу июня 2003–2007 гг. 498 из 1205 семей (41.3 %) приближалось к агрегированному: коэффициент агрегации R объединенных выборок составил 0.7 (табл. В.1 Приложения В). Все эти семьи по мере их развития в сезоне изучались на предмет зараженности расплода.

Паразитоиды *Latibulus argiolus* и *Elasmus schmitti* были найдены в 8.4 % (42 из 498) и в 8 % (40 из 498) гнезд соответственно. Как правило, семьи были заражены только одним видом паразитоида (оба вида содержало только одно гнездо в 2006 г.). Такая же тенденция отмечена по отношению к скоплениям семей. Только в пяти скоплениях 2005–2006 гг. отмечены как *L. argiolus*, так и *E. schmitti*, заразившие близко расположенные друг к другу семьи. Характерно, что одиночно расположенные семьи не заражались *E. schmitti*.

Семьи, зараженные *L. argiolus*, располагались случайно (коэффициент агрегации R объединенных выборок 2003–2007 гг. равен единице) (табл. В.1 Приложения В). Для проверки предположения о том, что паразитоидов

привлекают места скопления гнезд хозяина, была проведена оценка характера распределения незараженных и зараженных семей на 240 площадках 30 x 30 м с разным числом гнезд. Теоретические частоты рассчитывали на основании предположения о случайном размещении незараженных и зараженных семей по площадкам. Распределение этого вида наездника по площадкам с разным числом гнезд хозяина не отличалось от теоретического по критерию χ^2 (табл. В.2 А Приложения В). Полученные результаты позволяют сделать вывод о случайном поиске семей хозяина паразитоидом этого вида.

Семьи, зараженные *E. schmitti*, располагались скученно. Об этом свидетельствует коэффициент агрегации R объединенных выборок 2003–2007 гг., значения которого меньше единицы (табл. В.1 Приложения В), а также тот факт, что эмпирическое распределение *E. schmitti* по площадкам с 2–3 гнездами отличается от теоретического по критерию χ^2 (табл. В.2 А Приложения В). Из года в год места его обитания приходились, как правило, на одни и те же биотопы с густой растительностью. На этих участках гнезда ос были, по-видимому, менее заметны для птиц, что способствовало выживанию семей, в том числе и зараженных паразитоидом.

Гнездование в укрытиях. Из последующего анализа были исключены 42 гнезда крайне малых размеров (в среднем 17 ± 6 ячеек). Поскольку в ячейках большей части таких гнезд отсутствовал меконий, то, по всей видимости, их самки-основательницы погибли, когда расплод еще находился на ранних стадиях развития.

E. schmitti был выявлен в 4.2 % (10 из 239) гнезд, а в 70.7 % (169 из 239) гнезд был обнаружен *L. argiolus*. Лишь на одном чердаке семьи *P. dominula* (три из пяти) были заражены только *E. schmitti*, в то время как в гнездах из 53 местообитаний найдены следы пребывания и зимующие коконы только *L. argiolus*. В 11 местообитаниях в семи гнездах из 239 (2.9 %) расплод был заражен обоими паразитоидами, а в 12 других местообитаниях паразитоиды не были обнаружены вообще.

Характер размещения гнезд *P. dominula* в укрытиях – агрегированный (табл. В.1 Приложения В). Незараженные семьи в укрытиях встречались реже, чем это можно было бы предположить, исходя из теоретического распределения незараженных и зараженных семей из таких местообитаний (табл. В.2 Б Приложения В). Распределение паразитоидов обоих видов по площадкам с разным числом гнезд хозяина не отличалось от теоретического по критерию χ^2 .

В целом обнаружено, что расстояние между гнездами зависит от типа местообитания. На чердаках осы гнездились существенно (более чем в 8 раз) ближе друг к другу, чем на растениях, а скученность гнезд в разных типах местообитаний оказалась сходной только на площадках 30 x 30 м (табл. В.3 Приложения В, тест Манна–Уитни: соответственно $p < 0.001$ и $p > 0.05$).

Сравнение распределения семей: незараженных, зараженных *L. argiolus*, а также семей, зараженных *E. schmitti*, по разным типам местообитаний было выполнено с помощью критерия χ^2 . На растениях чаще, чем в укрытиях, встречались незараженные семьи и реже семьи, зараженные *L. argiolus* ($\chi^2 = 334.0$; $df = 3$; $p < 0.001$).

Параметры заражения семей *P. dominula* на растениях и в укрытиях паразитоидами *L. argiolus* и *E. schmitti* представлены в табл. В.3 Приложения В. В семьях из укрытий было в два раза больше расплода, зараженного *L. argiolus*, а их зараженность превышала в 1.7 раза таковую на растениях (тест Манна–Уитни, табл. В.3 Приложения В). Семьи из разных местообитаний, зараженные *E. schmitti*, были сходны по числу и доле ячеек с паразитоидом (тест Манна–Уитни, табл. В.3 Приложения В).

Для выяснения влияния пространственных характеристик системы паразитоид–хозяин на интенсивность зараженности семей в целом и по типам местообитаний рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена между значениями числа ячеек с зараженным расплодом и зараженностью семьи (здесь и далее под зараженностью семьи понимали долю ячеек с паразитоидами от общего числа ячеек, выраженную в %), с одной

стороны, и расстоянием до ближайшего соседа, а также сроками заражения личинок в гнезде, с другой.

Число и доля ячей с *L. argiolus* (при объединении выборок из разных местообитаний в общую совокупность) зависели от места гнездования (тест Краскела–Уоллиса: $H = 13.9$; $p < 0.001$ и $H = 8.7$; $p < 0.01$ соответственно). Для *E. schmitti* такой зависимости не выявлено (тест Краскела–Уоллиса: соответственно $H = 1.4$; $p = 0.22$ и $H = 0.06$; $p = 0.8$). Об этом же говорят значения коэффициента корреляции Спирмена для объединенной выборки семей из разных местообитаний: чем ближе располагались гнезда, тем выше было число и доля ячей с *L. argiolus*.

В поселениях *P. dominula* на растениях (объединенная выборка 2003–2007 гг.) не выявлено статистически значимых корреляций между зараженностью семьи и расстоянием от этой семьи до ближайшей соседней, а также скученностью семей (табл. В.3 Приложения В). В то же время, чем больше было семей на чердаках, тем выше степень зараженности как *L. argiolus* ($r_s = 0.79$; $p < 0.001$), так и *E. schmitti* ($r_s = 0.29$; $p < 0.01$) (табл. В.3 Приложения В). статистически значимых корреляций между зараженностью семьи *L. argiolus* или *E. schmitti* и расстоянием от зараженных семей до ближайших соседей на чердаках также не обнаружено (табл. В.3 Приложения В). При этом чем выше зараженность семьи *L. argiolus*, тем меньше размеры семей ($r_s = -0.41$; $p < 0.05$) и тем ближе они расположены друг к другу ($r_s = -0.23$; $p < 0.05$). Кроме того, гнезда, имевшие *L. argiolus*, располагались ближе к соседним, чем гнезда с *E. schmitti* (табл. В.1 Приложения В, тест Манна–Уитни: $-p < 0.001$).

Таким образом, поведенческая реакция у анализируемых видов паразитоидов на плотность гнезд хозяина проявляется в различных ее диапазонах. Механизмы, обеспечивающие распределение этих двух видов паразитоидов, по-видимому, имеют разную природу, что отчасти связано со спецификой их биологии. Так, самки у *L. argiolus* способны перемещаться на значительные расстояния. Кроме того, данный вид, в отличие от *E. schmitti*,

принадлежит к синовигенным паразитоидам. У отродившихся самок паразитоида имеется лишь некоторое количество зрелых яиц, а для созревания остальных самки нуждаются в дополнительном питании. Потребность в дополнительном питании заставляет паразитоида покидать участки со скоплениями хозяев и затем снова их находить. Такие особенности репродуктивного поведения паразитоида *L. argiolus* могут уменьшать возможность повторного обнаружения семей хозяина при низкой их плотности, особенно при гнездовании на растениях, и, следовательно, в целом снижать зараженность семей, что подробнее будет рассмотрено ниже.

Обнаруженные различия в распределении зараженных и незараженных семей в открытых и скрытых биотопах могут быть объяснены еще и тем, что в укрытиях складываются благоприятные условия для выживания 2-й генерации паразитоида как в семьях хозяина (в предшествовавшем сезоне), так и в местах зимовки коконов. Часть коконов *L. argiolus* зимует в гнездах, а некоторые коконы выпадают из гнезд и, подпрыгивая, зарываются в подстилку. По-видимому, условия зимовки на чердаках, а также в некоторых открытых биотопах (на плотных почвах с густым травостоем) относительно благоприятны для коконов этого вида, что способствует лучшей их выживаемости и проявлению межгенерационной численной реакции на плотность хозяина.

3.1.2 Выбор крупных семей. Функциональная и численная реакции паразитоидов

Для социальных видов насекомых плотность популяции обычно определяют по плотности семей. Однако следует учесть, что паразитоидом заражаются личинки (предкуколки) в гнезде, поэтому можно ожидать, что паразитоид будет реагировать не только на плотность семей хозяина, но и на численность особей в них. Следовательно, выбор самками паразитоидов наиболее крупных семей у *P. dominula* (Рисунок 3.1) можно рассматривать как проявление поведенческой реакции на плотность хозяина. Такая реакция

обнаружена у паразитоидов как 1-й, так и 2-й генерации. По 1-й генерации имеются данные за 2006 г.: как видно на рисунке 3.1 А, в укрытиях зараженные семьи *P. dominula* превосходили незараженные по числу личинок 4-го и 5-го возрастов и числу мекониев.

На растениях, как видно из табл. В.4 Приложения В, в 2004 г. семьи с *L. argiolus* в конце цикла были больше по размерам гнезд, в них было выращено больше самок. Самки-основательницы из этой категории семей дольше пребывали в гнездах, чем самки из незараженных семей.

Естественным казалось предположить, что паразитоид *L. argiolus* выбирает наиболее крупные гнезда в поселении. Проведенный «ретроспективный» анализ гнездовых карт 5 незараженных и 9 зараженных семей из 6 скоплений хозяина (2004 г.) показал, что эти 2 выборки гнезд ко времени выхода рабочих были сходны по размерам гнезд и соотношению разных категорий расплода (табл. В.4 Приложения В). Семей *P. dominula*, зараженных первой генерацией паразитоида, в этих скоплениях не отмечали. Однако в середине июля в гнездах были отмечены следы заражения паразитоидом. При сравнении выяснили, что зараженные семьи в этом периоде развития имели больше личинок IV–V возрастов и больше куколок, чем незараженные. В целом к концу сезона зараженные семьи вырастили больше рабочих, чем незараженные, однако по числу самцов и числу будущих основательниц эти две выборки семей были сходны (табл. В.4 Приложения В) [Русина, 2008]. Из этого можно заключить, что заражение привело к снижению относительного числа особей полового поколения. Таким образом, выбор паразитоидами 1-ой и 2-ой генерации более успешных семей очевиден.

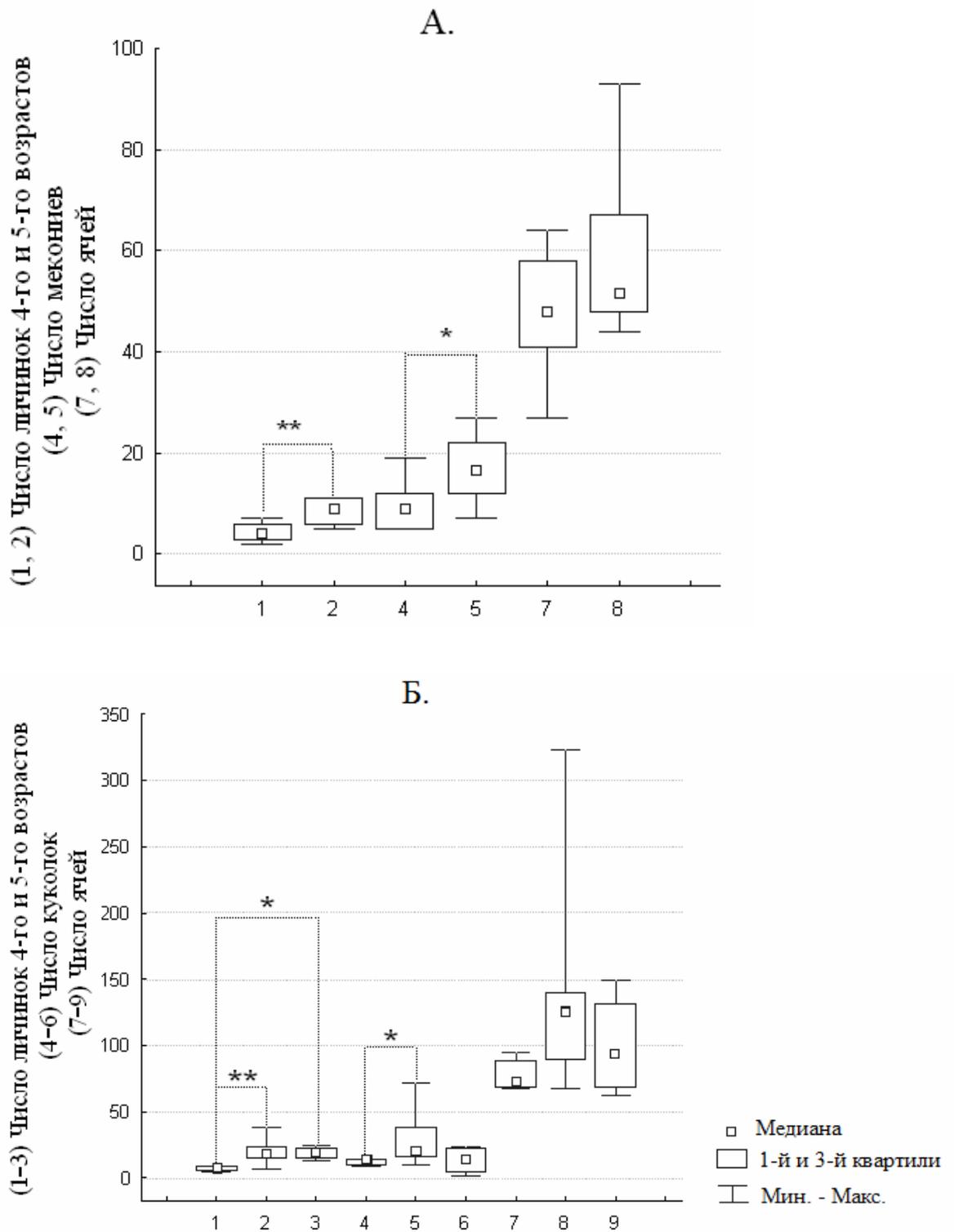


Рисунок 3.1 — Численность населения семей *Polistes dominula* (Christ), незараженных и зараженных первой (гнезда 2006 г. из укрытий) (А) и второй (гнезда 2004 г. на растениях) (Б) генерациями паразитоидов. Примечание: 2, 5 и 8 – семьи с *Latibulus argiolus* (Rossi); 3, 6 и 9 – семьи с *Elasmus schmitti* Ruschka [по: Русина, 2010а]. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

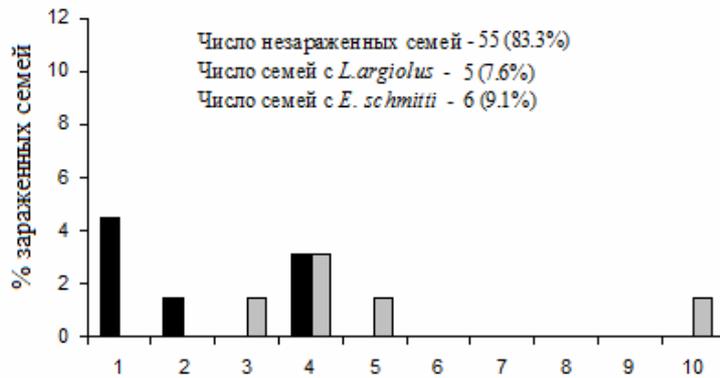
В природных условиях пространственное распределение гнезд *P. dominula* крайне неравномерно. Плотности отдельных скоплений и дистанции между гнездами сильно варьируют, что может оказывать влияние на поисковое поведение паразитоидов. Для проверки предположения о связи характера заражения семьи с плотностью гнездования и для выяснения механизма концентрации самок паразитоида мы проанализировали различия в интенсивности заражения паразитоидами семей в 54 скоплениях с разными пространственными характеристиками, а именно: расстояниями между гнездами. В каждом скоплении вычисляли усредненное значение дистанций между ближайшими гнездами. Скопления гнезд были разделены на классы в зависимости от этих усредненных значений. Первый класс включил 26 скоплений (66 гнезд) со значениями среднего от 0,5 до 3 м. Во второй класс вошли 17 скоплений (54 гнезда), имевшие значения среднего от 3 до 6 м, а в третий класс – 11 скоплений (49 гнезд) со значениями от 6 до 10 м.

Доля семей, зараженных *L. argiolus* в 30 скоплениях разных классов, варьировала от 7.6 до 20.4 %. В 24 скоплениях *L. argiolus* не был обнаружен. *E. schmitti* был найден в 6.1 – 20.4 % семей из 54 скоплений. На рисунке 3.2. представлены частоты гнезд с разным числом зараженных ячеек в трех классах скоплений. Число ячеек с *L. argiolus*, обнаруженных в гнездах, варьировало от 0 до 10, а у *E. schmitti* – до 9.

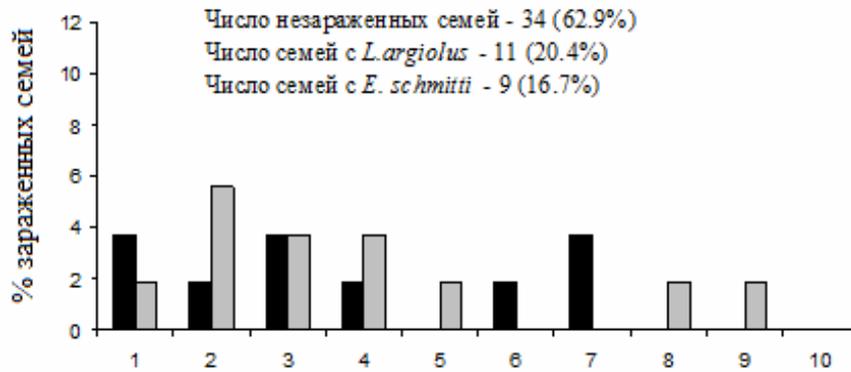
Однако различия в доле зараженных *L. argiolus* и незараженных семей в скоплениях первого и третьего классов достоверно различаются ($\chi^2 = 5.4$; $df = 1$; $p = 0.019$). Различия между первым и вторым классами, а также между вторым и третьим классами были незначимыми (все $p > 0.05$).

Обнаружено, что, чем ближе селились семьи друг к другу в скоплениях в целом, тем больше в гнездах было найдено расплода, зараженного *L. argiolus*, $-r_s = -0.56$; $p < 0.01$. Не выявлено статистически значимых корреляций между зараженностью семьи *L. argiolus* и расстоянием от зараженных семей до ближайших соседей, а также долей зараженных семей в скоплении (соответственно, $r_s = -0.004$; $p > 0.05$ и $r_s = 0.33$; $p = 0.08$).

А. Средняя минимальная дистанция между гнездами в агрегации 0.5–3 м;



В. Средняя минимальная дистанция между гнездами в агрегации 3–6 м;



С. Средняя минимальная дистанция между гнездами в агрегации более 6 м.

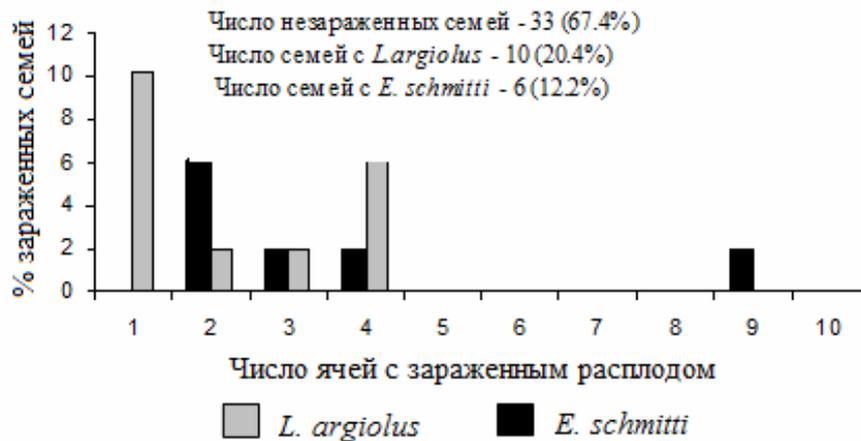


Рисунок 3.2 — Зараженность семей паразитоидами *Latibulus argiolus* (Rossi) и *Elasmus schmitti* Ruschka в скоплениях. По доле разных категорий семей (незараженных, зараженных *L. argiolus* и зараженных *E. schmitti*) в разных классах скоплений различий не выявлено ($\chi^2 = 8.05$; $df = 4$; $p = 0.089$).

Отметим, что среди зараженных семей из скоплений первого класса не встречались гнезда, содержавшие 1–2 кокона *L. argiolus*, а в скоплениях третьего класса не было гнезд, имевших 5 и более коконов указанного вида.

Можно предположить, что поскольку в скоплениях первого класса понижена, по сравнению с третьим классом, доля незараженных семей, то повышенная зараженность семьи обусловлена поведенческой (функциональной) реакцией паразитоида на плотность гнезд хозяина.

Обнаружены статистически значимые корреляции между зараженностью семьи *E. schmitti* и расстоянием от такой семьи до ближайшей соседней, а также долей зараженных семей (соответственно: $r_s = -0.45$; $p < 0.05$ и $r_s = 0.58$; $p < 0.05$). Кроме того, чем ближе друг к другу располагались гнезда с паразитоидом в скоплениях, тем сильнее была выражена связь между зараженностью семьи и долей зараженных семей в скоплении ($r_s = -0.54$; $p < 0.05$). Последнее может рассматриваться как проявление у этого вида паразитоида поведенческой реакции на повышение плотности популяции хозяина, подобной той, которая известна у паразитоидов одиночных насекомых, проводящих больше времени в местах скопления семей хозяина и откладывающих там больше яиц [Хорхордин, 1977; Гурьянова, 1984].

Поскольку было установлено, что скопления гнезд возникают на месте прошлогоднего успешного гнездования, то при анализе функционального и численного ответа необходимо учитывать историю гнездования ос и их взаимоотношений с паразитоидами в конкретном биотопе.

Имеющийся у нас материал представляет спектр различных состояний взаимодействующих популяций. Так, отдельные локальные поселения *Polistes dominula* в течение ряда лет не содержали паразитоидов. Некоторые из таких поселений (по данным 2003 и 2005 гг.) были сильно заражены клещом *Sphexicozela connivens*.

Отмечались также поселения с единичными зараженными семьями. Вполне вероятно, что паразитоид попадал в эти поселения случайно и в

дальнейшем мог закрепляться там и увеличивать свою численность. Об этом же свидетельствуют и данные относительных частот гнезд с разным числом зараженных ячеек в скоплениях. Легко видеть, что доля незараженных гнезд высока и не является функцией плотности хозяина. Это еще раз подтверждает высказанное нами предположение о том, что самки паразитоида не привлекаются скоплениями гнезд со значительных расстояний и что обнаружение ими скоплений в значительной мере случайно.

С другой стороны, при обнаружении скоплений гнезд, очевидно, происходят изменения в поведении паразитоидов, и их дальнейшая реакция зависит от плотности гнезд хозяина. Возрастание доли зараженных семей с большим числом зараженного расплода при увеличении плотности может служить показателем усиления деятельности паразитоидов в местах скопления гнезд. Однако в природных условиях без специальных исследований трудно учесть функциональный и численные компоненты поведения паразитоида, обеспечивающие зараженность хозяина на разных уровнях его плотности.

Так, увеличение числа и процента зараженных особей хозяина в исследуемом диапазоне роста плотностей проявляет только *E. schmitti*. Ихневмонид *L. argiolus* также проявляет поведенческую реакцию, поскольку в местах наибольшей плотности хозяина паразитоиды откладывают больше яиц. Однако эта реакция не приводит к регуляции численности хозяина, поскольку в исследуемом диапазоне роста плотностей не отмечено увеличение процента зараженных особей хозяина.

Обнаруженные отличия в поведенческой реакции различных видов паразитоидов на разные параметры плотности хозяина могут быть связаны как с особенностями биологии паразитоидов (о чем упоминалось уже выше) так и защитного поведения хозяина. Самки и рабочие *P. dominula* реагируют на присутствие паразитоидов разных видов в гнезде с неодинаковой толерантностью: от безразличного отношения к *E. schmitti* и его

сверхпаразитоиду *Bariscapus elasmii* (Graham) (Hymenoptera, Eulophidae) до нетерпимого к *L. argiolus*, более крупному по размерам. При обнаружении *L. argiolus* неподалеку от гнезда или после его вторжения в семью осы начинают вести себя беспокойно. Обнаружившая паразитоида оса быстро перемещается по соту, расставив крылья и задевая ими края ячеек. Такое поведение активирует защиту расплода другими особями семьи. Самки *L. argiolus* вынуждены подолгу находиться возле гнезда, пытаясь незаметно попасть в него. Отдельные меченые особи регистрировались по несколько суток рядом с семьей хозяина. Успешное проникновение в гнездо неоднократно отмечалось только в сумерки.

Несколько другая картина наблюдается у *E. schmitti*. Самки этого вида, попадая в гнездо, продолжительный период находятся в нем и заражают окукливающихся личинок. После отрождения паразитоидов 1-ой генерации часть самок *E. schmitti* остается в материнском гнезде (подчас в гнезде может находиться несколько самок), а часть перемещается на ближайшие соседние гнезда.

Поселения полистов на растениях очень неустойчивы из-за частого разрушения семей хищниками, тогда как поселения в укрытиях благодаря лучшему выживанию семей характеризуются более высокой плотностью и зараженностью семей *L. argiolus*. При этом наблюдается увеличение числа и процента зараженных особей хозяина в исследуемом диапазоне роста плотностей.

В целом высокая зараженность семьи в таких условиях может быть также следствием как функциональной, так и численной реакций паразитоида.

3.1.3 Влияние сроков заражения на численность населения семьи Polistes dominula

Особый интерес представляет влияние сроков заражения семьи на ее размеры. Период развития семьи *P. dominula*, в который проходило

заражение расплода, коррелировал с размерами гнезд: чем позже были заражены семьи, тем больше по размерам были у них гнезда: $r_s = 0.90$; $p < 0.001$. Чем раньше были заражены семьи, тем выше была их зараженность (для семей с *L. argiolus* $r_s = -0.51$; $p < 0.001$; а для семей с *E. schmitti* $r_s = -0.59$; $p < 0.001$).

Кроме того, обнаружена отрицательная корреляция между фенологической датой заражения семьи и ее зараженностью: $r_s = -0.51$; $p < 0.001$.

Об этом же свидетельствует и тест Краскела–Уоллиса. Обнаружена существенная взаимосвязь между периодом, когда проходило заражение расплода, и размерами гнезд, а также зараженностью семей *E. schmitti* (тест Краскела–Уоллиса; $H = 25.7$; $p < 0.001$ и $H = 11.1$; $p < 0.01$ соответственно) или *L. argiolus* ($H = 68.7$; $p < 0.001$ и $H = 32.9$; $p < 0.001$).

Для семей, зараженных до выхода рабочих, характерны гнезда маленьких размеров (20–45 ячеек), несмотря на продолжительную жизнь в них самки-основательницы. Паразитоиды локализуются в центральных ячейках и поражают личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих. При высокой зараженности расплода самки-основательницы покидают гнезда. Корреляций между числом ячеек с зараженным расплодом и сроками заражения не найдено (для *L. argiolus* $r_s = 0.01$; $p > 0.05$; а для *E. schmitti* $r_s = -0.21$; $p > 0.05$).

Сравнение распределения семей, зараженных в разные периоды жизненного цикла, по разным типам местообитаний (на растениях и в укрытиях) было выполнено с помощью критерия χ^2 . Семьи из разных типов местообитаний (в укрытиях и на растениях) не различались между собой по соотношению временных параметров заражения как *L. argiolus*, так и *E. schmitti* ($\chi^2 = 0.87$; $df = 2$; $p > 0.05$ и $\chi^2 = 0.84$; $df = 2$; $p > 0.05$ соответственно).

3.1.4 Фенология гнездования на растениях и заражения семей паразитоидами

Как уже отмечалось выше, высокая и умеренная численность загнездившихся самок ос была отмечена после теплых зим весной 2004, 2005 и 2007 гг., а низкая – в 2003 и 2006 гг. после суровых зим (табл. В.5 Приложения В).

Погодные условия весенних сезонов, когда проводились наблюдения начальных стадий гнездования, также существенно различались. Первые гнезда были обнаружены 28 апреля 2003, 9 мая 2004, 5 мая 2005, 1 мая 2006 и 4 мая 2007 г.

Массовое начало гнездования наблюдалось после нескольких дней со среднесуточной температурой воздуха + 18°C. Среднегодовая дата массового начала гнездования – 8 мая ± 3 дня. В 2004 г., с более поздней и холодной весной, массовое начало гнездостроения пришлось на 19 мая, позже отмечалось и окукливание первой когорты личинок, и выход первых рабочих (табл. В.5 Приложения В). Фенологические сроки окукливания личинок приходились на период, когда минимальная температура почвы в течение двух – трех дней превышала + 12°C.

Среднегодовая фенологическая дата окукливания первой личинки – 27 мая ± 11 дней, выхода рабочих – 14 июня ± 7 дней.

Отрождение имаго из коконов у *L. argiolus* проходило, по-видимому, в первой половине мая, поскольку в 2003 и 2005–2007 гг. именно в эти сроки отмечали питание самок наездника на молочае *Euphorbia seguierana* Neck. Сроки появления в биотопе зимовавших самок *E. schmitti* остаются невыясненными; также неизвестно, как проходит его зимовка. Зимующие коконы второй генерации этого вида в гнездах полистов не найдены, в отличие от таковых *E. polistis* Burks, которые зимуют в гнездах *P. exclamans* из США [Reed, Vinson, 1979], или *E. japonicus* Ashmead, зимующих у *P. snelleni* из Японии [Makino, Sayama, 1994].

К заражению хозяина изучаемые виды паразитоидов приступали в конце

мая – начале июня.

3.1.5 Многолетняя динамика характера зараженности и размеров семей на растениях

На протяжении 2003–2007 гг. выявлены существенные годовые различия по тесту Краскела–Уоллиса размеров зараженных *E. schmitti* семей, числа и доли ячей с зараженным расплодом (соответственно $H = 11.6$; $p < 0.05$; $H = 13.7$; $p < 0.01$ и $H = 17.3$; $p < 0.01$). Семьи, зараженные первой генерацией *E. schmitti* до выхода рабочих (отмеченные в популяции преимущественно в 2004 г.), уступали в размерах незараженным семьям.

В 22 семьях (68.8 %, 22 из 32) зараженность *E. schmitti* составляла менее 5 %. Такие семьи встречались ежегодно: 4, 1, 10, 3 и 4 семьи по годам соответственно. Семей, зараженных на 5–10 %, было найдено 5 (из 32, 15.6 %), 1, 3 и 1 в 2003, 2004 и 2006 гг. соответственно; в 2005 и 2007 гг. таких семей не обнаружено. Пять семей (из 32, 15.6 %), зараженных более чем на 10 %, были найдены только в 2004 г., на пике численности хозяина. Максимальная зараженность составила 21.1 % (41 из 194 ячей).

Гнезда с *L. argiolus*, содержавшие менее 5 % ячей с зараженными куколками, принадлежали 24 (из 34, 70.6 %) семьям, соответственно по годам 3, 10, 9, 1 и 1 семье. От 5 до 10 % ячей с зараженным *L. argiolus* расплодом, обнаружено в 8 (из 34, 23.5 %) семьях, по годам соответственно в 0, 2, 2, 3 и 1 семье. Зараженность свыше 10 % была отмечена только один раз в 2005 г.: в гнезде из 415 ячей обнаружено 67 (16.1 %) коконов *L. argiolus*. В 2003–2007 гг. размеры зараженных гнезд, число ячей с зараженным расплодом и зараженность по тесту Краскела–Уоллиса не различались.

При сопоставлении продуктивности незараженных семей в разные годы были найдены статистически значимые отличия в размерах гнезд и в количестве выращенных будущих основательниц (тест Краскела–Уоллиса, табл. В.6 Приложения В).

Выборки зараженных семей по рассматриваемым параметрам в

анализируемые годы не различались. Только в 2004 г. зараженные *E. schmitti* семьи существенно уступали в размерах гнезд, а также в количестве выращенных самок (рабочих и будущих основательниц) и самцов незараженным семьям (множественное сравнение по критерию Данна, все $p < 0.01$) (табл. В.6 Приложения В).

Поскольку семьи не различались по рассматриваемым параметрам их размеров в 2004–2005 гг. (табл. В.7 Приложения В), мы объединили выборки за эти 2 года в общую совокупность и разделили их затем на 3 класса (незараженные семьи, семьи, содержащие в гнезде менее 5 % зараженного расплода и семьи с более чем 5 % зараженного расплода). При сравнении таких трех групп семей найдены различия по тесту Краскела–Уоллиса в размерах гнезд (числу яиц) и в числе будущих основательниц (табл. В.7 Приложения В). Незараженные семьи были больше по размерам, чем семьи с зараженностью более 5 %, в них было больше выращено рабочих и полового поколения (табл. В.7 Приложения В; множественное сравнение по критерию Данна, все $p < 0.01$). Различий в продуктивности незараженных семей и семей, имевших в гнездах менее 5 % зараженного расплода, не выявлено (табл. В.7 Приложения В; множественное сравнение по критерию Данна, все $p > 0.05$).

Рассмотрим реакции паразитоидов обоих видов на изменения пространственной структуры популяции хозяина *P. dominula*, гнездящегося на растениях в ЧБЗ. На протяжении 2003–2007 гг. показатели пространственной структуры популяций хозяина статистически значимо различались по тесту Краскела–Уоллиса (Рисунок 3.3, 3.4). Множественное сравнение показало, что на пике численности хозяина (2004 г.) гнезда располагались ближе друг к другу, но скученность семей была меньшей, чем в другие годы (тест Данна, Рисунок 3.3, 3.4).

Однако картина, по-видимому, более сложна, причем в этом случае необходимо учесть специфическое сочетание климатических факторов. Условия предыдущего года были благоприятны для хозяина (высокая

продуктивность семей летом 2003 г. и благоприятные условия зимовки 2003/2004 г.), что обусловило подъем численности.

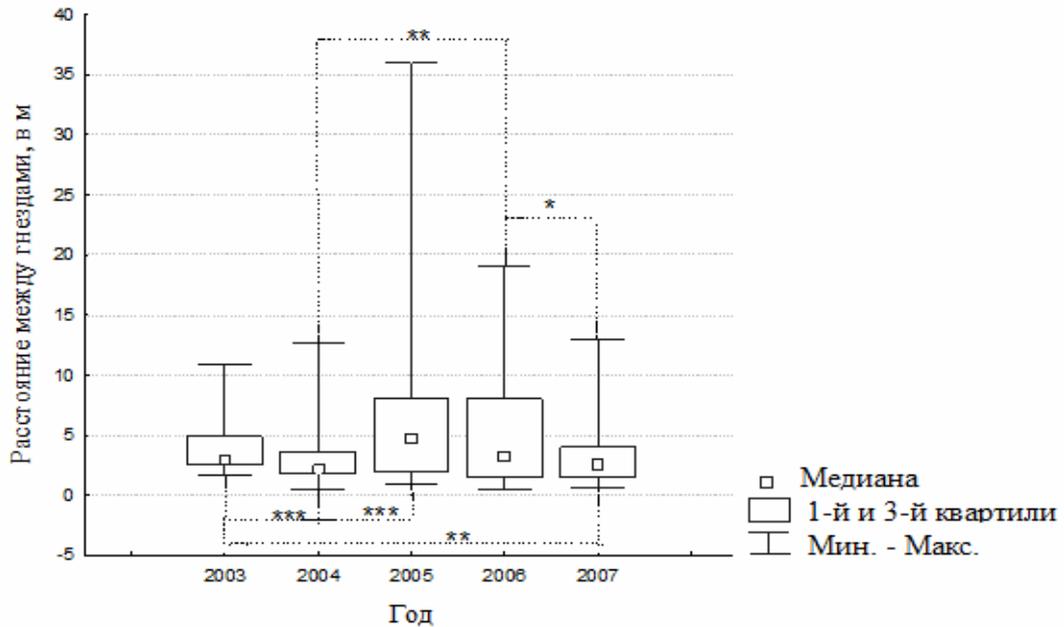


Рисунок 3.3 — Ближайшие расстояния между гнездами *Polistes dominula*, гнездящегося на растениях Черноморского заповедника в разные годы.

Тест Краскела–Уоллиса: $H = 23.0$; $p < 0.001$. Множественное сравнение по критерию

Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

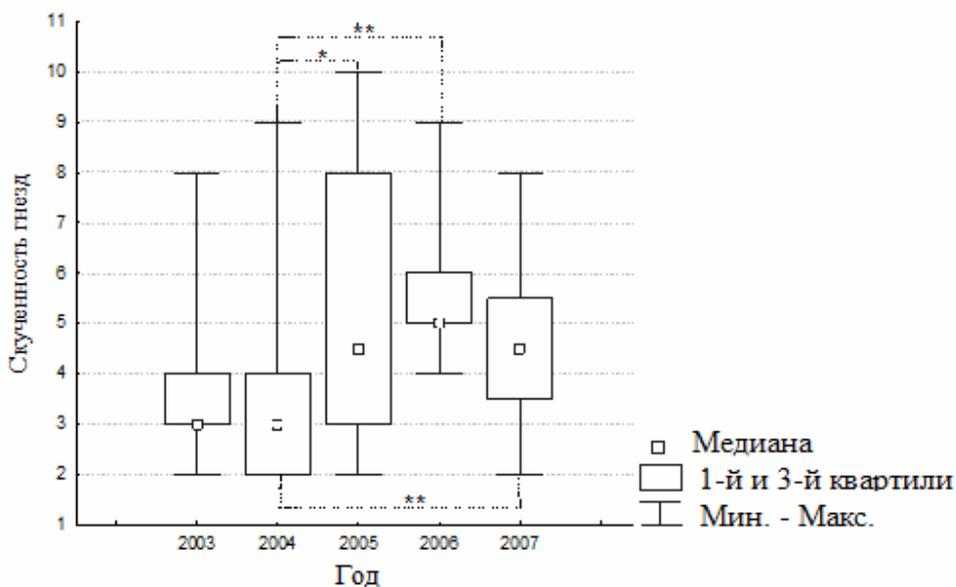


Рисунок 3.4 — Скученность семей *Polistes dominula* на площадках 30 x 30 м в разные годы. Тест Краскела–Уоллиса: $H = 33.4$; $p < 0.001$. Множественное сравнение по критерию

Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. [по: Русина, 2008].

Однако холодная весна 2004 г. вызвала сдвиг сроков начала гнездования, в результате чего сильнее пострадала от паразитоида первая когорта рабочих. Именно это и могло вызвать существенное снижение продуктивности зараженных семей.

Таким образом, степень участия паразитоида в регуляции численности хозяина на разных фазах его динамики в значительной степени зависит от периода развития семьи, на который приходится заражение. Годовые флуктуации в синхронизации взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина, как показывают наши данные, могут быть важной составляющей их стабильного сосуществования.

3.1.6. Размеры семей *Polistes dominula* в разных типах местобитаний, оцененные в процессе анализа числа окуклившихся личинок

Анализ размеров разных категорий семей в укрытиях (для этого анализа были отобраны 84 неповрежденных гнезда) производили с помощью критерия Краскела–Уоллиса, а также путем попарного сравнения по критерию Данна следующих категорий семей: (1) – незараженные семьи; (2) – семьи с зараженностью до 5 %; (3) – семьи, зараженные на 5–10 % и (4) – семьи с зараженностью свыше 10 %. Продуктивность семей на растениях (отобраны 23 гнезда 2005–2006 гг.) и в укрытиях сравнили с помощью критерия Манна–Уитни.

Из 84 гнезд *P. dominula*, взятых с укрытий, незараженными оказались 23. Зараженность 23 гнезд с *L. argiolus* была менее 5 %, в 14 гнездах зараженный расплод занимал от 5 до 10 % ячеек, а в 24 – свыше 10 %. До выхода рабочих были заражены 26 семей (5, 5 и 16 семей, соответственно по категориям зараженности). В семьи, зараженные более чем на 10 %, *L. argiolus* проникал преимущественно до выхода рабочих ($\chi^2 = 12.0$; $df = 1$; $p < 0.001$). *E. schmitti* был найден в 4 гнездах. Зараженные семьи уступали незараженным по следующим показателям продуктивности: размеры гнезд, число ячеек с 1 и 2 мекониями, общее число мекониев в гнезде и число имаго (табл. В.8

Приложения В). Зараженность семей существенно влияла на их продуктивность (тест Краскела–Уоллиса, рис. 3.5). Множественное сравнение по тесту Данна показало, что семьи, зараженные более чем на 10 %, уступали в размерах гнезд и численности населения остальным категориям семей. В их гнездах было меньше ячеек как с одним, так и с двумя мекониями, меньше мекониев в целом, а также меньше выращенных имаго (Рисунок 3.5 А–В). При этом разные категории семей не различались по эффективности использования ячеек гнезда для выращивания личинок до окукливания (Рисунок 3.5 Г). У зараженных свыше 10 % семей расстояние до ближайшего соседнего гнезда было немного меньше, чем у гнезд незараженных (по критерию Данна, $Q = 2.62$; $p < 0.05$). В целом чем ближе гнездились осы, тем выше была зараженность их семей *L. argiolus* (табл. В.1 Приложения В).

Ранее выполненный анализ показал, что размеры семей на растениях существенно различались в разные годы. Поскольку они были сходны в 2006 и 2005 гг., то выборки за эти два года объединили. Из 23 гнезд *P. dominula*, гнездящихся на растениях в 2005–2006 гг., незараженными оказались 13 семей, в семи гнездах был найден *E. schmitti*, а в трех – *L. argiolus*. Зараженность 6 семей паразитоидами была менее 5 %; в трех гнездах зараженный расплод занимал от 5 до 10 % ячеек, а в одном – свыше 10 %. Зараженные и незараженные семьи не различались по продуктивности (табл. В.7 Приложения В).

Незараженные семьи из укрытий имели большие по размерам гнезда, чем таковые на растениях. В гнездах из укрытий чаще ячейки использовались однократно, а на растениях – повторно. Доля пустых ячеек в гнездах на растениях была выше, чем в гнездах из укрытий (табл. В.8 Приложения В).

Вместе с тем семьи на растениях и семьи из укрытий оказались близкими по размерам гнезд, общему числу мекониев и числу выращенных имаго, но различались по специфике использования ячеек в гнезде и их зараженности.

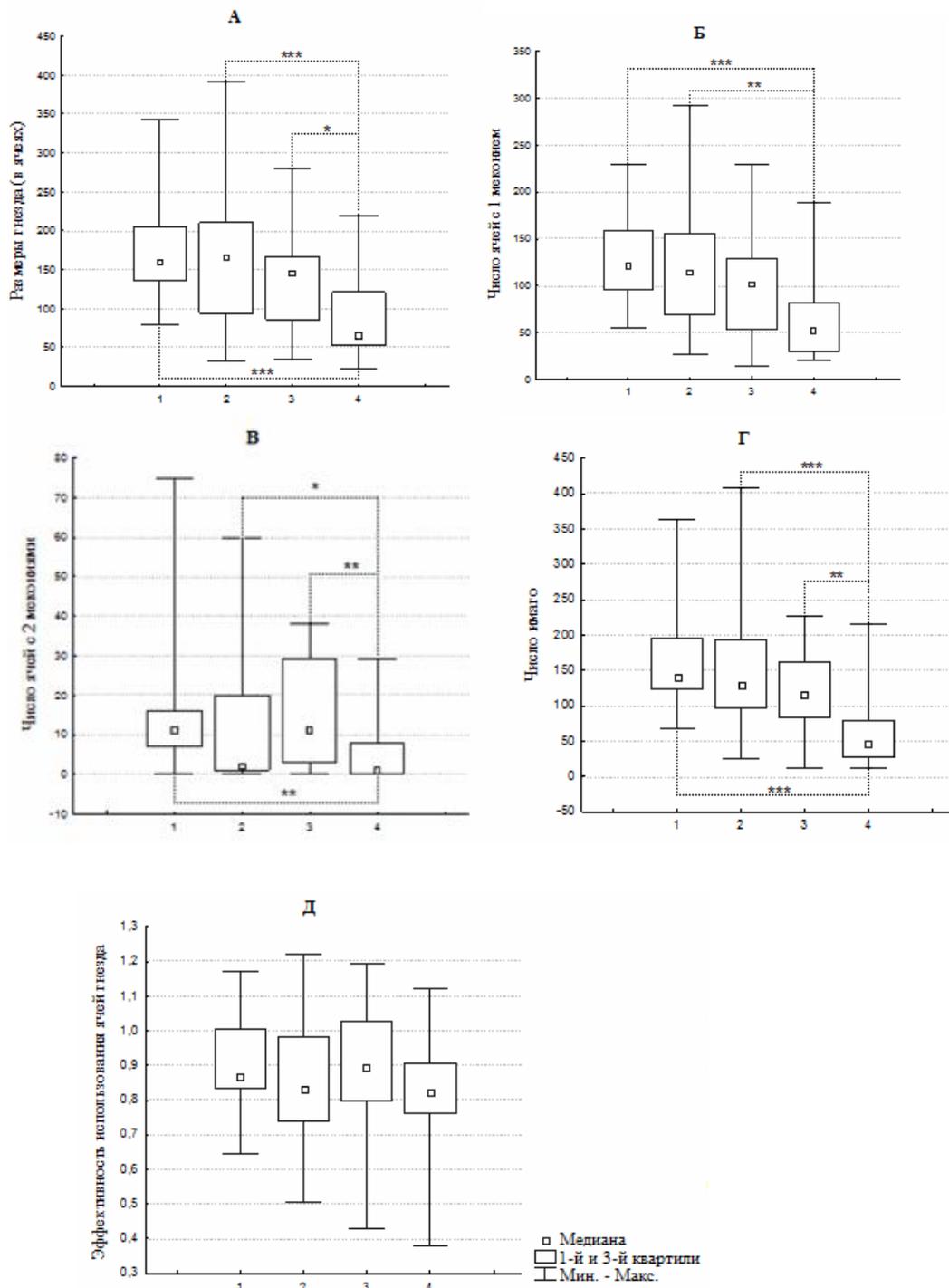


Рисунок 3.5 — Показатели размеров семей *Polistes dominula* из укрытий в 2006 г. Категории семей: 1 – незараженные; 2 – зараженность менее 5 %; 3 – зараженность от 5 до 10 %; 4 – зараженность свыше 10 %. Тест Краскела–Уоллиса: (А) размеры гнезда (число ячеек): $H = 17.8$; $p < 0.001$; (Б) число ячеек с 1 меконием: $H = 16.5$; $p < 0.001$; (В) число ячеек с 2 мекониями: $H = 10.4$; $p < 0.05$; (Г) число имаго: $H = 24.5$; $p < 0.001$; (Д) эффективность использования ячеек: $H = 4.7$; $p > 0.05$ * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Число и доля ячеек, использованных повторно, были выше при гнездовании на растениях, а однократно использованных – в укрытиях. Число и доля пустых ячеек были ниже в гнездах из укрытий, а зараженность семей *L. argiolus* была здесь существенно выше (табл. В.8 Приложения В).

В целом семьи из укрытий и с растений оказываются сходными по размерам гнезд, числу выращенных до окукливания личинок и числу выращенных имаго, несмотря на то, что в укрытиях преобладают плеометротичные (потенциально более продуктивные) семьи [Русина, 2006а]. Такой эффект достигается именно за счет повышенной зараженности семей в укрытиях.

Таким образом, анализ пространственно-временной организации взаимоотношений паразитоидов *L. argiolus* и *E. schmitti* с их хозяином *P. dominula* дал следующие результаты.

Существует зависимость между спецификой местообитания хозяина и зараженностью его семей паразитоидами. При гнездовании хозяина в укрытиях *L. argiolus* заражает до 70 % семей, а *E. schmitti* – 4 %. Зараженность семьи коррелирует со скученностью гнезд.

При зараженности семьи более чем на 10 % продуктивность ее значительно снижается. Такая высокая зараженность отмечается при раннем (до выхода рабочих) проникновении *L. argiolus* в семью. Несколько иная картина наблюдается при гнездовании хозяина открыто на растениях. Встречаемость *L. argiolus* и *E. schmitti* здесь сходна и в сумме за период исследований составляет для каждого вида 8 %. Распределение *L. argiolus* в этих условиях не зависит от плотностных параметров популяции хозяина.

E. schmitti предпочитает семьи хозяина, расположенные в травянистых сообществах с высоким проективным покрытием, где создаются условия для защиты от хищников и выживания семей полистов. Корреляция между зараженностью семей *E. schmitti* и размерами семей *P. dominula* была отмечена только в год высокой численности осы-хозяина. При этом проявлению регулирующего эффекта паразитоида могли способствовать

нетипичные климатические условия этих лет. *L. argiolus* и *E. schmitti*, как 1-й, так и 2-й генерации, выбирают в скоплениях для заражения более крупные по числу личинок и куколок семьи.

В целом можно говорить о наличии у паразитоидов осы *P. dominula* реакции на изменение плотности популяции хозяина. При этом регулирующий эффект становится заметным лишь при таком совпадении фаз жизненных циклов паразитоида и хозяина, когда зараженными оказываются личинки, дающие первую когорту рабочих ос.

3.1.7 Функциональная и численная реакция *Latibulus argiolus*

1-й генерации на распределение семей *Polistes gallicus* и *P. nimpha*

Особый интерес представляла проверка распространенности обнаруженных закономерностей в реакциях паразитоидов на популяциях других видов полистов.

Поведенческие реакции природной популяции паразитоида *Latibulus argiolus* в условиях свободного выбора семей хозяина при их естественном распределении были проанализированы нами по данным, собранным в июне–июле 2007–2010 гг. в Херсонской, Луганской и Сумской областях совместно со студентами ХГУ М. П. Богуцким, Е. С. Орловой и А. В. Ревой [Русина, Богуцкий, 2009; Русина и др., 2010].

В этих условиях заражение семей хозяина первой генерацией *L. argiolus* происходит также в конце мая – первой декаде июня. Исследования проводилось в сроки, когда результаты активности паразитоидов могли быть проанализированы по гнездовым картам (июнь – июль).

Перечисленные ниже поселения ос, хотя и относятся к разным видам, географическим точкам и годам, представляют с известной долей приближения срезы развития разных категорий семей (зараженных и незараженных) в сезонном аспекте:

(I) 6–8 июня 2009 г. – *P. gallicus* (L.), окрестности Херсона; (II) 9–17 июня 2010 г. – *P. nimpha* (Christ), окрестности села Вакаловщина Сумской

обл.; (III) 16–26 июня 2007 г. – *P. nimpha*, степные участки отделения Провальская степь ЛПЗ; (IV) 30 июня–4 июля 2008 г. *P. nimpha* степные участки отделения Стрельцовская степь ЛПЗ; (V и VI) 5–12 июля 2008 и 15–18 июля 2009 гг. – *P. nimpha* – степные участки отделения Провальская степь ЛПЗ и (VII) 18–22 июля 2009 г. – *P. gallicus* – окрестности г. Луганска.

При изучении реакций паразитоида на распределение семей хозяина возникает необходимость оценки численности как первого, так и второго.

Определение численности самок паразитоида в природе крайне затруднено. В качестве показателя относительной их численности использовалась доля зараженных семей в поселении (далее – зараженность поселения). Этот способ не позволяет учесть абсолютного числа самок паразитоида, а также определить характер их реакции (функциональная, численная или комбинированная), но все же дает возможность оценить некоторые особенности деятельности паразитоидов. Зараженность поселений I и III была высокой: 89.3 % (50 из 56) и 70.6 % (36 из 51); в поселениях II, IV– VI зараженность была умеренной – 31.1 % (69 из 222), 33.8 % (22 из 65), 38.7 % (41 из 106) и 55.9 % (57 из 102); а низкая – в VII – 23.3 % (14 из 60) соответственно.

В семьях полистов, в частности, оценивалось потенциальное число имаго (ПЧИ). Этот параметр представляет собой сумму числа рабочих и самцов, вышедших из куколок, и числа ячеек с паразитоидами.

В каждой из выборок, кроме VII, незараженные семьи уступали по ПЧИ зараженным (Рисунок 3.6). Следовательно, можно утверждать, что паразитоиды первой генерации выбирали наиболее крупные семьи. Эти семьи, зараженные *L. argiolus*, были основаны раногнездящимися самками-генералистами с высокой плодовитостью.

Сходство в размерах зараженных и незараженных семей в выборке VII связано, по-видимому, в первую очередь с низким уровнем зараженности поселения.

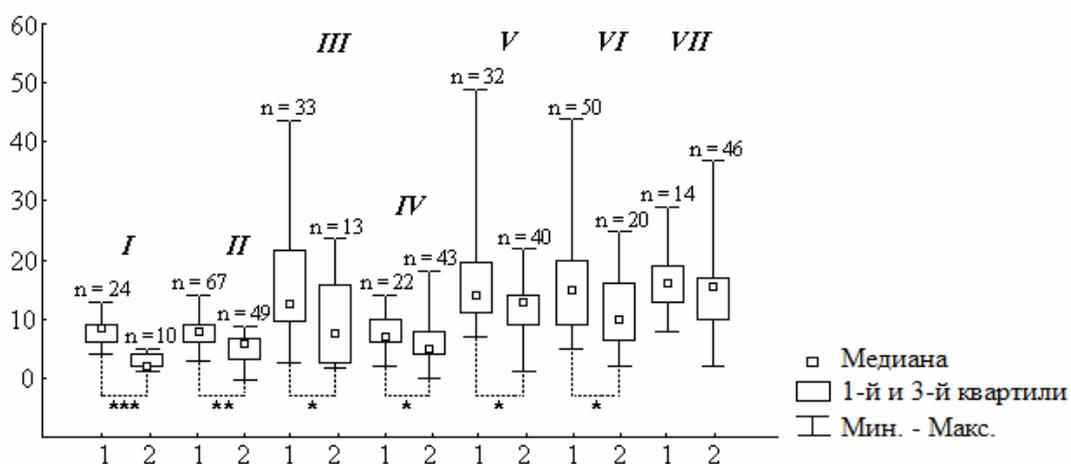


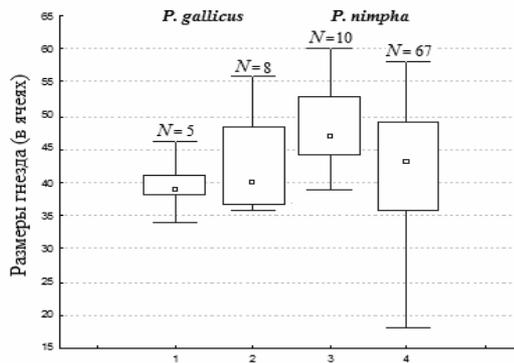
Рисунок 3.6 — Размеры незараженных и зараженных первой генерацией паразитоида *Latibulus argiolus* (Rossi) семей *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (L.). По оси абсцисс: 1 – зараженные семьи; 2 – незараженные семьи; по оси ординат: потенциальное число имаго. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$. I–VII – места выборок и даты сбора данных указаны в тексте [по: Русина, 2011а с дополнениями].

На ранних стадиях заражения (первая декада июня) (херсонские *P. gallicus* 2009 г., сумские *P. nimpha* 2010 г.) зараженные семьи превосходили незараженные также по числу ячеек, числу куколок, личинок IV и V возрастов (табл. В.9 Приложения В).

Дополнительным свидетельством выбора паразитоидами более крупных семей в поселении служат данные по брошенным гнездам, т.е. гнездам, утратившим основательницу до выхода рабочих. Гнезда херсонских *P. gallicus* 2009 г. и сумских *P. nimpha* 2010 г. со следами нахождения в ячейках паразитоидов имели больше мекониев, чем незараженные (Рисунок 3.7А). Вместе с тем, по размерам гнезд зараженные и незараженные семьи были сходны (Рисунок 3.7Б).

Выбор паразитоидами 1-й генерации наиболее крупных семей в поселении хозяина, а также более высокую их активность в таких семьях можно проследить также на рис. 3.8.

А.



Б.

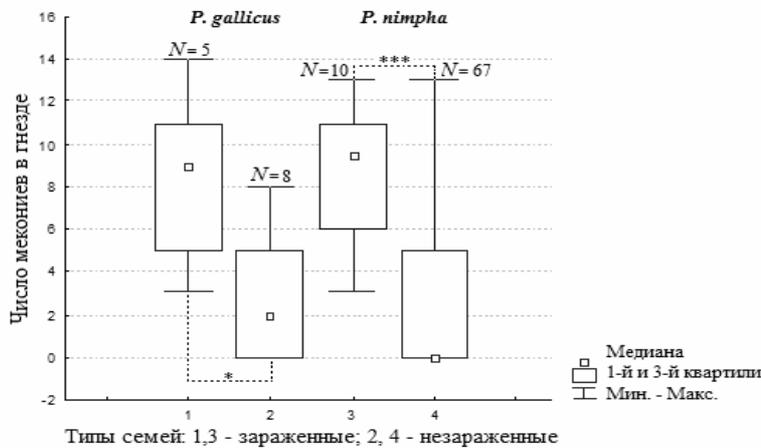


Рисунок 3.7 — Размеры зараженных и незараженных семей *Polistes nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (L.), погибших на ранних стадиях развития, по (А) числу ячеек и (Б) числу мекониев. Тест Манна-Уитни: * – $p < 0.05$ и *** – $p < 0.001$.

На более ранних стадиях сезонного развития семей семьи, зараженные на 5 и более %, самые крупные по ПЧР (потенциальное число рабочих) (выборка херсонские *P. gallicus* 2009 г., вакаловские *P. nimpha* 2010), даже несмотря на то, что к моменту сбора данных в этой категории семей была существенно снижена строительная активность из-за отсутствия рабочих в них.

В более поздние сроки сезонного развития семей различия между разными их категориями (зараженными на 5 и более %, зараженными менее 5 % и незараженными) выражены по-иному. Наиболее крупными оказываются семьи, зараженные паразитоидами в меньшей степени или в

более поздние сроки. Именно эти семьи в дальнейшем заражаются 2-ой генерацией паразитоидов.

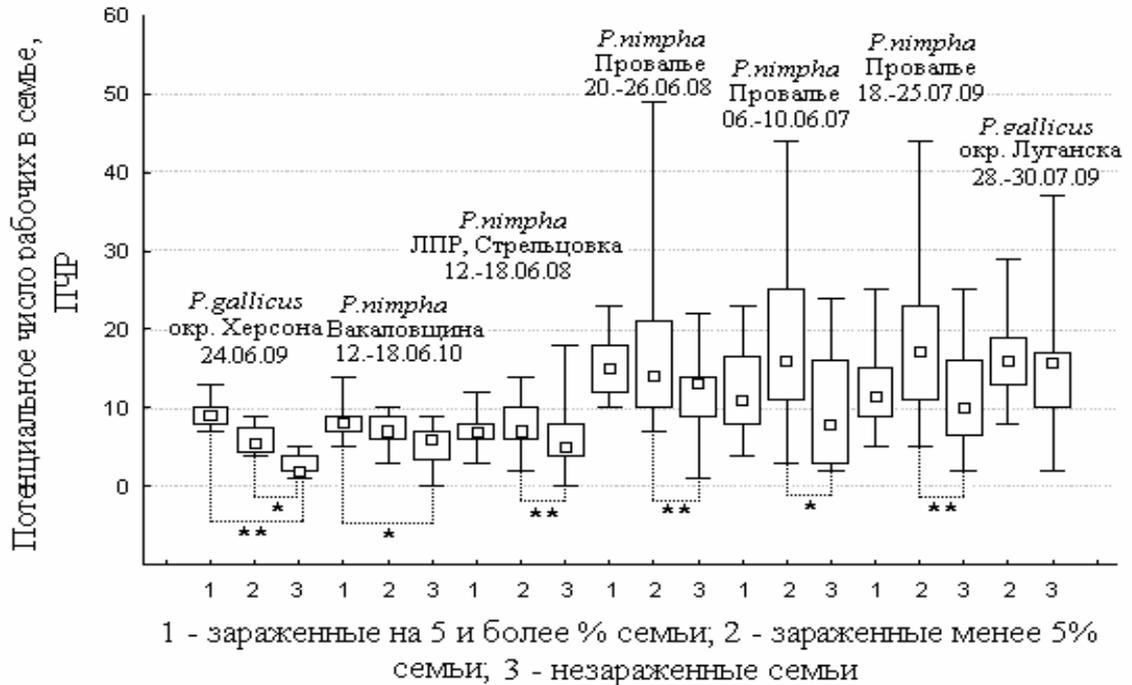


Рисунок 3.8 — Размеры семей ос-полистов, оцененные по потенциальному числу рабочих (ПЧР), с разной степенью зараженности паразитоидом *Latibulus argiolus* (Rossi).

Множественное сравнение по критерию Данна:

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Отметим, что в сильно- и умереннозараженных поселениях число яиц с паразитоидом в семье положительно коррелирует с размерами последней, определенной по ПЧИ (табл. В.10 Приложения В). На ранних этапах сезонного развития в таких поселениях число и доля зараженного расплода, выраженная в процентах от общего числа яиц, положительно коррелирует с числом личинок. Примером выступает *P. gallicus* из Херсона, где отмеченные положительные значения коэффициента корреляции могут указывать на распределение паразитоидов в поселении в зависимости от размеров семей. На более поздних этапах сезонного развития такое распределение паразитоидов приводит к тому, что появляются отрицательные корреляции

между числом/долей ячеек с зараженным расплодом и числом личинок и куколок (Сумы, 2010), а также рабочих (Провалье, 2007). Это означает, что паразитоиды в этих условиях регулируют численность хозяина.

Многие исследователи сходятся на том, что основная причина роста зараженности связана с повышением численности паразитоидов в местах скопления хозяина [Викторов, 1976; Гурьянова, 1984]. Наблюдаемое увеличение зараженности с ростом численности ПЧИ (табл. В.9, 10 Приложения В) может быть результатом как индивидуального, так и численного компонентов.

Рассмотрим различия в зараженности семей с разными пространственными показателями и попробуем определить поведенческие механизмы взаимоотношений у паразитоидов с осой-хозяином.

Для проверки предположения о связи характера заражения семьи с плотностью гнездования и выяснения механизма концентрации самок паразитоида мы проанализировали различия в интенсивности заражения паразитоидами *L. argiolus* гнезд *P. nimpha* в 34 скоплениях из ЛПЗ с разными параметрами плотности [Русина, 2011a]. Размещение гнезд ос в пределах участков обитания было оценено как агрегированное, поскольку коэффициент агрегации Кларка и Эванса R близок к нулю (0.2; 0.3 и 0.19 по годам соответственно). Годовых различий по значениям дистанций между гнездами и по числу гнезд на площадках 3 x 3, 5 x 5, 10 x 10 и 15 x 15 метров не найдено. Однако плотность отдельных скоплений и расстояния между гнездами сильно варьировали, что могло оказывать влияние на поисковое поведение паразитоидов. Как оказалось, в некоторых, хотя и не во всех, скоплениях, чем ближе расположены семьи друг к другу и чем больше их на площадке 10 x 10 м, тем выше как абсолютное число ячеек в гнезде, содержащих зараженный расплод ($-0.57 < r_s < -0.73$; $0.01 < p < 0.05$), так и доля таких ячеек, т.е. зараженность семьи ($-0.36 < r_s < -0.82$; $0.01 < p < 0.05$). По данным 2009 г., чем выше скученность гнезд на площадках 10 x 10, тем сильнее зараженность как отдельных семей ($r_s = 0.39$; $p < 0.01$), так и всего

поселения ($r_s = 0.40$; $p < 0.05$). Таким образом, некоторая связь параметров заражения семьи с ее пространственными характеристиками прослеживается, но она имеет нестабильный характер.

Зараженность семьи существенно влияет на ее продуктивность. Так, в 2007 и 2009 гг. сильно зараженные семьи из Провалья уступали таковым слабо зараженным по числу ячей и рабочих (Рисунок 3.9 А, Б), а в 2009 г., кроме того, и по числу куколок. В 2007–2008 гг. сильно зараженные уступали незараженным по числу личинок старших возрастов.

Число сильно зараженных семей составило 12 (36.4 %, из 33), 5 (12.2 %, из 41) и 16 (28.1 %, из 57) по годам соответственно. Следует отметить неоднородный состав этой группы. Во-первых, это семьи, зараженные до выхода рабочих, точнее до окукливания первой когорты личинок, когда число пригодных для заражения личинок IV и V возрастов невелико (в среднем бывает заражено три личинки, максимально пять). При этом нет условий для проявления функциональной реакции паразитоида. Но, с другой стороны, именно высокая зараженность на этой стадии в наибольшей степени сказывается на дальнейшем развитии семьи.

Продуктивность таких семей впоследствии заметно снизилась из-за недостатка первых рабочих. В эту группу попадают также семьи, зараженные в более поздние сроки (после выхода рабочих) и содержащие в среднем 8 (максимально 14) ячей с паразитоидом. Высокая зараженность семьи в таком случае может быть результатом как функциональной, так и численной реакции паразитоида. Однако остается невыясненным, сколько самок участвует в заражении одной семьи.

Следует отметить, что возрастание числа и доли семей, зараженных до выхода рабочих, отмечалось в 2007 и 2009 гг. (8 и 3 семьи по годам соответственно) на фоне повышения численности как хозяина, так и паразитоида.

В 2007 г. этому также могло способствовать менее интенсивное развитие семей из-за холодной погоды первой декады мая.

Ячейки со следами пребывания паразитоида найдены и среди брошенных гнезд 2007 и 2009 гг. (в каждом году по три гнезда).

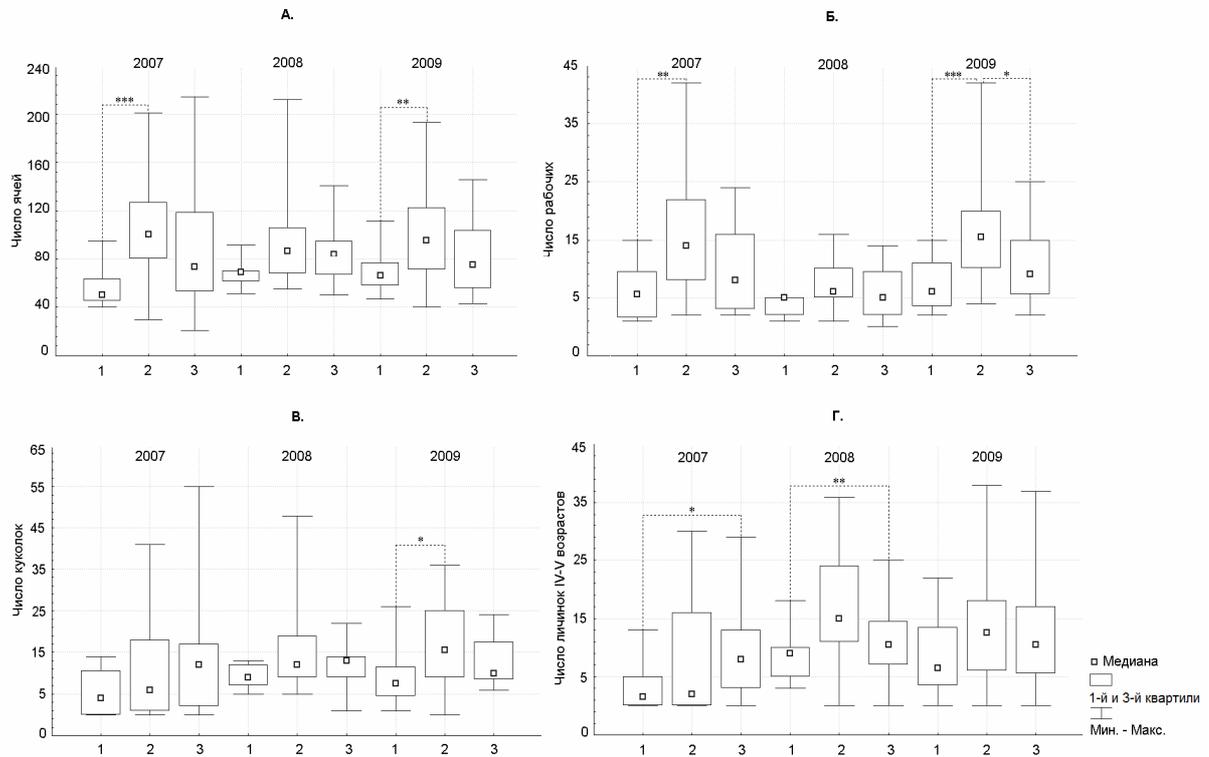


Рисунок 3.9 — Размеры семей *Polistes nimpha* (Christ) в 2007–2009 гг. Категории семей и размеры выборок такие же, как на рис. 2.8. Тест Крускала–Уоллиса по годам соответственно: (А) размеры гнезда (число ячеек): $H = 9.7, p < 0.01$; $H = 4.3, p > 0.05$ и $H = 7.9, p < 0.05$; (Б) число рабочих: $H = 9.5, p < 0.01$; $H = 4.2, p > 0.05$ и $H = 13.9, p < 0.01$; (В) число куколок: $H = 3.7, p > 0.05$; $H = 2.9, p > 0.05$ и $H = 9.2, p = 0.01$; (Г) число личинок IV и V возрастов: $H = 4.5, p > 0.05$; $H = 9.4, p < 0.01$ и $H = 2.7, p > 0.05$. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$ [по: Русина, 2011а].

Судя по результатам проведенного анализа, самки *L. argiolus* концентрируют свою поисковую активность на участках с высокой скученностью семей хозяина, распределяясь в зависимости от размеров гнезд. В некоторых местообитаниях обнаружено, что чем больше по размерам семьи и чем ближе они располагались друг к другу, тем больше в них было расплода, зараженного *L. argiolus*. Последнее может отчасти рассматриваться как проявление у этого вида паразитоида функциональной реакции на повышение плотности личинок хозяина в гнезде, подобной той,

которая известна у паразитоидов одиночных насекомых, проводящих больше времени в местах скоплений семей хозяина и откладывающих там больше яиц [Хорхордин, 1975; Гурьянова, 1978; Ruberson et al., 1991].

В целом зависимости, полученные нами, существенно не отличаются от моделей, основанных на данных по одиночным насекомым и их паразитоидам. Стимулирующее влияние плотности популяции хозяина на активность паразитоидов подробно исследовано у многих насекомых [Викторов, 1976; Гурьянова, 1978, 1984; Hassell, 1966, 2000; Hassell, Waage, 1984; Reznik, Umarova, 1991; Comins et al., 1992]. Как было показано некоторыми авторами [Гурьянова, 1984], если наблюдается рост зараженности хозяина на относительно низких уровнях его плотности, то можно говорить о регулирующем воздействии паразитоида на численность хозяина.

Примечательно, что паразитоиды ресоциальных ос приступают к заражению хозяина на фоне своего относительного обилия в более ранние сроки, подчас до выхода рабочих. У семей, зараженных до выхода рабочих, оказываются в дальнейшем самые мелкие в популяции гнезда, в которых не менее 5 %, а подчас более 10 % ячеек имеют следы пребывания паразитоидов. Эти семьи слабее развиваются, и у них существенно снижена продуктивность. Различия в размерах семей, зараженных в разной степени, несомненно, указывают на наличие регулирующего воздействия паразитоида, о чем (см. табл. В.10 Приложения В) на поздних этапах развития семей в сезоне свидетельствуют отрицательные корреляции между числом и долей зараженного расплода и демографическими показателями семей (учитывалось число ячеек, личинок, куколок и рабочих). Это воздействие может зависеть от сроков заражения и активности паразитоидов в семьях. Влияние сроков опосредовано межгенерационной численной реакцией паразитоида (высокая относительная численность паразитоида сопровождается и более ранним его проникновением в семью хозяина).

Как было показано, с увеличением зараженности поселений наблюдается сдвиг сроков заражения на более ранние этапы развития семьи

хозяина. Так, при низкой зараженности поселений паразитоиды первой генерации приступали к заражению только после выхода рабочих. Однако при высокой, а в ряде случаев и при умеренной, численности паразитоида заражению в семье подвергались те личинки, из которых обычно развивается первая когорта рабочих. Встречаемость в поселениях семей, зараженных до выхода рабочих, составила: 50, 5.9, 13.7, 0, 0, 9.8 и 0 % соответственно.

При объединении данных в общую совокупность обнаружено, что процесс заражения упорядочен: чем выше зараженность поселения первой генерацией паразитоидов, тем выше встречаемость семей, зараженных до выхода рабочих ($r_s = 0.77$, $n = 19$, $p < 0.001$).

Кроме того, анализ временной структуры заражения показал, что логарифм доли семей, зараженных до выхода рабочих, убывал с постоянной скоростью по мере увеличения логарифма относительного числа незараженных семей (Рисунок 3.10). Таким образом, можно говорить о том, что в поведении паразитоидов обнаружена масштабная инвариантность, т.е. самоорганизация.

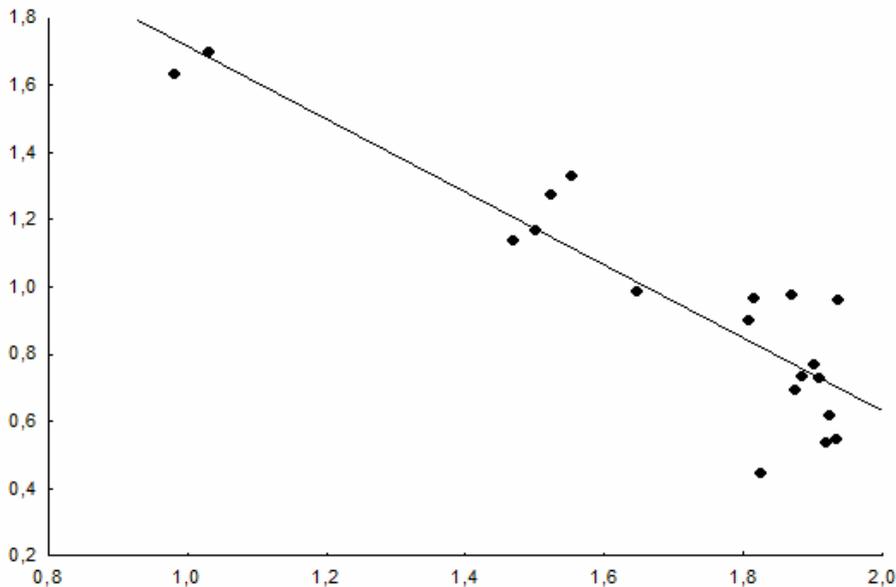


Рисунок 3.10 — Связь зараженности семей ос-полистов до выхода рабочих с общей зараженностью поселений 1-й генерацией *Latibulus argiolus* (Rossi). По оси абсцисс – логарифм доли семей, зараженных до выхода рабочих; по оси ординат – логарифм доли незараженных семей в поселениях.

Следует отметить, что заражение семей до выхода рабочих может оказаться весьма опасным для потомства паразитоида, поскольку выживание семьи хозяина напрямую определяется жизнью самки-основательницы. После ее гибели в течение суток расплод хозяина вместе с потомством паразитоида растаскивается муравьями [Русина, 2010б].

Таким образом, есть основания полагать, что наблюдаемая в природе зависимость от плотности поведенческая реакция паразитоидов обусловлена в первую очередь действием агрегативного компонента, поскольку эффект регуляции паразитоидами продуктивности семей отмечался в годы относительного обилия паразитоида.

К заражению семей до выхода рабочих могут приводить также сдвиги начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки из-за специфических погодных условий в период основания семьи [Русина, 2008].

3.1.8 Влияние численной реакции паразитоидов на размеры семей в конце жизненного цикла осы-хозяина

Наиболее крупная из обнаруженных агрегаций гнезд *P. nitrpha* (ежегодно основывалось более 70 гнезд) располагалась на чердаке одного из домов биоцентра Веневитиново Воронежского университета [Русина и др., 2009а].

Гнездование полистов изучалось также на чердаках двух соседних домов, где основывалось около 30 гнезд ежегодно. В 2008 г., по сравнению с 2007 г., число заложенных гнезд снизилось почти в 2 раза (93 против 178).

Вместе с тем выживаемость семей летом 2008 г. существенно не отличалась от 2007 г.: хотя доля успешных семей уменьшилась на 10 %, а выросла доля сиротских семей, однако такие различия не были статистически значимы: $\chi^2 = 3.3$; $df = 2$; $p > 0.05$.

В 2008 г., по сравнению с 2007 г., увеличилась не только доля зараженных семей в целом, но и доля семей, зараженных до выхода рабочих (45.9 % против 13.5 % и 6.6 % против 0 % соответственно), что также

свидетельствует о повышении относительной численности паразитоидов. Доля семей, зараженных одним *L. argiolus*, составила в 2007 г. 7.2 % (8 из 111), а в 2008 г. – 28.9 % (17 из 61). В 2007 г. 2.7 % семей было заражено только *E. schmitti*, а в 2008 г. – 3.3 %. Оба вида паразитоидов были найдены в 3.6 % гнезд в 2007 г. и в 14.8 % гнезд в 2008 г. Различия между годами статистически значимы ($\chi^2 = 23.6$; $df = 3$; $p < 0.001$). Кроме того, в 2008 г. существенно выросла зараженность семей (число и доля ячеек с паразитоидами) в поселении (табл. В.11 Приложения В).

Продуктивность семей существенно различалась в разные годы (табл. В.11 Приложения В). В 2008 г., в отличие от 2007 г., найдены статистически значимые различия между зараженными и незараженными семьями по всем 10 рассматриваемым параметрам (табл. В.11 Приложения В).

Практически все успешные семьи в поселении 2008 г. были заражены паразитоидами, незараженными оказались слабо развивавшиеся (сиротские) семьи. Именно поэтому незараженные семьи 2008 г. оказались меньшими, чем в 2007 г., а в целом продуктивность семей 2008 г. была заметно ниже, по сравнению с 2007 г.

Таким образом, уменьшение размеров семей было обусловлено совпадением низкой численности семей и высокой численности паразитоидов (межгенерационная численная реакция), при которой зараженными оказались почти все успешные семьи.

3.1.9 Влияние специфики мест обитания хозяина и временных параметров заражения на размеры семьи

Сбор гнезд ос *P. gallicus* и *P. nitrpha* проводили совместно с А.В Шиян-Глотовой в последней декаде сентября 2007 г. в окрестностях кварталов Заречный и Мирный Артемовского р-на г. Луганска, на старопашье с рудеральной растительностью и по склонам балок Калмыцкий яр и Плоская, где сохранился уникальный комплекс мергельной растительности флоры Украины.

P. gallicus чаще, чем *P. nimpha*, встречался на старопашье, вдоль дорог, на заброшенных огородах и в лесопосадках, на рудеральной растительности (31 гнездо *P. gallicus* и 4 гнезда *P. nimpha*) и реже – в балке Калмыцкий яр (7 *P. gallicus* и 40 *P. nimpha*) и в балке Плоская (13 *P. gallicus* и 7 *P. nimpha*): $\chi^2 = 45.8$; $df = 2$; $p < 0.001$ [Русина, Шиян-Глотова, 2007].

Доля семей, зараженных ихневмонидом *L. argiolus*, в поселениях двух видов составила: у *P. gallicus* – 43.1 % (22 из 51), а у *P. nimpha* – 52.9 % (27 из 51). По зараженности семей этим видом паразитоида различий не найдено: $\chi^2 = 0.98$; $df = 1$; $p > 0.05$. Одна семья *P. gallicus* была заражена *E. schmitti*. Отметим, что 37 % семей *P. nimpha* (10 из 51) были заражены до выхода рабочих (такое заключение следует из того, что ячейки с зараженным расплодом располагались в центре гнезда, а сами гнезда были очень малы – до 25 ячеек). У *P. gallicus* была обнаружена только одна такая семья. Рассматриваемые виды различаются соотношением разных типов семей в популяции: $\chi^2 = 20.1$; $df = 5$; $p = 0.001$.

По числу ячеек, содержащих зараженный расплод, различий между видами не выявлено. Однако максимальная зараженность семей у *P. nimpha* была выше: 28 % ячеек с *L. argiolus* против 18 % у *P. gallicus*.

Семьи *P. gallicus* отличались большими размерами, поскольку чаще были заражены 2-ой генерацией *L. argiolus* (табл. В.12 Приложения В). С другой стороны, весомой причиной разной численности населения семей могут быть видовые особенности самих гнезд и характера использования ячеек в них для выращивания личинок до окукливания. Так, незараженные семьи *P. gallicus* крупнее по размерам, чем у *P. nimpha*: в них больше число и доля ячеек с 1, 2 и 3 мекониями (табл. В.12 Приложения В).

На характер зараженности семей может влиять и специфика мест обитания хозяина. В ненарушенных степных ценозах балок хозяино-паразитарный комплекс складывался долгие годы. Здесь имеются условия для зимовки паразитоида и выживания семей, о чем свидетельствует высокая доля семей, зараженных 1-й генерацией до выхода рабочих. Условия

существования хозяина и паразитоида в условиях старопахья, по-видимому, не стабильны, и семьи *P. gallicus* здесь заражаются первой генерацией паразитоида реже, чем в балках, и преимущественно после выхода рабочих.

3.1.10 Влияние выбора вида хозяина на характер зараженности

Состояние системы взаимодействующих популяций зависит от степени предпочтения паразитоидами вида-хозяина [Викторов, 1976]. Следует учитывать, что совместные поселения полстов разных видов приводят к формированию общего комплекса паразитоидов. В большинстве случаев личинки разных видов полстов поражаются одними и теми же видами паразитоидов, хотя степень их привлекательности для паразитоидов может быть различной.

Так, на чердаках административных зданий Провальского отделения ЛПЗ в 2007–2008 гг. обнаружено 20 семей *P. nimpha* и 32 *P. dominula* [Русина, Богуцкий, 2009]. Из них успешными были 14 и 29 соответственно.

У *P. nimpha* выборки 2007 и 2008 гг. не различались ни по размерам гнезд, ни по характеру использования ячеек для выращивания личинок до окукливания (табл. В.13 Приложения В).

У *P. dominula* в 2008 г. по сравнению с 2007 г. снизилась доля ячеек с 1 меконием, однако размеры гнезд и общее число выращенных личинок до окукливания не имели статистически значимых различий (табл. В.12 Приложения В). В оба года семьи *P. dominula* превосходили семьи *P. nimpha* по всем проанализированным параметрам. *P. dominula* использовали ячейки гнезда повторно для выращивания личинок до окукливания статистически значимо чаще, чем *P. nimpha*, потому эффективность использования ячеек гнезда, число мекониев и число выращенного имаго у первого вида оказались выше, чем у второго.

Семьи обоих видов были заражены только *L. argiolus*. У *P. dominula* было найдено 11 зараженных семей в 2007 г. и 9 таковых – в 2008 г. Ежегодно *L. argiolus* заражал по одной семье *P. nimpha*. В целом семьи

P. dominula были заражены паразитоидом чаще (67 %, 20 из 29), чем *P. nimpha* (14.3 %, 2 из 14) – $\chi^2 = 11.3$; $df = 1$; $p < 0.001$. Зараженность семьи паразитоидом также была выше у *P. dominula*, чем у *P. nimpha*. Однако, несмотря на повышенную зараженность семей, *P. dominula* превосходил *P. nimpha* по итоговой продуктивности.

Семьи *P. nimpha* на растениях (данные 2008 г.) были больше как по размерам, так и по зараженности (число и доля ячеек в гнезде с *L. argiolus*), чем таковые с чердаков (табл. В.12 Приложения В). Ячейки гнезд с чердаков чаще использовались однократно, а при гнездовании на растениях – повторно. В целом распределение паразитоида может быть представлено следующим образом: *L. argiolus* чаще отмечается в местах скопления семей ос-полистов, а для заражения им отбираются наиболее крупные семьи.

3.1.11 Межвидовая конкуренция паразитоидов

Изучение стимулов, оказывающих влияние на поведение паразитоидов при поиске и заражении хозяина, представляет как теоретический, так и практический интерес. Многочисленные наблюдения и эксперименты, посвященные анализу механизмов поиска, позволяют изучать способность паразитоидов различать зараженных и незараженных хозяев, избегая внутривидовой, а часто и межвидовой конкуренции [Salt, 1961; Булеза, 1971, 1996; Викторов, 1976; Mackauer, 1990; Godfray, 1994; Pedata et al., 2002; Tamo et al., 2006]. Викторов [1976] назвал способность паразитоидов различать зараженных и незараженных хозяев дискриминационной способностью и указал, что она является одним из факторов регуляции численности насекомых.

На межвидовом уровне дискриминационную способность оценивают непосредственно путем наблюдений и экспериментов или косвенно, сравнивая наблюдаемую зараженность особей хозяина несколькими видами паразитоидов с вероятностью такого заражения при случайном распределении [Godfray, 1994].

У общественных насекомых случаев заражения особи несколькими видами паразитоидов не отмечалось, однако на уровне семьи такое явление встречается.

Анализ способности самок паразитоидов избирательно реагировать на семьи ресоциальных ос, зараженные другим видом, был проведен Дж. Страссманн [Strassmann, 1981 c]. Случаи смешанного заражения семей *Polistes exclamans* (Hymenoptera, Vespidae) паразитоидами *Chalcoela iphitalis* (Walker) (Lepidoptera, Pyralidae) и *Elasmus polistis* Burks (Hymenoptera, Eulophidae) обнаружены ею только на Брекенридской полевой станции. Там наблюдаемая встречаемость смешанного заражения оказалась близка по значению к вероятной при случайном распределении. Это сходство рассматривается как свидетельство отсутствия избегания паразитоидами друг друга [Strassmann, 1981c]. Можно ли на основании такого анализа сделать вывод об отсутствии у рассматриваемых видов дискриминационной способности? Такое заключение преждевременно. Поскольку речь идет о видах паразитоидов с разной стратегией заражения, взаимодействие которых с хозяином и друг с другом в реальных поселениях порождает много различных ситуаций, то для анализа дискриминационной способности необходимо учитывать биологию паразитоидов, историю заражения конкретного поселения хозяина в сезонном и многолетнем аспекте [Русина, 2011б].

Анализ межвидовых взаимодействий у паразитоидов *E. schmitti* и *L. argiolus* проведен в 21 поселении *P. nimpha* по 584 гнездовым картам. Места сбора гнезд и объем выборок указаны в табл. В.14 Приложения В.

В каждом из поселений семьи *P. nimpha* распределены по четырем классам: (1) семья с *L. argiolus*; (2) семья с *E. schmitti*; (3) семья с двумя видами паразитоидов и (4) незараженная семья.

Выделены следующие временные состояния заражения: 1. Паразитоиды первой генерации проникают в семью до выхода рабочих; размеры гнезда в конце жизненного цикла до 50 ячеек; ячейки со следами пребывания

паразитоида располагаются в центре гнезда. **2.** Паразитоиды первой генерации проникают в семью после выхода рабочих; размеры гнезда 50–120 ячеек. Ячейки с паразитоидами располагаются как в центре, так и на периферии гнезда. **3.** Паразитоиды второй генерации проникают в семью, которая выращивает репродуктивное поколение. Размеры гнезда 90–220 ячеек; ячейки с паразитоидами располагаются как в центре, так и на периферии гнезда.

С помощью теста корреляции Спирмена оценивали связь зараженности семей одним и двумя видами паразитоидов с общей зараженностью поселения. Под зараженностью поселения понимали число семей с паразитоидом какого-либо вида, выраженное в % от общего числа семей в поселении.

Для каждого поселения была вычислена вероятность смешанного заражения семей (D) как произведение вероятности заражения семей в поселении одним видом (доля семей, зараженных одним видом паразитоида) на вероятность заражения семей другим видом паразитоида (доля семей с другим видом паразитоида) [Strassmann, 1981 с].

Дополнительно теоретические частоты каждой из групп рассчитаны на основании предположения о случайном характере заражения [Лакин, 1990].

Анализ материала показывает, что в поселениях ос-полистов, где встречаются случаи смешанного заражения, доля семей, зараженных исключительно *L. argiolus*, составляет 54.2 [23.5, 64.9] % (здесь и в дальнейшем приведены медианы и квартили). Семьи, зараженные *E. schmitti*, встречаются реже, их доля 8.1 [0.0, 14.3] %. Доля смешанного заражения семьи и доля незараженных семей составляет 9.1 [3.0, 11.0] % и 25.0 [16.0; 36.4] % соответственно. Зараженность поселений *L. argiolus* и *E. schmitti* в целом 70.3 [42.9; 72.7] % и 18.2 [12.5; 30.6] % соответственно.

Обнаружено, что чем выше в поселении доля семей, зараженных только *E. schmitti*, тем ниже доля таковых с *L. argiolus* ($r_s = -0.54$, $N = 21$, $p < 0.05$). Доля смешанного заражения семьи отрицательно коррелирует с числом

незараженных семей ($r_s = -0.59$, $N = 21$, $p < 0.01$).

Наблюдаемая встречаемость смешанного заражения семей хозяина в двух поселениях близка к расчетной встречаемости D . Это сходство и то, что заражение семьи обоими видами паразитоидов сопровождается наличием незараженных семей (табл. В.15, В.16 Приложения В), может рассматриваться как косвенное доказательство случайного характера смешанного заражения и отсутствия межвидовой дискриминантной способности как у *L. argiolus*, так и у *E. schmitti*. В десяти поселениях наблюдаемая встречаемость смешанного заражения семей хозяина превосходит расчетную встречаемость D (табл. В.14 Приложения В). Смешанное заражение, следовательно, происходит не случайно. Исключение составляет одно поселение № 4 (табл. В.14 Приложения В), в котором наблюдаемая встречаемость ниже расчетной. Только в этом случае можно говорить об избегании паразитоидами смешанного заражения как проявлении дискриминационной способности. Это поселение (всего 28 гнезд) вначале было заражено паразитоидом *L. argiolus* первой генерации, а *E. schmitti* первой генерации появился там после выхода рабочих (табл. В.14 Приложения В). Смешанное заражение отмечено в двух семьях (вторая генерация паразитоидов).

Из анализа пришлось исключить те поселения ($N = 8$), в которых один из видов паразитоидов найден только в семьях со смешанным заражением, поскольку расчетная встречаемость в этих случаях оказывается равной нулю.

Кроме этого анализа был использован и иной метод, при котором поселения разделены на классы по степени зараженности их *E. schmitti* (а также ряду других признаков) (табл. В.15 Приложения В). Именно этот вид выбран потому, что выявлена корреляция между зараженностью им поселения и долей семей со смешанным заражением ($r_s = 0.71$, $N = 21$, $p < 0.001$).

В первый класс включены поселения с зараженностью *E. schmitti* на 36.4–71.4 %. Оказалось, что в этих поселениях, если и происходило

заражение первой генерацией паразитоидов, то только *E. schmitti* (табл. В.14 Приложения В). Заражение поселений обоими видами паразитоидов, в том числе и смешанное заражение семей, происходило в сроки, соответствующие периоду активности второй генерации обоих видов. Незараженные семьи составляли 14.3–36.4 %.

В этом классе, как видно из табл. В.16 Приложения В, отмечается значимое, по сравнению с теоретическим, преобладание частот семей с *E. schmitti* и пониженная частота семей с *L. argiolus* (под частотой здесь понимается абсолютное число отдельных вариантов, указывающее на то, как часто они встречаются в данной совокупности [Лакин, 1990, с. 290]).

В то же время частота семей, зараженных двумя видами паразитоидов, повышена, по сравнению с теоретической, т.е. смешанное заражение семей происходит не случайно. Однако судить о наличии или отсутствии дискриминационной способности затруднительно: она, если и присутствует, то не выявляется данным методом.

Второй класс представлен поселениями, зараженными *E. schmitti* на 16.7–32.1 %, а *L. argiolus* на 71.4–95.2 %; доля незараженных составляет 3.6–9.5 %. Поселения заражены как первой, так и второй генерацией паразитоидов обоих видов, однако *E. schmitti* появлялся в них только после выхода рабочих. Здесь повышена, по сравнению с теоретической, частота семей с *L. argiolus* и понижена частота незараженных семей, что позволяет связать случайный характер смешанного заражения с дефицитом хозяев.

В третьем классе доля семей с *E. schmitti* практически такая же, как и во втором классе 14.5–30.6 %. Однако здесь повышена доля незараженных семей – 16–68.2 %. Поселения заражены как первой, так и второй генерацией паразитоидов обоих видов. Наблюдаемые и теоретические частоты семей разных классов сходны. Смешанное заражение семей хозяина в таких поселениях также происходит случайно.

В четвертом, самом многочисленном, классе поселений зараженность *E. schmitti* снижена по сравнению с предыдущими классами 2.4–13.5 %,

однако доля незараженных семей такая же, как в предыдущем классе. Семьи хозяина заражены как первой, так и второй генерациями *L. argiolus*. В таких поселениях обычны случаи проникновения *L. argiolus* в семьи до выхода рабочих. Вместе с тем паразитоид *E. schmitti* представлен, как правило, второй генерацией.

Здесь понижена, по сравнению с теоретической, частота семей со смешанным заражением и частота семей с *E. schmitti*, но повышена частота незараженных семей. Именно в этих поселениях можно говорить об избегании паразитоидами друг друга, а следовательно, о наличии дискриминационной способности хотя бы у одного из видов.

Зараженность поселений как *E. schmitti*, так и *L. argiolus* связана с особенностями развития семей, а именно со сроками проникновения паразитоидов в них. Так, зараженность поселений *E. schmitti* положительно коррелирует с числом семей, зараженных первой генерацией этого вида, а отрицательно – с таковым параметром у *L. argiolus* ($r_s = 0.67, p < 0.001$ и $r_s = -0.51, p < 0.05$, соответственно). Аналогично зараженность поселений *L. argiolus* коррелирует положительно с числом семей, зараженных как первой, так и второй генерациями этого вида ($r_s = 0.45, p < 0.05$ и $r_s = 0.55, p < 0.01$), а негативно – с числом семей, зараженных первой генерацией *E. schmitti* ($r_s = -0.57, p < 0.01$).

Судя по гнездовым картам семей с двумя видами паразитоидов, *E. schmitti* заражал семьи с *L. argiolus*, а не наоборот.

Таким образом, в двух (из четырех) классах поселений частота смешанного заражения отклоняется от случайной (табл. В.16 Приложения В). Это обнаружено как при небольшом, так и при высоком проценте зараженности поселения *E. schmitti*.

Таким образом, наблюдаемая в большинстве поселений картина не согласуется с представлениями об избегании паразитоидами друг друга при заражении семей. Скорее она свидетельствует об обратном: во многих случаях смешанное заражение семей встречается чаще, чем можно было бы

ожидать при случайном распределении, т.е. наблюдается своего рода «аттрактивность». Это явление может быть вызвано тем, что оба вида предпочитают семьи с определенными характеристиками, например, более крупные [Русина, 2010a]. В таких семьях межвидовая конкуренция ослаблена за счет обилия пищевых ресурсов. Обработка всей совокупности данных показала, что доля смешанного заражения возрастает по мере увеличения зараженности поселений *E. schmitti*. Однако высокая зараженность поселений *E. schmitti* наблюдается не часто, что связано, по-видимому, с деятельностью его сверхпаразитоида *Bariscapus elasmii*. Используемый в этом исследовании метод анализа зараженности семей не позволяет судить о степени зараженности *E. schmitti* вторичным паразитоидом, однако некоторые косвенные данные свидетельствуют о том, что невысокая численность *E. schmitti* связана в первую очередь именно с деятельностью его сверхпаразитоида [Русина, 2009].

В целом все случаи неслучайного смешанного заражения оказываются связанными с историей семей, в которой принимают участие паразитоиды первой генерации.

Возможно, у *E. schmitti* дискриминационная способность отсутствует, а у *L. argiolus* она имеется. Такие различия можно связать с разной конкурентоспособностью этих видов при совместном заражении. Так, *E. schmitti* является проовигенным (отродившиеся имаго имеют зрелые яйца и дают потомство зачастую в этом же гнезде) и гregarным (одна самка откладывает несколько яиц, максимально 19, на личинку хозяина) паразитоидом. Другой вид, *L. argiolus*, относится к синовигенным паразитоидам (имаго нового поколения нуждается в дополнительном питании для созревания яиц). На личинку хозяина самка *L. argiolus* откладывает одно яйцо. При этих обстоятельствах дискриминационная способность должна быть адаптивной именно для *L. argiolus*. Однако для окончательного решения вопроса о дискриминационной способности у изучаемых видов паразитоидов необходимы специальные эксперименты. Возможно, следует

пересмотреть и уточнить само понятие дискриминационной способности в применении к паразитоидам общественных насекомых.

3.1.12 Роль паразитоидов в регуляции численности популяции ос-полистов

Отношения паразитоид–хозяин изучены на основе анализа 873 гнезд, собранных лично автором и предоставленных коллегами, а также студентами Херсонского, Черновицкого и Екатеринбургского университетов из 12 локальных поселений *Polistes nimpha* (Christ), 9 – *P. dominula* (Christ) и 5 – *P. gallicus* (L.). Места сбора гнезд и объем выборок указаны в табл. В.17 Приложения В.

Связь зараженности семей паразитоидами (определенной по числу и доле ячеек с зараженным расплодом) с размерами семей (учитывали число ячеек гнезда, число ячеек с 1, 2 или 3 мекониями, общее число мекониев и выращенных имаго) оценивали с помощью теста корреляции Кэндалла [Strassmann, 1981c]. Если хотя бы один из параметров размеров семей давал достоверную корреляцию с показателями зараженности, делали вывод о наличии корреляции между размерами семьи, с одной стороны, и числом и долей зараженных ячеек, с другой.

Связь числа и доли зараженного расплода семьи (число ячеек с паразитоидами от общего числа ячеек в гнезде, в %) с ее пространственными параметрами (расстоянием к ближайшему соседу и скученностью) оценивали с помощью теста корреляции Спирмена. Скученность оценивали по методу Ллойда [Lloyd, 1967] на площадках 0.5×0.5 м на чердаках и 5×5 м при открытом гнездовании.

В качестве показателя относительной численности паразитоида использовалась доля зараженных семей в поселении (далее зараженность поселения). С помощью этого показателя оценивали некоторые особенности поведения паразитоидов, однако не получалось учесть абсолютное число самок паразитоида, а также определить характер их реакции

(функциональная, численная или комбинированная).

Взаимоотношения паразитоидов с осой-хозяином описываются следующими состояниями.

1. *Корреляции между размерами семьи, с одной стороны, и числом и долей зараженных ячеек, с другой, отсутствуют.* Такое состояние наблюдается, когда семьи в поселении заражены только 2-й генерацией паразитоидов одного или нескольких видов, по-видимому, в результате миграции последних (**а**). Так, в таблице (табл. В.17 Приложения В) в качестве примера приведены значения коэффициентов корреляции для *P. dominula* и двух видов его паразитоидов из Соленоозерного участка Черноморского биосферного заповедника. Выборка 1 суммирует показатели зараженности обоими видами паразитоидов, а выборки 2 и 3 – каждым из видов в отдельности.

Отсутствие статистически значимой корреляции для каждого вида паразитоида в отдельности может сочетаться с наличием такой корреляции при объединении данных в общую совокупность (локальное поселение *P. dominula* с двух чердаков г. Херсона, 2009 г., расположенных неподалеку друг от друга, – выборки 28 и 29).

Описанное состояние наблюдается и в случаях, когда зараженность поселения 1-й генерацией паразитоида невысока (при этом семьи, зараженные до выхода рабочих, не найдены – **б**: выборка 5).

Оно также отмечается при совместном заражении поселения двумя видами паразитоидов или может касаться одного из них (выборки 13 и 36).

Наконец, корреляция также не обнаруживается, когда семьи заражены 1-й генерацией до выхода рабочих, но расположены далеко друг от друга (**в**: выборки 4 и 6 из таблицы).

В некоторых случаях объемы выборок невелики и не позволяют судить о наличии или отсутствии зависимостей (**г**: выборка 7).

Как правило, для всех рассмотренных выше выборок характерно отсутствие сильно зараженных семей, т.е. семей, в которых ячеек с

паразитоидами составляют более 10 %.

2. *Положительные корреляции между размерами семьи и числом паразитоидов в гнезде отмечаются на фоне повышения плотности гнезд хозяина и численности паразитоида.* Доля зараженных семей высока и достигает ≈ 85 %. Прослежено 2 варианта такого состояния. В **первом** семье были заражены 1-й генерацией, но уже после выхода первой когорты рабочих (позднее заражение) (выборки 8) (табл. В.17 Приложения В).

Во **втором** варианте в поселении появляются семьи, зараженные 1-й генерацией паразитоида до выхода рабочих (выборки 9–12 и 14–19) (табл. В.17 Приложения В). Их доля в отдельных выборках может быть высока и достигать 22 %. Часть гнезд сильно заражена, однако это не приводит к существенному снижению продуктивности семей. Зараженные и незараженные семьи в таком случае сопоставимы по размерам. В целом можно заключить, что паразитоиды при таких параметрах лишь модифицируют численность популяции осы-хозяина.

3. *Размеры семей положительно коррелируют как с числом, так и с долей зараженного расплода* (выборки 20–27). Подобное происходит при высокой плотности гнезд, когда семьи заражены как 1-й, так и 2-й генерациями паразитоида. В этом случае повышается доля сильно зараженных семей. При этом самыми крупными в поселении оказываются слабо зараженные семьи с гнездами, в которых ячейки с паразитоидами составляют менее 5 %, а самыми мелкими – семьи, зараженные на 10 % и более. Такое состояние описано нами выше для *P. dominula* с чердаков в Херсонской обл. [Русина, 2008]. 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).

В этой группе отмечены также поселения, в которых заражены все семьи, за исключением сиротских, утративших основательницу вскоре после выхода рабочих (например, поселение *P. nimpha* из биоцентра «Веневитиново» Воронежской обл., 2008 г., выборки 20–22). Как указано выше, в 2008 г. (по сравнению с 2007 г.) почти в 2 раза снизилось число заложенных гнезд, однако показатели выживаемости семей и пространственные характеристики гнезд в оба сезона были сходны. Вместе с тем доля успешных семей 2008 г., по сравнению с 2007 г., уменьшилась на 10 %, а выросла доля сиротских семей. Кроме того, в 2008 г., по сравнению с 2007 г., увеличилась не только доля зараженных паразитоидами семей в целом (преимущественно *L. argiolus*), но и доля семей, зараженных 1-й генерацией, что свидетельствует о повышении относительной численности паразитоидов. Практически все успешные семьи в поселении 2008 г. были заражены паразитоидами, незараженными оказались слабо развивавшиеся (сиротские) семьи. Именно поэтому незараженные семьи 2008 г. уступали в размерах зараженным семьям.

4. *Размеры семей положительно коррелируют с числом, но отрицательно – с долей зараженного расплода* (выборки 30 и 31). Может наблюдаться в ряде случаев лишь отрицательная корреляция между размерами семей и долей зараженного расплода (выборки 32–34). Это состояние наблюдается при высоких показателях зараженности семей и поселений в целом, и оно может быть результатом совпадения высокой плотности семей хозяина и межгенерационной численной реакции паразитоида, например, вследствие благоприятных в предшествовавшем сезоне условий развития паразитоидов в семьях хозяина и его зимовки. В этом случае эффект регуляции усилен совместным действием функциональной и численной реакций паразитоида на плотность семей хозяина, поскольку паразитоиды существенным образом снижают численность рабочих в семье именно за счет высокой ранней зараженности. Таким образом, есть основания полагать, что наблюдаемая в природе

зависимая от плотности поведенческая реакция паразитоидов обусловлена в первую очередь действием агрегативного компонента, поскольку положительный эффект регуляции паразитоидами продуктивности семей отмечался в годы высокой численности паразитоида.

5. *Имеются отрицательные корреляции между размерами семьи и обоими показателями зараженности.* Это наблюдалось в случае тотальной зараженности всего поселения (выборка 36). Отрицательные корреляции между числом ячеек с зараженным расплодом и размерами семей показаны для популяции *Polistes snelleni*, зараженность которой паразитоидом *Elasmus japonicus* нередко достигает 100 % [Makino, Sayama, 1994]. Специфика развития семей этого вида в условиях холодного лета о. Хоккайдо (Япония) такова, что все рабочие в семье оказываются выращенными одной самкой-основательницей, а эта когорта рабочих в свою очередь выращивает половых особей. В отличие от полистов, населяющих более теплые регионы, жизненный цикл *P. snelleni* упрощен, в семьях нет рабочих, которых вырастили бы рабочие. Первая генерация *E. japonicus* заражает, следовательно, только первую когорту рабочих, что соответствует раннему проникновению в семью хозяина паразитоидов, населяющих регионы с более высокими показателями летних температур. Кроме того, паразитоид *E. japonicus*, в отличие от *E. schmitti*, зимует в гнездах осы-хозяина. Показано, что в таких условиях паразитоид снижает эффективность выращивания рабочих на 18–35 %, а репродуктивных особей – на 17–22 % [Makino, Sayama, 1994].

В некоторых поселениях (хотя и не во всех) прослеживается связь параметров заражения семьи с ее пространственными характеристиками, но она имеет нестабильный характер: чем ближе расположены семьи друг к другу и чем выше их скученность, тем выше как абсолютное число ячеек в гнезде, содержащих зараженный расплод ($-0.27 < r_s < -0.58$; $0.01 < p < 0.05$), так и доля таких ячеек (зараженность семьи) ($-0.26 < r_s < -0.71$; $0.01 < p < 0.05$).

Последнее можно отчасти рассматривать как функциональную реакцию

паразитоида на повышение числа личинок хозяина в гнезде, подобную той, которая известна у паразитоидов одиночных насекомых, проводящих больше времени в местах скоплений семей хозяина и откладывающих там больше яиц [Хорхордин, 1975; Гурьянова, 1978; Ruberson et al., 1991]. Однако более точная оценка роли функциональной и численной реакции паразитоида требует выяснения количества самок, участвующих в заражении семьи.

Обращает на себя внимание тот факт, что изменения в системе взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина не зависят от вида хозяина и происходят сходным образом (на фоне повышения численности паразитоида 1-й генерации) как при гнездовании хозяина открыто на растениях, так и в укрытиях.

При сравнении поведения паразитоидов ос-полистов с таковым у паразитоидов одиночных насекомых отмечается явное сходство. В частности, отмечается выбор более крупных пищевых пятен, т.е. в нашем случае семей хозяина. Далее 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, то фактор 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 такая картина таких взаимоотношений паразитоид-хозяин, в которой пространственный и временной аспекты тесно переплетаются.

Таким образом, мы наблюдаем достаточно большое разнообразие состояний системы взаимодействующих популяций паразитоидов и осы-полиста. Эти состояния могут рассматриваться как варианты, специфичные для разных биоценологических и географических условий обитания, а также

как разные фазы динамики взаимодействующих популяций.

3.2 Динамический подход при анализе взаимоотношений паразитоид-хозяин

Г. Хакен [по Князевой, 2000] отмечает, что если теория синергетики занимается диссипативными системами, то теория автопоэзиса придает особое значение механизмам сохранения структур.

Понимание явления автопоэзиса неразрывно связано с представлением о «круговой организации, обеспечивающей производство или сохранение компонентов, специфицирующих ее таким образом, что продуктом их функционирования оказывается сама та организация, которая их производит» [Матурана, 1996, с. 130]. Таким образом, в процессе существования аутопоэтических систем сохраняется тип организации данной системы, а любые другие ее характеристики подвержены изменению.

В применении к системам взаимодействующих популяций, конкретно хищника / паразитоида и семьи ос в качестве жертвы / хозяина, этот подход может выглядеть следующим образом.

I. Системы взаимодействующих популяций являются эмерджентными в пространственно-временном отношении, они появляются относительно спонтанно и непредсказуемо в ходе процессов самоорганизации популяций взаимодействующих видов. Степень выраженности взаимоотношений хищник–жертва и паразитоид–хозяин определяется спецификой поселений ос. Как показывают наши данные, стабильно низкий уровень численности ос в степных сообществах поддерживается благодаря хищникам. В зависимости от защищенности поселений ос от хищников и динамики климатических факторов можно выделить разреженные поселения, формирующиеся в первичных резерватах (места переживания, места заселения), поселения с повышенной плотностью, появляющиеся в отдельные благоприятные годы на растениях и в укрытиях, и поселения с избыточной плотностью, формирующиеся в некоторых местообитаниях антропогенных ландшафтов.

Специфика воздействия энтомофагов на разреженные поселения зависит от микростациональных условий биотопа.

Ограниченная деятельность хищников в защищенных биотопах приводит к повышению выживаемости семей и с увеличением плотности гнездования (скученности семей или расстояний между семьями) возрастает на некоторых степных участках число семей, зараженных *E. schmitti*, а на чердаках – *L. argiolus*. От плотности гнездования в таких биотопах зависит и зараженность семьи. Семьи из разных местообитаний оказываются сходными по размерам их гнезд, по числу выращенных ими личинок до окукливания и по числу выращенного имаго, несмотря на то, что в укрытиях преобладают плеометротичные (потенциально более продуктивные) семьи [Русина, 2006а]. Этот эффект достигается именно за счет повышенной зараженности семей в укрытиях.

Таким образом, *E. schmitti* в семьях на растениях, а *L. argiolus* – в укрытиях действительно ограничивают численность полистов (в отдельных местообитаниях локально регулируют), но это ограничение имеет относительный характер. Нельзя упускать из виду другие (внутривидовые) регуляторные механизмы, основанные на сигнальном действии растущей плотности популяции. Так, увеличение плотности популяции *P. dominula* сопровождается концентрацией весной самок основательниц и их гнезд на ограниченном пространстве и обострением внутривидовых отношений. В укрытиях чаще, чем на растениях, отмечается основание семей группой самок, перемещение самок из гнезда в гнездо; часто наблюдаются попытки узурпации семьи чужой самкой, в гнездах возрастает частота агрессивных контактов, приводящих к отстранению подчиненных самок-основательниц от репродукции [Русина, 2006а]. Кроме того, ежегодно отмечаются попытки гнездования ос в новых местах обитания и формирование новых поселений. Вопрос о том, как соотносится выраженность миграционных процессов у полистов с уровнем воздействия энтомофагов [Starr, 1976, 1978], требует дальнейших исследований.

II. Взаимодействие популяций «инкарнировано», т.е. привязано к субстрату, в качестве которого выступает гнездо ос (или биотоп), и поэтому зависит от характеристик этого гнезда (биотопа). Отличительная черта взаимодействующих популяций – обитание ос в гнезде как специфической микросреде и существование у хозяина разнообразных форм защитного поведения: от вибраций тела, отпугивающих энтомофагов [Turillazzi, Ugolini, 1979] до специфических сигнальных демонстраций, вызывающих активную защиту семьи от хищника или паразитоида [West-Eberhard, 1969; Starr, 1990]. Известно, что у ресоциальных видов ос (семьи основываются самками-основательницами), к которым относятся и полисты, в отличие от большинства номосоциальных видов ос-полистин (роевые виды), гнезда лишены защитной оболочки [Jeanne, 1975 a]. Макино [Makino, 1985 a], 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. Экспериментальное удаление гнездовой оболочки у *Polybia occidentalis* приводило к резкому повышению степени зараженности семей *Megaselia scalaris* Loew. (Diptera: Phoridae) [London, Jeanne, 1998].

Состояние трофической системы, как показывают наши данные, зависит от размеров семей хозяина и его плотности на участке обитания, а также степени предпочтения паразитоидами вида-хозяина. Следует учитывать, что совместные поселения полистов разных видов приводят к формированию общего комплекса паразитоидов. В большинстве случаев личинки разных видов полистов поражаются одними и теми же видами паразитоидов, хотя степень их привлекательности для паразитоидов может быть различной. Так, на чердаках Нижнего Приднепровья *L. argiolus* чаще заражает *P. dominula*, а *E. schmitti* – *P. nimpha*. В степных сообществах ЧБЗ *L. argiolus* чаще заражает семьи *P. dominula* и лишь в единичных случаях – *P. gallicus*. Однако в окрестностях г. Херсона зараженность семей второго вида значительно

выше, чем в степи [Русина, 2006а]. Такая картина, по-видимому, определяется спецификой складывающихся в конкретных условиях взаимоотношений паразитоид–хозяин. Эта специфика может иметь достаточно сложный и динамичный характер. Так, на нее может влиять соотношение численности и плотности гнезд разных видов полистов; фенологические особенности развития семей, предшествующий опыт самок паразитоида, степень зараженности хозяина клещом и др. Анализ этих факторов требует дальнейших исследований. Особую роль здесь может играть также история формирования взаимоотношения паразитоид–хозяин в конкретном поселении. Иначе трудно объяснить, например, ситуацию, которая складывается у *P. nimpha* в Луганской области, а у *P. gallicus* в Краснодарском крае: во всех поселениях, кроме двух, *E. schmitti* либо не встречается, либо встречается единично [Русина, Шиян-Глотова, 2007; Русина, 2011в]. В 2007 г. в 9 из 36 гнезд *P. nimpha* из отделения Трехизбенская степь ЛПЗ и в 18 из 25 семей *P. gallicus* из окрестностей станции Голубицкой Темрюкского района Краснодарского края обнаружен исключительно *E. schmitti*.

III. Взаимодействие ситуационно, т.е. приурочено к определенному периоду развития расплода хозяина / жертвы или к определенному биотопу. Оно может существенно влиять на последующие размеры семей и регуляцию численности населения семей. Показано, что продуктивность семей, зараженных до выхода рабочих, снижена по сравнению с таковыми, но зараженными в более поздние сроки развития семьи. Как уже отмечалось выше, к заражению семей до выхода рабочих приводят, по крайней мере, два механизма. Первый из них связан с изменением сроков начала гнездования хозяина, вызванным спецификой погодных условий в период основания семьи. Так, к сдвигу начала гнездования (и последующих фаз) на более поздние сроки у *P. dominula* из ЧБЗ привела холодная весна 2004 г., а у *P. nimpha* из ЛПЗ – 2007 г. Заражение же паразитоидом происходило в обычные сроки и, таким образом, пришлось на более ранние фазы развития

семей хозяина, в результате чего от паразитоида пострадала уже первая когорта рабочих.

Второй механизм обусловлен процессами, происходящими в популяции паразитоида. Обнаружено, что в ходе изменения плотности паразитоидов 1-й генерации наблюдается сдвиг сроков заражения на более ранние этапы развития семьи хозяина. Так, при низкой и умеренной численности семей хозяина паразитоиды первой генерации приступают к заражению после выхода рабочих. Семьи *P. dominula* в этот период насчитывают в среднем 8 ± 5 личинок IV и V возрастов. При увеличении плотности хозяина и паразитоида зараженными оказываются личинки 1-й когорты рабочих. Именно такие зараженные семьи оказываются самыми мелкими в популяции (в гнезде не менее 5 %, а подчас более 10 % ячеек имеет следы пребывания паразитоидов), и у них существенно снижена продуктивность. Это явление отмечалось в Херсонской обл. у *P. dominula* на чердаках и в отдельных поселениях *P. gallicus* на растениях, а также у *P. nimpha* в окрестностях Луганска, на территории ЛПЗ, в Сумской обл. [Русина, Шиян-Глотова, 2007, Русина, 2008, 2011 а].

IV. Взаимодействие энактивировано, т.е. предусматривает специфическую активность обеих сторон. Анализ материалов данного исследования показывает существенную неравномерность пространственно-временного распределения трофических пятен. В структуре популяции хозяина выделяются особи, предпочитающие разные способы основания семьи: поодиночке или группой, в скоплениях неподалеку от материнского гнезда или в новых местах обитания [Русина и др., 2007б, в]. Выбор среды обитания хозяином формирует в дальнейшем [пищевые для энтомофага) пятна разной плотности. Моделирование процесса выбора среды обитания показывает, как он может повышать, или снижать, или оставлять неизменной численность особей в популяции [Holt, 1987]. Дистанции между гнездами хозяина и их скученность динамически варьируют в разные годы, что, по-видимому, оказывает влияние на поисковое поведение энтомофагов.

В нашем исследовании показано, что случайное распределение гнезд на растениях и их скоплениях сменяется в результате воздействия хищников агрегированным. Принимая высокую вероятность приложения описанной модели к имеющимся у нас результатам, отметим частичную или всеобщую гибель семей от хищников в незащищенных местообитаниях и их повышенную выживаемость в защищенных стациях, рост гнезда и увеличение количества подходящих для заражения паразитоидами личинок в ходе жизненного цикла семьи, а также появление второй генерации паразитоидов. Это тот динамический фон, который постоянно меняет соотношение численности хозяина и паразитоидов.

Таким образом, взаимоотношения паразитоида и хозяина характеризуются не только некими средними значениями параметров процесса заражения (пространственно-временными, демографическими, поведенческими), но и хаотическими флуктуационными отклонениями от средних значений. Как уже отмечали, к заражению семей до выхода рабочих паразитоиды приступают на фоне своего относительного обилия. В переходе к заражению до выхода рабочих как реакции паразитоидов на присутствие конспецификов можно усмотреть аналогию с неравновесным фазовым переходом, и имеет смысл ожидать $1/f$ флуктуаций или фликкер-шумов и катастроф (чаще всего под $1/f$ флуктуациями понимают процессы со спектром распределения вероятностей пропорционально $1/f^\alpha$, где показатель α изменяется в некоторых пределах $0.8 < \alpha < 2$) [Bak et al., 1987]. В условиях «катастрофического» режима погибают как семьи хозяина, так и потомство паразитоидов. Это происходит в тех случаях, когда в семьях (до момента заражения достаточно крупных и жизнеспособных) оказывается пораженной вся первая когорта рабочих. Среди множества попыток объяснить возможный механизм генерации таких флуктуаций наибольшее признание получила концепция самоорганизованной критичности [Подлазов, 2005]. Возможность возникновения в системе таких чрезвычайных явлений указывает на ее склонность к катастрофам, что и характеризует системы,

находящиеся «на кромке хаоса». (Под катастрофой подразумевается событие не просто значительное, но из ряда вон выходящее. В целостных системах, описываемых степенными распределениями, возможны гигантские события, происходящие недостаточно редко, чтобы их вероятностью можно было пренебречь. Для описания катастрофичности применяется аппарат теории *ветвящихся процессов* [Харрис, 1966, по Подлазов, 2002]). Вероятность таких катастрофичных событий следует учитывать при прогнозировании устойчивости взаимодействующих популяций.

Таким образом, степень участия паразитоида в регуляции численности хозяина может зависеть от периода развития семьи, на который приходится заражение. Моделирование процесса десинхронизации взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина и влияния этого процесса на плотность хозяина выполнено Годфреем с соавторами [Godfray et al., 1994].

V. В процессе взаимодействия имеет место циклическая детерминация: популяции хищника / паразита и жертвы / хозяина взаимосвязаны и тем самым обеспечивают устойчивость друг друга. Поисковая активность хищников и паразитоидов создает саму среду, благодаря которой осуществляется активный выбор пищевых пятен. Процесс взаимодействия, таким образом, глубоко коактивирован свойствами его участников. Распределение разных видов паразитоидов имеет свои особенности. Ихневмонид *L. argiolus* в разреженных поселениях хозяина на растениях на юге Украины встречается случайно, а в укрытиях – агрегированно. Другой вид, *E. schmitti*, чаще отмечается в гнездах, расположенных в травянистых сообществах с высоким проективным покрытием. Механизмы, обеспечивающие такое распределение этих двух видов паразитоидов, по-видимому, имеют разную природу. Можно предположить, что перераспределение *L. argiolus* в зависимости от скученности хозяев связано с особенностями его зимовки и защитного поведения у хозяев. Защитное поведение описано у *P. exclamans* по отношению к *Chalcoela iphitalis* [Strassmann, 1981a] и к *Elasmus polistis* [Lutz et al., 1984], у *P. riparius* по

отношению к *Latibulus* sp. [Makino, 1989 a], у *P. snelleni* – к *E. japonicus* [Makino, Sayama, 1994], у трех видов ос полистов Нижнего Приднепровья к *Latibulus argiolus* [Русина, 2006а].

Кроме того, у *L. argiolus* развита летная активность, а также имеются репродуктивные особенности. Этот синовигенный паразитоид нуждается в дополнительном питании, а зараженность хозяев ограничена тем, что за определенный отрезок времени самка *L. argiolus* способна отложить лишь созревшую часть яиц даже при постоянном наличии в гнезде пригодных личинок.

Особое значение приобретает выяснение причин, препятствующих проявлению максимальной эффективности *E. schmitti* в укрытиях. Очевидно, что эти же причины снижают возможности *E. schmitti* скапливаться в местах обилия хозяина и, таким образом, проявлять зависимую от плотности поведенческую реакцию. Среди факторов, снижающих численную реакцию элазмуса, по-видимому, велика роль сверхпаразитоида *Bariscapus elasmii* и клеща *Sphexicozela connivens*.

В гнездах *P. dominula* на растениях *B. elasmii* был отмечен в год пика численности хозяина [Gumovsky et al., 2007]. Используемый в этом исследовании метод анализа зараженности семей из укрытий не позволяет говорить о степени зараженности *E. schmitti*. По-видимому, зараженность *E. schmitti* достаточно высока, поскольку, например, во всех 7 зараженных эвлофидами семьях *P. dominula*, населяющих два чердака в 1998 г. (Херсонская обл.) и одном в 2005 г. (Николаевская обл.), был обнаружен только *B. elasmii*. Невысокая численность *E. schmitti*, по-видимому, в отдельных местообитаниях и связана в первую очередь с деятельностью его сверхпаразитоида. Наблюдаемое явление соотносится с моделью Холта и Гохберга [Holt, Hochberg, 1998], в которой показано, что сверхпаразиты закрепляются в системах тогда, когда у хозяина высокая скорость роста популяции; сверхпаразиты реже отмечаются у паразитов с высокой скоростью миграции.

При совместном поселении двух видов полистов на чердаках *E. schmitti* чаще встречается в гнездах *P. nimpha*, где клещ *Sphexicozela connivens* не встречается. При этом, как показывают наши наблюдения, этот паразитоид избегает сильно зараженные клещом семьи *P. dominula*.

Таким образом, отмеченные выше особенности определяют основные черты взаимодействия энтомофагов с осами полистами. Вместе с тем необходимо учитывать, что воздействие отдельных регулирующих факторов на популяцию этих насекомых при различном уровне численности неравнозначно.

3.3 Некоторые аспекты взаимоотношений муравьев и ос-полистин

Данный раздел представляет собой попытку применения теории автопоэзиса к системам взаимодействующих популяций: муравьев (Hymenoptera, Formicidae) как хищников и социальных ос полистин в качестве жертвы.

Рассмотрим три выделяемые в теории автопоэзиса ключевые характеристики взаимодействия сложных систем в применении к популяциям ос и муравьев.

3.3.1 «Инкарнированное» взаимодействие

Взаимодействие популяций может рассматриваться как «инкарнированное», поскольку оно привязано к субстрату, в качестве которого выступает гнездо ос. Оно зависит от характеристик этого гнезда и специфических форм защитного поведения ос-полистин как жертв, а также от особенностей охотничьего поведения муравьев как хищников. Система защитного поведения ос складывается, прежде всего, из визуального обнаружения муравьев, демонстрации агрессивных выпадов и бросков, вибрации крыльев, нанесения ударов, отпугивающих этих хищников [Chadab, 1979; Post, Jeanne, 1981; Togni, Giannotti, 2007, 2008]. Защите семьи способствует также само устройство гнезда [Jeanne, 1975 a; Wenzel, 1991]. У

видов, строящих гнезда без оболочки и на стебельке, существует особый способ химической защиты: на стебелек наносится секрет, отпугивающий муравьев. Этот защитный алломон выделяется железой Ван дер Вехта, расположенной на шестом стерните [Jeanne, 1970; Post, Jeanne 1981; Kojima, 1983a; Keeping, 1990]. При нанесении секрета оса трется стернитами о стебелек гнезда; при этом она растягивает брюшко, открывая щеточки, связанные с указанной железой. Секретом покрывается, кроме того, участок сота вокруг стебелька и участок субстрата, к которому гнездо крепится, а также тыльная и боковые поверхности гнезда [O'Donnell, 1992]. Непрерывная серия вышеописанных движений брюшка самки служит единицей такого защитного поведения [Keeping, 1990]. У *Mischocyttarus drewseni* серия длится 2–3 секунды, и при этом обрабатывается почти половина поверхности стебелька [Jeanne, 1970]. Осы могут совершать несколько таких серий подряд. Это поведение наблюдалось у представителей родов *Mischocyttarus* [Jeanne 1970; Litte, 1981], *Belonogaster* [Marino Piccioli, Pardi, 1970; Keeping, 1990], *Polistes* [Corn, 1972; Turillazzi, Ugolini, 1979; Post, Jeanne, 1981; Kojima, 1993], *Ropalidia* [Darchen, 1976; Kojima, 1982, 1983a; Gadagkar, 1991] и *Parapolybia* [Kojima, 1983b, 1992a, b].

Впервые гипотеза о репеллентной функции секрета, наносимого на стебелек, была высказана Р. Джином при изучении *Mischocyttarus drewseni* [Jeanne, 1970, 1972, 1975a]. Однако Даршен [Darchen, 1976], изучая *Ropalidia cincta* (Lepelletier), не согласился с такой интерпретацией потирающих движений осы. Эти специфические действия самок, впервые описанные Делерансом [Deleurance, 1957] у палеарктического *Polistes dominula* и Йошикавой [Yoshikawa, 1962] у японского *P. fadwigae* Dalla Torre, были им истолкованы как элемент гнездостроительного поведения.

В дальнейшем репеллентный эффект секрета железы Ван дер Вехта был подтвержден специальными биотестами с живыми муравьями [Jeanne, 1970; Turillazzi, Ugolini, 1979; Keeping, 1990; Post, Jeanne, 1981; London, Jeanne, 2000]. У *Polistes fuscatus* секрет железы Ван дер Вехта имеет два компонента,

отпугивающих муравьев, один из которых был определен как метилпальмитат ($C_{17}H_{34}O_2$) [Post et al., 1984a, b]. Кроме того, помещение предметов с сильным запахом муравьиной, уксусной кислоты или аммиака возле населенного осами гнезда или предъявление им муравьев вызывало повышение частоты серий обработки стебелька [Turillazzi, Ugolini, 1979; Keeping, 1990].

Основываясь на этом, мы в дальнейшем будем рассматривать данную активность осы как нанесение противомуравьиного репеллента (НПР).

Следует отметить, что поведенческий репертуар этого защитного поведения сходен у разных видов ресоциальных ос [Turillazzi, Ugolini, 1979; Kojima, 1982, 1983a,b, 1993]. В то же время широко изменчива частота НПР, зависящая от многих факторов, в частности от числа самок в семье, видового состава муравьев, характера их фуражировочной активности и плотности на участке обитания ос.

Показано, что до выхода рабочих у одиночных самок-основательниц [Turillazzi, Ugolini, 1979; Kojima, 1982; Keeping, 1990; Togni, Giannotti, 2007 и др.] НПР-активность выше, чем у основательниц из групповых объединений.

Самки-основательницы, совместно населяющие гнездо, обрабатывают гнездо муравьиным репеллентом с разной интенсивностью [Turillazzi, Ugolini, 1979; Post, Jeanne, 1981; Keeping, 1990]. Если у *P. dominula* взаимосвязи между социальным рангом осы и частотой НПР не найдено [Turillazzi, Ugolini, 1979], то у альфа-самки *P. fuscatus* частота НПР выше, чем у подчиненных особей [Post, Jeanne, 1981]. Вместе с тем, подчиненные основательницы *Belonogaster petiolata* (Degeer) чаще, чем доминантные, обрабатывают стебелек гнезда [Keeping, 1990]. У рабочих последнего вида НПР-активности не отмечено. По нашим данным, в зрелой семье *Mischocyttarus injucundus* частота НПР высока, и в этом поведении участвуют не только самки-соосновательницы, но и рабочие. В зрелой семье *P. dominula*, насчитывавшей 8 рабочих, в лабораторных условиях, НПР наблюдалось редко [8 раз в сутки], но с постоянными интервалами [Turillazzi,

Ugolini, 1979].

Имеются данные, полученные нами при анализе видеоматериала, о существенных различиях в продолжительности НПП стебелька и гнезда у симпатричных видов ос-мисхоциттарусов, обитающих в поселке Кора и его окрестностях на о. Тринидад. До выхода рабочих одиночные самки *M. collarellus* тратят более 6 % бюджета времени гнездовой активности на покрытие репеллентом поверхности гнезда (по данным 6 часов наблюдений), в то время как самки *M. injucundus* и *M. alfkeni* – 0.79 % и 2.37 % (12 и 9 часов) соответственно. Такие различия в НПП-активности можно связать со специфической формой гнезда *M. collarellus*, при которой площадь подлежащих вылизыванию и нанесению репеллента боковых стенок сота значительно увеличена (Рисунок 3.11).

Известно, что после исчезновения (гибели) одиночной самки-основательницы расплод ос быстро уничтожается муравьями [Русина, 2006а]. В связи с этим мы исследовали выживаемость расплода в 5 осиротевших семьях *M. injucundus*, 5 – *M. collarellus* и 4 – *M. alfkeni*. Большинство семей *M. alfkeni* и *M. injucundus* погибли, так как расплод был съеден муравьями в течение 1–4 дней. Исключение составило гнездо *M. injucundus* (*N* 6), где успели (через 2 дня после исчезновения основательницы) отродиться самки нового поколения. Однако в 3 из 5 семей *M. collarellus* расплод оставался нетронутым более 10 дней, хотя и погиб от высыхания. Такой результат можно связать с более высокой интенсивностью НПП у этого вида.

Выживание куколок и отрождение имаго в сиротских семьях может быть важной составляющей общей адаптации ос к воздействию хищников, поскольку в тропиках продолжительность преимагинальных стадий больше, чем у ос умеренных широт [Giannotti, Machado, 1994].

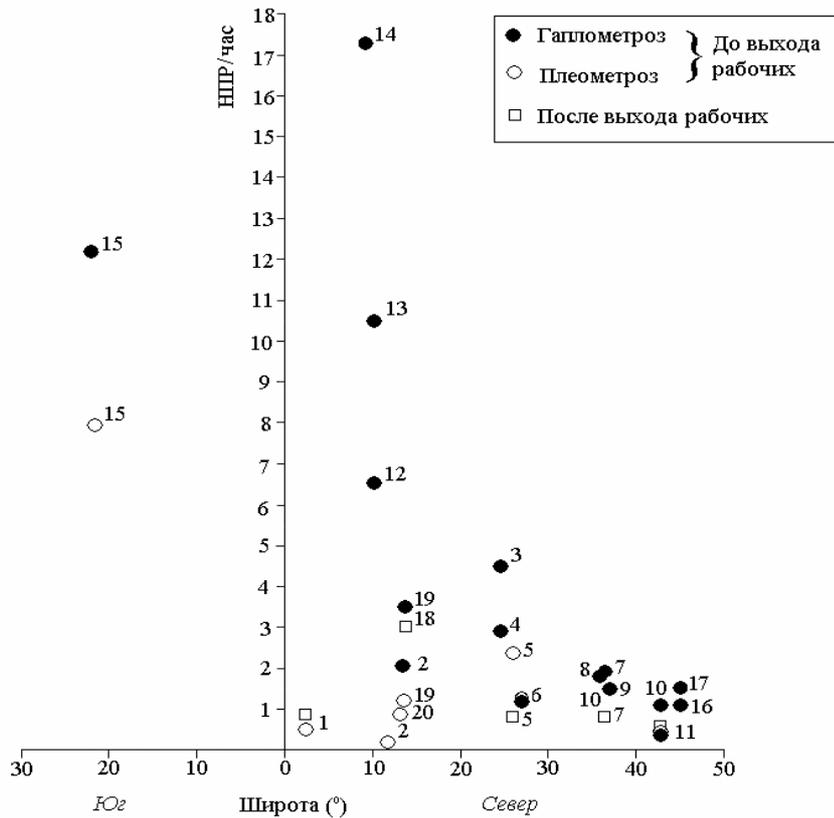


Рисунок 3.11 — Широтный градиент частоты нанесения противомурявиного репеллента (НПР) у ресоциальных ос полистин [по: Kojima, 1993, Русина, 2010б]. 1 – *Mischocyttarus drewseni* [Jeanne, 1972]; 2 – *Ropalidia gregaria* [Kojima, 1982]; 3 – *Polistes formosanus* [Kojima, 1993]; 4 – *P. rothneyi* [Kojima, 1993]; 5 – *Belonogaster petiolata* [Keeping, 1990]; 6 – *Ropalidia fasciata* [Kojima, 1983 a]; 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* – *Mischocyttarus injucundus* (* здесь и далее по нашим данным на о.Тринидад, октябрь–январь 2004–2005 гг. N семей = 8; N часов наблюдений = 21); 13* – *M. collarellus* (N семей = 4; N часов = 8); 14* – *M. alfeni* (N семей = 4; N часов = 12); 15 – *M. cerberus* (Togni, Giannotti, 2007); 16** – *P. gallicus* (**– Нижнее Приднепровье, Украина, май–июнь 2003–2005 гг.: N семей = 18; N часов = 60); 17** – *P. dominula* (N семей = 30; N часов = 52); 18*** – *P. stigma* (***– сентябрь–октябрь 2002 г., Бангалор, Индия, N семей = 1; N часов = 6); 19*** – *Ropalidia cyathiformis* (N семей = 7; N часов = 23); 20*** – *R. marginata* (N семей = 15; N часов = 40).

Так, например, продолжительность фазы куколки составляет у тропических *Polistes lanio* в среднем 23 суток [Giannotti, Machado, 1994], у *P. erythrocephalus* Latr. – 23.8 [West-Eberhard, 1969], в то время, как у *P. dominula* и *P. gallicus* умеренных широт, по нашим данным, – 13–15 суток.

Продолжительность развития от яйца до имаго у этих видов составляет в среднем 87, 68, 32 и 35 суток соответственно.

Кроме того, имеются данные о широтном градиенте НПР, причем эта зависимость опосредована географической изменчивостью видового состава и активности муравьев-хищников [Jeanne, 1979; Kojima, 1993]. На основании анализа наших и литературных данных (Рисунок 3.11) можно утверждать, что до выхода рабочих частота НПР у самок при гаплетрозе уменьшается в направлении повышения широты местности ($r_s = -0.83$, $N = 14$, $p < 0.001$).

Таким образом, при сходстве структурных элементов гнезда и защитного поведения у ресоциальных видов имеются существенные видовые особенности, свидетельствующие о своеобразии механизмов защиты от муравьев.

Доступ муравьев к расплоду номосоциальных видов (кроме представителей *Apoica*, большинства *Agelaia* и некоторых *Ropalidia*) ограничен гнездовой оболочкой и охраняемым узким входом [Jeanne, 1975 a; Wenzel, 1991]. Рабочие способны отпугивать муравьев с одиночной и групповой формой фуражировки, вибрируя крыльями, совершая броски и сбрасывая их с гнезда.

Более пассивная форма обороны гнезда от муравьев наблюдается у *Apoica*: рабочие, отдыхающие на открытой поверхности одиночного сота, располагаются радиально лицевыми частями наружу [Hermann, Blum, 1981]. Особи, находящиеся по периметру сота, простирают антенны за его край и таким образом могут уловить приближение муравьев.

3.3.2 Ситуационное взаимодействие

Взаимодействие популяций муравьев и ос можно назвать ситуационным, так как оно приурочено к определенному периоду развития расплода жертвы и/или к определенному биотопу.

В настоящее время накоплено много сведений, указывающих на то, что до выхода рабочих гибнет значительная часть популяции ресоциальных

видов ос, и этот этап развития семьи считается одним из наиболее чувствительных в их сезонном цикле [Miyano, 1980; Jeanne, 1982; Strassmann et al., 1988; Русина, 2006а]. От беспозвоночных хищников страдают в большей степени семьи, основанные одной самкой.

Рассмотрим роль муравьев как фактора смертности семей *P. gallicus* в ЧБЗ. Этот вид обычно населяет луговые разнотравно-тростниковые и степные полынно-злаковые сообщества, а на пике численности (2003 г.) встречается также среди галофитной и солонцеватой растительности. В 2003–2005 гг. гнезда размещались на побегах *Artemisia marschalliana*, *Elytrigia elongata*, *Phragmites australis*, *Verbascum lychnitis* L. и *Tanacetum vulgare* L.

На территории ЧБЗ отмечены более 40 видов муравьев; среди них в зональных степных биотопах обитают 13, на лугах – 16, в галофитно-луговых – 7 [Радченко, 1984; Бондарь, Русина, 2003].

В 2003–2005 гг. нами совместно с Л. А. Фирман было прослежено развитие 580 семей ос до их гибели или вылета полового поколения. Успешными считали семьи, в которых было выращено половое поколение. К разоренным относили поврежденные (незначительно, сильно или разрушенные целиком) гнезда, которые были покинуты самками, а также гнезда с исчезнувшим расплодом (до периода распада семьи в сезоне). Как показали наблюдения, гибель расплода и семьи *P. gallicus* были связаны с исчезновением самки-основательницы (преимущественно во время фуражировки) (Рисунок 3.12). После ее гибели яйца, личинки и куколки из гнезда растаскивались муравьями *Lasius paralienus* Seifert, *L. psammophilus* Seifert, *Temnothorax* spp, *Tetramorium caespitum* (L.) и *Myrmica bergi* Ruzsky в течение суток.

Повреждение или полное разрушение гнезда с расплодом происходило в результате воздействия хищников (птиц) и стихийных факторов (ливни, пожары). В некоторых случаях причину гибели семьи определяли по косвенным признакам. Так, наличие поврежденных ячеек в центре

брошенного самкой до выхода рабочих гнезда – признак, позволяющий предполагать участие в процессе разорения кузнечика *Decticus verrucivorus*.

В указанные годы фазы созревания достигли 15.2 % семей.

В связи с утратой самки-основательницы погибли 24.1 % семей, а от нападения хищников – 35.5 % семей. В результате антропогенного фактора (включая перенос гнезд в искусственные садки) погибли 14.3 % семей. Причина гибели 10.9 % семей осталась неизвестной.

Отметим, что доля семей, погибших в результате нападения муравьев, невысока. Было отмечено всего 4 случая разорения гнезд *P. gallicus* муравьем *M. bergi*. Все они относятся к 2003 г. (Рисунок 3.12), когда наблюдался пик численности *P. gallicus* и его гнездование было отмечено даже в местах высокой плотности поселений указанного вида муравья. При этом только в одном случае нападение муравьев удалось наблюдать непосредственно. Так, семья *M. bergi* ночью с 25 на 26 мая 2003 г. переселилась под куст пырея *Elytrigia elongata*. Рядом на *Artemisia marschalliana* располагалось гнездо *P. gallicus* с яйцами, личинками и самкой-основательницей. Мы наблюдали охоту муравьев 26 мая с 14 часов 32 минут до сумерек [Русина, 2006а]. Атаки муравьев увенчались захватом гнезда, несмотря на активные действия самки, которые выражались в высокой интенсивности НПР и в непосредственных агрессивных взаимодействиях с муравьями. За 1.5 часа непрерывных наблюдений самка более 150 раз наносила противомуравьиный репеллент. Зарегистрирован 161 бросок по направлению к муравьям, приближавшимся к гнезду; 63 муравья были сброшены на землю.

В трех других случаях, судя по косвенным признакам, нападение произошло ночью. Один случай нападения *M. bergi* на гнездо самки *P. dominula* мы наблюдали 27 мая 2009 г.

Самки-основательницы *P. gallicus* и *P. dominula* обрабатывают гнездо репеллентным секретом, однако, как видно из описанных выше примеров, такая система защиты оказывается малоэффективной в случае групповой охоты муравьев. Возможно, в этом одна из причин малочисленности гнезд

полюсов в биотопах с высокой плотностью *M. bergi*.

Сходное усиление интенсивности НПР (с 4 до 15 актов НПР/час) и защитного поведения нам удалось проследить у *Ropalidia marginata* (2.10.2002 г., Бангалор, Индия) после того, как фуражировочная дорога муравьев *Tarbinoma* sp. была проложена в 5 см от осинового гнезда с одиночной самкой на чердаке здания. В дальнейшем основательница исчезла – и семья погибла.

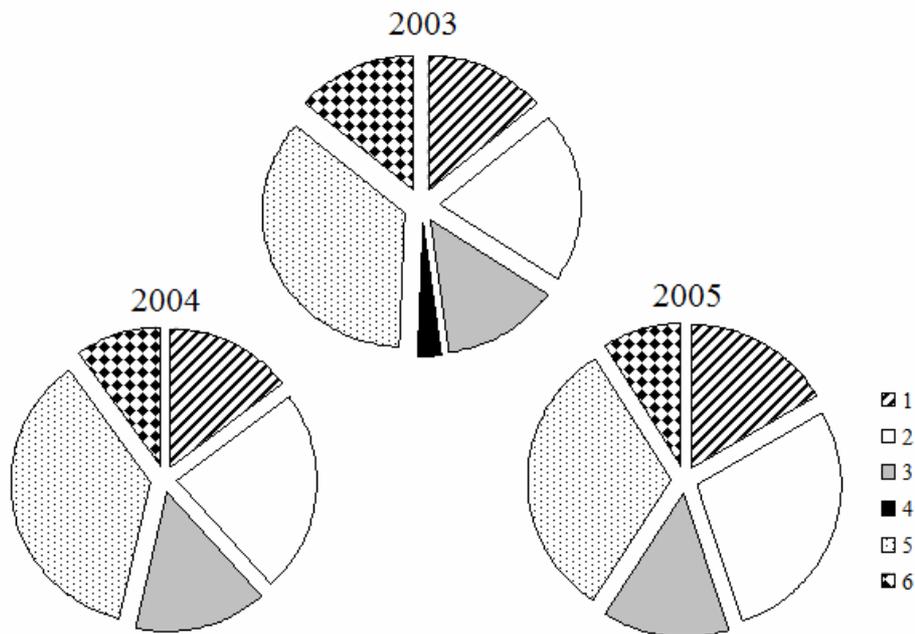


Рисунок 3.12 — Причины гибели семей *Polistes gallicus* (L.) в 2003–2005 гг.

1 – завершение цикла (успешные семьи); 2 – утрата самки-основательницы; 3 – артефакты; 4 – хищники (муравьи); 5 – хищники (птицы и кузнечик *Decticus verrucivorus* L.); 6 – причина неизвестна.

Принято считать, что после выхода рабочих частота НПР снижается в связи с увеличением числа защитников [Kojima, 1992b]. Однако это утверждение не соответствует ситуации в зрелой семье *Mischocyttarus injucundus*, состоявшей из основательницы с 12–15 рабочими и наблюдавшейся нами в течение месяца в поселке Кора на о. Тринидад. Гнездо этой семьи (более 60 ячеек) было расположено на листе *Dracaena fragrans* (L.). По-видимому, под влиянием веса гнезда удлиненный край листа наклонился и приблизился к стволу. Интенсивность движения

муравьев по стволу, вычисленная как число особей, проходивших за 10 минут через условную линию, была высока и достигала 28. Периодически некоторые особи муравьев приближались к гнезду, пробегали под ним. Неудивительно, что суммарная НПР-активность этой семьи оказалась в 9 раз выше (60 против 6.6), чем у гаплотроичных самок данного вида, гнездящихся в этот же период в более благоприятных местах. Тот факт, что семья выжила, свидетельствует об эффективности защиты.

Таким образом, степень участия муравьев в регуляции численности ресоциальных ос-полистин может зависеть не только от периода развития семьи, на который приходится нападение хищника, но определяться и спецификой конкретной ситуации.

Место муравьев с групповой формой фуражировки в ряду факторов смертности расплода номосоциальных ос остается малоисследованной. Так, у *Polybia occidentalis* в 21 из 103 гнезд, состоявших на учете, ранним утром были обнаружены муравьи: *Crematogaster rochai* Forel (в 10 гнездах), *Camponotus rectangularis* Emery и *C. atriceps* F. Smith (каждый в 5 гнездах) и *Solenopsis* sp. (в 1 гнезде), тогда как вечером их там не было [Bouwma et al., 2007]. Это расценивается как свидетельство произошедшего ночью нападения.

Атаки муравьев *C. rectangularis* на семью *P. occidentalis* продолжаются иногда не только несколько часов, но и несколько суток (в одном из случаев 4 суток), прежде чем муравьи отступают [Bouwma et al., 2007]. Но даже в случае успешной атаки муравьев гибнет обычно не вся семья ос, а лишь расплод. Благодаря рабочим новое гнездо быстро отстраивается, а расплод на ранних этапах развития семьи эффективно ими защищается от муравьев [Jeanne, 1975 a; Jeanne, Bouwma, 2004]. Вместе с тем отмечены несколько случаев, когда *C. rectangularis* повторно грабили те же семьи через 3–39 суток [Bouwma et al., 2007].

Осы этой группы, по-видимому, распознают муравьев по запаху [Chadab, Rettenmeyer, 1975, 1979; Forsyth, 1981; Chadab, 1979; London, Jeanne,

2005]. При приближении муравьев-кочевников *Eciton*, для которых характерна групповая охота, рой, состоящий из оплодотворенных самок и рабочих, в спешном порядке покидает гнездо и мигрирует в другое место, где строит новое гнездо. Однако у *Agelaia yepocapa* Richards, гнездящейся в дуплах деревьев и имеющей гнезда без оболочки, рой переживает нападение кочевников *Eciton burchelli* Westwood и возвращается назад [O'Donnell, Jeanne, 1990 a]. Такое поведение связывают с ограниченностью доступных мест гнездования.

В пищевом рационе отдельных видов *Eciton* значительную долю составляют социальные насекомые (муравьи и осы) [LaMon, Topoff, 1981; Rettenmeyer et al., 1983; Захаров, 1989]. По данным Чадаб [Chadab, 1979], в Панаме и Эквадоре от хищничества кочевников ежегодно гибнет расплод в 10–27 % семей ос. Повторные закладки гнезд отражаются на размерах семей. Так, при редкой встречаемости кочевников (сезонный сухой лес) размеры семей *Polybia occidentalis* и *Metapolybia azteca* оказываются большими, чем во влажном тропическом лесу при интенсивном хищничестве муравьев-кочевников [Forsyth, 1981].

Реттенмейер с соавторами [Rettenmeyer et al., 1983] проводят аналогию между муравьями-кочевниками неотропиков и копытными африканских саванн в отношении влияния на сукцессионные процессы в экосистемах.

3.3.3 Энактивированное взаимодействие

Согласно авторам гипотезы автопоэзиса [Varela et al., 1991], энактивированное взаимодействие предполагает, с одной стороны, автономную активность субъектов взаимодействия, основанную на эндогенных процессах, возникающих в ходе самоорганизации, а с другой – тесную взаимосвязь субъектов, которая опосредована их активностью.

Представление об адаптивном характере НПП у ресоциальных видов ос основывается, прежде всего, на том, что одно лишь предъявление самкам муравьев вызывает существенное повышение частоты обработки стебелька

[Turillazzi, Ugolini, 1979; Keeping, 1990].

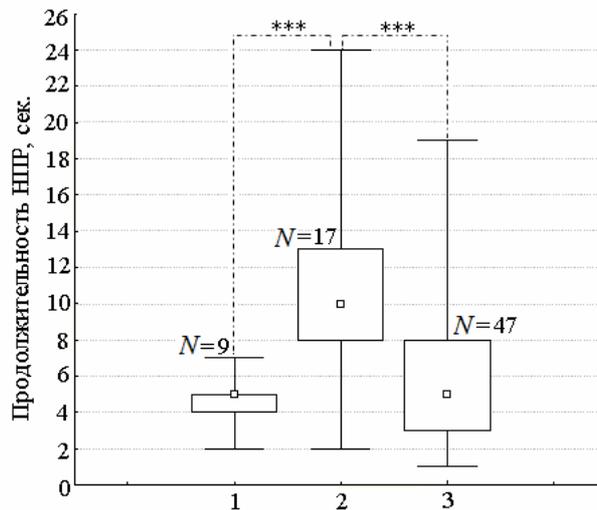
Кроме того, об адаптивности НПР судят по его временной организации, поскольку у гаплометротичных самок до выхода рабочих это поведение связано во времени с двумя формами активности: фуражировкой и строительством [Post, Jeanne, 1981]. Так, у *Ropalidia gregaria* (de Saussure), *Parapolybia indica* de Saussure и *Belonogaster petiolata* почти половине фуражировочных вылетов гаплометротичных самок из гнезда предшествует обработка стебелька [Kojima, 1992b, 1993; Keeping, 1990]. То же поведение у большинства видов, кроме *P. indica*, обычно следует за такой формой строительного поведения, как вылизывание стебелька и сота [Post, Jeanne, 1981; Kojima, 1982, 1992b, 1993]. 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.

Описанная временная связь сохраняется также в лабораторных условиях, при отсутствии муравьев и достаточном количестве корма, что может свидетельствовать о ее эндогенном характере. С другой стороны даже в природе в значительной доле случаев НПР выглядит спонтанным (не привязанным ни к каким внешним стимулам) и неравномерно распределенным. Такие факты обычно остаются вне рассмотрения, хотя именно они могут расцениваться как признаки самоорганизующегося процесса [Николис, Пригожин, 1990].

Проанализируем характер НПР и временную организацию этого поведения у самки-основательницы *Mischocyttarus alfkeni* на основании видеоматериалов общей продолжительностью 6 часов. В период наблюдений в гнезде из 6 ячеек находились 2 яйца и 1 куколка. Строительной активности и доставки животного корма не наблюдалось, трижды приносилась вода для охлаждения гнезда. Отлеты самки с гнезда были непродолжительными, до 1–2 минут. За период наблюдений были выделены 3 типа НПР: НПР стебелька отмечалось редко, лишь в 12.3 % (9 из 73), а НПР гнезда – часто, 64.4 %

(47 из 73); совместные НПР стебелка и гнезда составили 23.3 %. Продолжительность НПР стебелка или гнезда уступали по продолжительности НПР стебелка и гнезда (Рисунок 3.13 А).

А.



Б.

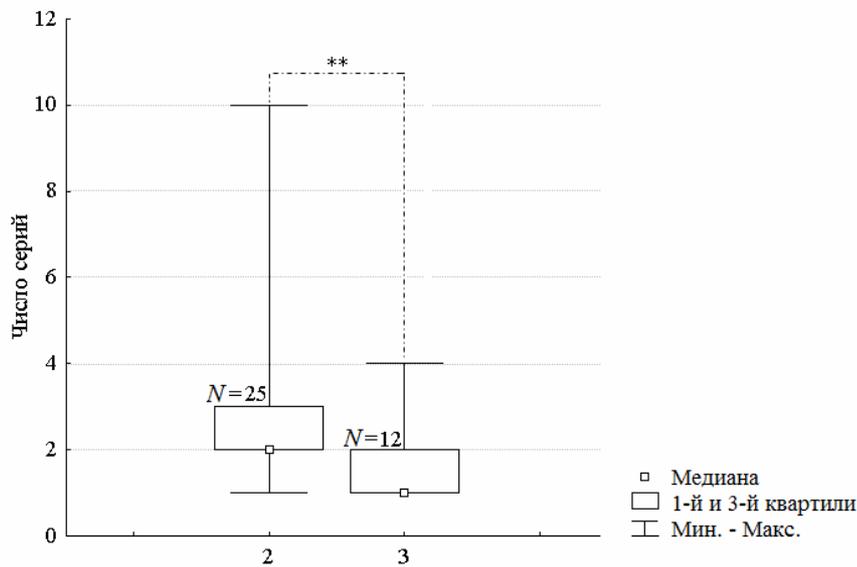


Рисунок 3.13 — Продолжительность (А) и число серий нанесения противомуравьиного репеллента (Б) на (1) стебелек, (2) стебелек и гнездо и (3) гнездо самкой-основательницей *Mischocyttarus alfkeni* (Ducke) 20–23.11.2004 г., о. Тринидад. (А): Тест Крускала–Уоллиса $H = 19.85$ ($N = 73$), $p < 0.001$; (Б): Тест Манна–Уитни $U = 55$ ($N = 37$), $p < 0.01$. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$ [по: Русина, 2010б].

За минуту до вылета репеллент наносился самкой в 5 случаях из 30 (16.7 %). Вылетам из гнезда в 46.7% случаев предшествовали ощупывание стебелька антеннами.

Вылизывание гнезда и стебелька было отмечено дважды, и в обоих случаях оно завершалось НПР.

В 74.1 % случаев НПР чередовались с инспектированием ячей, стебелька, боковых стенок гнезда и с состоянием покоя.

Следует отметить, что НПР распределены неравномерно. Выделяются серии часто повторяющихся НПР (от 2 до 10 раз подряд, в среднем – 2.8), причем тенденция к повторению наиболее выражена при обработке стебелька и боковых поверхностей гнезда (Рисунок 3.13 Б).

Поскольку НПР повторялись сериями и коррелировали во времени: чем меньше НПР в серии, тем длиннее продолжительность периода между ними ($r_s = -0.54$, $N = 73$, $p < 0.001$), то можно говорить об упорядоченности этого поведения.

Кроме того, анализ временной структуры НПР показал, что логарифм числа НПР убывал с постоянной скоростью по мере увеличения логарифма их продолжительности (Рисунок 3.14).

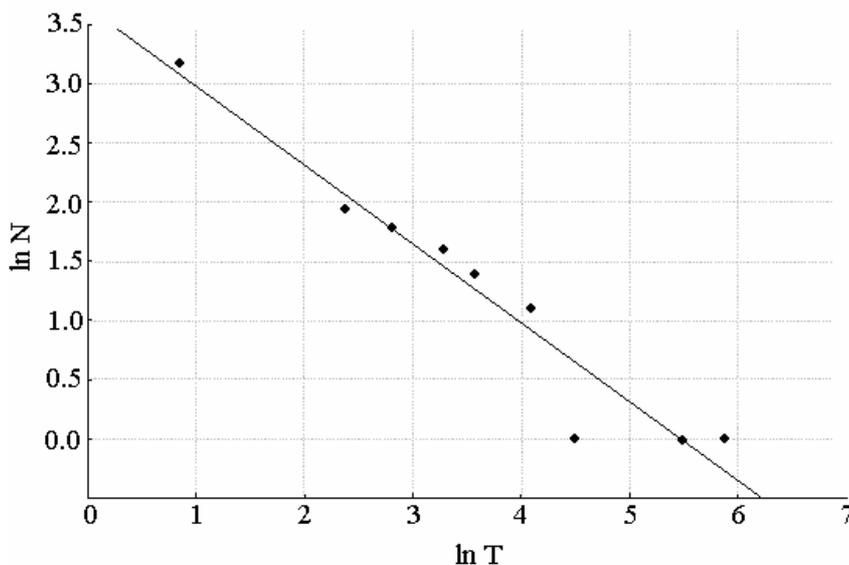


Рисунок 3.14 — Характер временной организации НПР-активности самки *Mischocyttarus alfkeni* (Ducke). По оси абсцисс – логарифм продолжительности НПР, по оси ординат – логарифм числа НПР.

Активность муравьев возле гнезда была крайне низкой: 0.3 муравья/10 мин. Продолжительность нахождения отдельных особей 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 убывал с постоянной скоростью по мере увеличения логарифма продолжительности их отсутствия возле гнезда (Рисунок 3.15). 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].

Имеются данные о том, что упорядоченность поведения животных совместима с представлением о его адаптивных функциях [Непомнящих, Подгорный, 1994]. Так, при анализе поискового поведения личинок ручейника *Chaetopteryx villosa* Fabr. (Trichoptera, Limnophilidae) обнаружено, что случайные последовательности раздражителей не только не препятствуют наблюдаемому упорядоченному поведению, но являются условием его формирования, взаимодействуя с механизмом, управляющим поведением.

При моделировании этого поведения было показано, что восприятие раздражителя и реакция на него зависят также от взаимодействия раздражения с непредсказуемыми флуктуациями в ЦНС и в рецепторах [Непомнящих, Подгорный, 1994]. В модели шум (флуктуации ЦНС) действует на нелинейный механизм управления поведением и приводит к фазовому переходу. По заключению авторов, поведение модели представляет собой пример самоорганизованного процесса, в котором стохастичность сочетается с определенной корреляцией между последовательными реакциями на внешние условия.

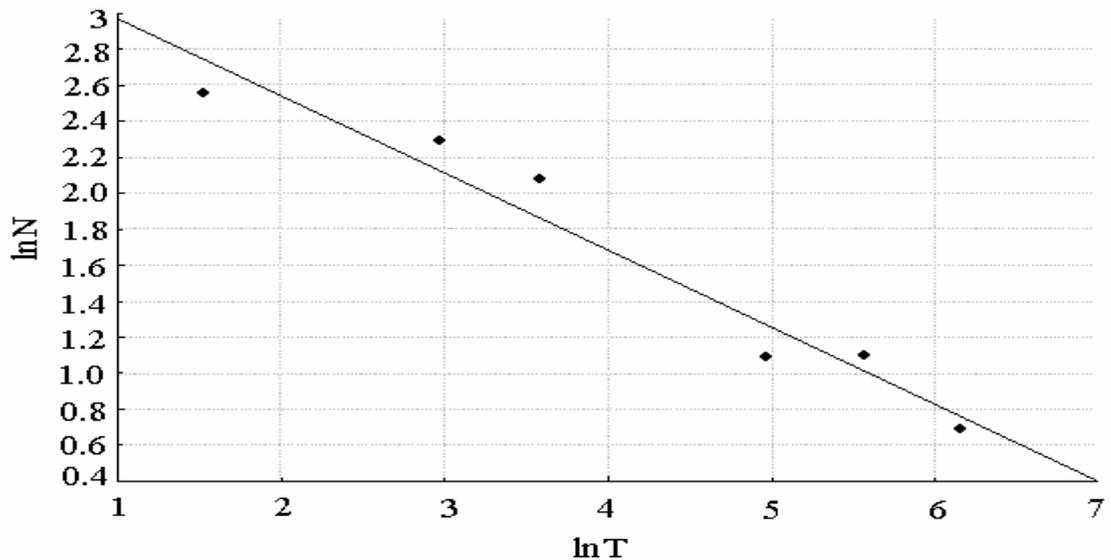


Рисунок 3.15 — Зависимость характера временной активности муравьев возле гнезда *Mischocyttarus alfkeni* (Ducke). По оси абсцисс – логарифм продолжительности периодов отсутствия муравьев возле гнезда, по оси ординат – логарифм числа случаев отсутствия муравьев возле гнезда.

Как упорядоченность НПР-поведения осы может способствовать адаптации, если временные параметры отсутствия муравья около гнезда обнаруживают неравномерность и степенные зависимости? Продолжительное нахождение возле гнезда одного муравья (при этом наблюдалась маркировка им субстрата) может быть «предвестником» появления через какой-то промежуток времени других особей. Тенденция осы повторять однотипные действия может в ряде случаев соответствовать такому распределению хищников, и, кроме того, она может способствовать усилению НПР-активности в условиях внезапного появления большого количества хищников.

Второй аспект энантированного взаимодействия косвенно отражается в характере пространственного распределения семей ос, поскольку специфика их местообитания соотносится с интенсивностью воздействия энтомофагов, муравьев в том числе.

Так, в тропических регионах высокая плотность гнездования 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 a]. Неподалеку от пос. Кора в Тринидаде 20.12. 2004 г. нами обнаружено поселение *Polybia rejecta* из 11 семей на трех рядом стоящих деревьях, заселенных муравьями *Azteca* sp. В других местах встречались только одиночные (всего 5), редко расположенные гнезда этого вида ос. Выбор *P. rejecta* для гнездования деревьев с *Azteca* или с *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith отмечался и ранее [Vesey-Fitzgerald, 1938; Richards, Richards, 1951; Herre et al., 1986 и др.], однако взаимоотношения муравьев и ос описаны не были. В то же время известно, что осы *Metapolybia azteca* в таких же условиях тщательно выгрызают или вылизывают запаховые метки, оставляемые муравьями-разведчиками *Azteca* [West-Eberhard, 1989 a].

Под защитой *Allomerus octoarticulatus* Mayr и *Pheidole* sp. гнездится и *Mischocyttarus insolitis*, имеющий гнезда удивительной формы (ячейки не собраны в сот, и каждая имеет свой стебелек). У вышеупомянутых муравьев обнаружены также мутуалистические отношения с деревьями *Tococa guianensis* Aublet и *Maieta poeppigii* Mart. ex Triana. Пищевой рацион этих муравьев ограничен выделениями кокцид и специфических железок на листьях деревьев. Муравьи бросаются на любое насекомое, которое появляется на листьях, но равнодушны к осам. Во время рейда *Eciton burchelli* и *E. rapax* Smith не обследуют деревья, заселенные *A. octoarticulata* и *Pheidole* [Herre et al., 1986].

В целом муравьи указываются в числе главных факторов формирования пространственно-этологической и демографической структуры популяций как номосоциальных, так и ресоциальных видов ос [Forsyth, 1981; Jeanne, 1979, 1981b; Strassmann, 1981c].

Вместе с тем способ закладки семьи (одиночный и роевой) оказывается сопряженным у ос с определенными особенностями защиты от муравьев, затрагивающими строение и активность экзокринных желез, поведение и даже структуру гнезда [London, Jeanne, 2000]. У ресоциальных видов с их небольшими семьями, одиночной закладкой, открытым сотом и годичным

жизненным циклом особую роль играет химическая защита, связанная с функцией железа Ван дер Вехта и нанесением ее репеллентного секрета в первую очередь на стебелек гнезда. Большие размеры общины, роявая закладка и наличие гнездовой оболочки позволяют многолетним семьям номосоциальных видов полагаться на сигнальное поведение и физическую защиту от муравьев [O'Donnell et al., 1997]. Железа Ван дер Вехта у большинства таких видов либо отсутствует, либо ее секрет не имеет репеллентных свойств [Smith et al., 2001].

Относительно небольшую роль муравьев как фактора смертности ресоциальных насекомых в умеренных широтах можно связать с тем, что ежедневно самки-основательницы наносят на стебелек и гнездо противомуравьиный репеллент [Post, Jeanne, 1981; Kojima, 1993; наши данные]. В зависимости от складывающейся экологической ситуации, в том числе от видового состава муравьев, частота НПП может повышаться в десятки раз.

Однако, в палеотропиках роль муравьев как фактора смертности ополитин представляется нам во многом недоучтенной. Среди беспозвоночных хищников указываются, прежде всего, шершни [Gadagkar, 1991; Yamane, 1996]. Поскольку результаты их деятельности видны непосредственно (выедается расплод и повреждается гнездо), то для регистрации случаев нападения не требуется проведения ежедневных (утренних и вечерних) учетов. Для сравнения: чтобы проанализировать взаимоотношения неотропического *Polybia occidentalis* с муравьями *Camponotus* и *Crematogaster*, было проведено более 5400 ежедневных учетов [Bouwma et al., 2007].

Вместе с тем, взаимоотношения ос с муравьями являются весьма удобным модельным объектом для изучения самоорганизации в поведении животных. Так, изучение спонтанной изменчивости поведения показывает, что она может позволить животным приспосабливаться к быстрым и непредсказуемым изменениям внешней среды [Непомнящих, Подгорный, 1994].

С другой стороны, моделирование поискового поведения хищников показывает их способность реагировать на неоднородность распределения жертв, изменяя скорость своего движения в направлении градиента их плотности [Hassell, May, 1973; Тютюнов и др., 2002]. Такое поведение хищников вызывает локальное вымирание жертв, в то время как в пятнах с низкой плотностью отмечается стабильное сосуществование популяций хищников и жертвы. При высокой поисковой активности хищников отмечается пространственная неоднородность распределения трофических сообществ, и их пространственная динамика в целом представляется как непрерывное перемещение пятен плотности взаимодействующих популяций [Тютюнов и др., 2002]. Приведенные в этой главе некоторые данные по пространственному распределению семей ос соответствуют этой модели.

Сложность и нелинейность прямых и обратных связей при взаимодействии можно интерпретировать как признак того, что хищник и жертва находятся в отношении кодетерминации и коэволюции. Взаимодействие ос и муравьев предстает как динамическая (инкарнированная, ситуационная и энактивированная) структура-процесс [Князева, Курдюмов, 1994], лишь отдельные аспекты которого проанализированы на немногих видах организмов.

Выводы из главы 3

Рассмотренные разнообразные формы защиты от энтомофагов отражают степень приспособленности ос-полистин и могут быть рассмотрены как экологические критерии прогресса. Помимо жала с ядовитой железой – универсального приспособления перепончатокрылых для защиты от позвоночных энтомофагов – у номосоциальных ос для защиты от муравьев и паразитоидов появляются гнезда с оболочкой, а также широкое использование ольфакторных и звуковых сигналов. У ресоциальных видов возникают специальные железы, продуцирующие противомуравьиный репеллент. У представителей некоторых родов и видов отмечаются частные

приспособления в строении гнезд, жала, а также в характере сигнализации.

Впервые проведенные специальные полевые учеты и наблюдения показали, что выбор паразитоидом места для откладки яйца (территории, семьи и зоны в гнезде) осуществляется под влиянием многих факторов, главными из которых являются характеристики хозяина (плотность семей, их размеры и зараженность клещом на участке обитания) и особенности биологии паразитоида и его зимовки.

Впервые показано, что поведенческая реакция у анализируемых видов паразитоидов на плотность гнезд ресоциальной осы-хозяина проявляется в различных ее диапазонах.

Впервые показано, что с подъемом относительной численности самок паразитоидов первой генерации возрастает их поведенческая реакция: они заражают больше расплода в крупных семьях и/или в местах их повышенной скученности, а при низкой численности личинок, т.е. до выхода рабочих, действуют как регулирующий фактор. Раннее (до выхода рабочих) заражение особенно сильно сказывается на продуктивности семьи и приводит к формированию маленьких гнезд (12–65 ячеек), несмотря на продолжительную жизнь в них самки-основательницы. Это объясняется тем, что паразитоиды поражают личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих.

При анализе неслучайного смешанного заражения впервые показано, что оно связано с историей семей, в которой принимают участие паразитоиды первой генерации.

Впервые показано большое разнообразие состояний системы взаимодействующих популяций паразитоидов и осы-полиста. Эти состояния могут рассматриваться как варианты, специфичные для разных погодноклиматических и биоценологических условий обитания, а также они могут быть разными фазами динамики численности взаимодействующих популяций. Флуктуации в синхронизации взаимодействующих популяций паразитоида и хозяина могут быть важными составляющими их стабильного сосуществования.

Впервые в рамках теории автопоэзиса рассматривается инкарнированный, ситуационный и инактивированный аспекты взаимоотношений осполистин с паразитоидами и муравьями. Инкарнированность взаимодействия включает специфику гнездостроительного и защитного поведения у осполистин. Показана адаптивная роль обработки стебелька и гнезда противомуравьиным репеллентом и наличие широтного градиента этого поведения у ресоциальных видов. Ситуационность взаимодействия рассматривается в экологическом контексте. Энактивированность взаимодействия включает как автономную активность его участников, спонтанно возникающую в результате самоорганизации, так и особенности пространственной организации популяции жертвы, формирующиеся под воздействием энтомофага. Обсуждается возможность применения некоторых моделей «хищник–жертва» и «паразитоид–хозяин».

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

Использование фенетических маркеров систем полиморфизма способствует изучению структуры и организации популяций у многих групп животных [Сергиевский и др., 1997; Васильев, 2005]. Программа таких исследований включает несколько этапов: 1) выделение фенов, пригодных для анализа; 2) комплексный анализ функционального значения полиморфизма и механизмов его поддержания; 3) пространственно-временной анализ функционирования популяционных объединений разного ранга [Сергиевский и др., 1997].

Принципы описания абerratивной изменчивости (выделения фенов окраски и рисунка), как для одиночных насекомых, так и для социальных, сходны [Филиппов, 1961; Присный, 1993; Кохманюк, 1982; Еремина, 1983; Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1988; Абылкасымова, Бакирова, 1988; Корсун, 1994; Климец, 1997; Гилев, 2002; Батлуцкая, 2003; Медведев, 2003 и др.]. Однако необходимо учитывать, что единицей популяции социальных насекомых является не особь, а семья, которой свойственно сезонное развитие и изменение демографии [Длусский, 1984]. По-видимому, этим объясняются заключения о проблематичности использования признаков рисунков стернитов и тергитов метасомы *Vespula germanica* для выделения фенов, которые могли бы маркировать популяции общественных ос [Батлуцкая, Скибина, 2002]. Вместе с тем решение этой задачи может способствовать пониманию специфики микроэволюционных процессов и описанию структуры и организации популяций и вида у общественных ос [Еремина, 1983; Яблоков, 1976].

Контрастная жёлто-чёрная либо красновато-коричневая окраска освеспид давно вызывает интерес учёных в связи с её защитным значением для самих ос или для других насекомых [Котт, 1950; Яблоков, Юсуфов,

1989]. Известно, что характер меланиновых рисунков у одних видов социальных ос остается относительно стабильным и имеет диагностическую функцию [Тобиас, 1981; Eck, 1984; Clapperton et al., 1989; Das, Gupta, 1989; Pekkarinen, Gustafsson, 1999], а у других, включая ос полистов, оказывается изменчивым в широких пределах и не имеет таксономического значения [Enteman, 1904; Eck, 1981, 1983, 1999; Еремина, 1983; Tibbetts, 2002; Русина и др., 2004а, 2005а, б; Tibbetts, Dale, 2004].

Внутривидовая изменчивость дискретных признаков окраски (фенов) у ос-полистов до наших исследований не изучалась. Под феном понимают «устойчивое состояние порогового признака», т.е. «в ходе развития на варьирование признаков накладывается эпигенетическое пороговое ограничение. При достижении критической (пороговой) величины такой количественный признак может проявиться в фенотипе и варьирует как обычный количественный признак. Если в процессе его эмбриональной закладки пороговый уровень не достигается, признак вообще не проявляется в фенотипе» [Васильев, 1988, с. 161]. Этот термин, по-видимому, соответствует в литературе на английском языке представлениям о пороговых признаках (threshold characters) и явлениям эпигенетического полиморфизма [Berry, 1963], альтернативной изменчивости (alternative phenotypes) [West-Eberhard, 1986b, 2003], а на русском – аберративной изменчивости Филиппова (1961) и дискретным адаптивным нормам (ДАН) [Медников, 1987; Хлебович, 1999, 2006]. Эти явления обеспечиваются эпигенетическими механизмами морфогенеза. «Генотип развивающегося организма представляет собой эпигенетическую систему» [Конюхов, 1986, с. 264]. В рамках представлений эпигенетики [Waddington, 1961; Уоддингтон, 1964, 1970; Alberch, 1980; Шишкин, 1984а,б, 1986, 1988; West-Eberhard, 1987с; Гродницкий, 2001а,б; Расницын, 2002; Васильев, 2005; Pigliucci et al., 2006; Bertossa, 2011; Weiner, Toth, 2012 и др.] функционирование эпигенотипа предопределено, несмотря на влияние как внешней, так и внутренней среды. При этом «канализованный» процесс развития – основная

траектория развития (креод) – ведет к формированию нормального для популяции фенотипа, а набор «субкреодов» (по Шишкину «абберрантные эпигенетические траектории») – к отличным от нормы устойчивым состояниям фенотипа. Эти траектории развития формируют эпигенетический ландшафт [Васильев, 2005]. Представление о том, что множественность возможных путей развития организма при одном и том же генотипе может лежать в основе эволюционных преобразований, развиваемое в рамках «эпигенетической теории эволюции» («Evo–Devo») [Шмальгаузен, 1938, 1969, 1983; Waddington, 1961; Шишкин, 1984а, 1988], подтверждается разнообразными экспериментами [Шапошников, 1961, 1965, 1966, 1978; Evans, Wheeler, 2001; Suzuki, Nijhout, 2006]. Например, у муравьев абберрантные фенотипы играют существенную роль в эволюции систем скелетно-мышечного аппарата и социальной регуляции онтогенеза [Федосеева, 2007], в частности, при возникновении касты сверхсолдат у некоторых видов *Pheidole* [Rajakumar et al., 2012].

Одной из основных особенностей ос-полистов умеренных широт как популяционных объектов является наличие в их жизненном цикле периода спаривания самцов и будущих основательниц (конец лета – начало осени), зимовки оплодотворенных основательниц и периода основания семей (последний длится весной немногим более месяца). Интересным представляется исследование такого цикла методами популяционной морфологии [Яблоков, 1976; Яблоков, Ларина, 1985; Сергиевский, 1985, 1987 и др.], а именно: поиск таких признаков меланиновых рисунков (фенов), которые могут маркировать функционально различающихся особей в популяции, будучи обусловленными спецификой их преимагинального развития, а также выявление механизмов поддержания и динамики полиморфизма.

4.1 Меланиновые рисунки у ос-полистов

В исследованиях Филиппова [1961] при анализе изменчивости (названной им абберративной) рисунка надкрылий жесткокрылых был

отмечен ее дискретный характер. Однако выраженность элементов рисунка (пятен, перевязей), несмотря на дискретность, имела количественную природу. В рисунке были выделены устойчивые и неустойчивые элементы, проанализировано расположение каждого элемента рисунка по отношению к другим и показаны специфические закономерности развитие рисунка у каждого вида. В нашей работе с полистами мы учитывали эти представления [Русина и др., 2005а, 2006б, 2007б]. Выделение вариантов рисунка было основано на характере и степени развития пигментированных элементов (точек, линий и пятен) и их слиянии.

4.1.1 Особенности меланинового рисунка у самок

ос-полистов

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 [Русина и др., 2004б, 2005а, 2006б, 2007в].

Общая схема развития рисунка на клипеусе показана на рис. 4.1.

Самый светлый вариант рисунка клипеуса у самок – полностью желтый (С1). Усиление меланизации вызывает появление в рисунке вначале одного или нескольких маленьких пятен в центре (С2), которые затем сливаются в одно большое (С3). В дальнейшем возникают небольшие боковые пятна (С4), а затем – широкая поперечная полоса, доходящая до боковых краев клипеуса (С5), и, наконец, вся передняя половина клипеуса становится черной (С6).



Рисунок 4.1 — Варианты рисунка клипеуса самок.

Наиболее разнообразны варианты рисунка клипеуса у самок *P. dominula*, однако вариант С6 у этого вида не отмечен (Рисунок 4.2, табл. Г.1 Приложения Г). На клипеусе *P. gallicus*, в отличие от *P. dominula*, структура рисунка выглядит упрощенной (Рисунок 4.3). Самый светлый вариант – также полностью желтый клипеус (С1). Последующие варианты рисунка (С2 и С3) выделены в связи с появлением центрального пятна пигмента, его последующим увеличением и расположением относительно краев клипеуса (Рисунок 4.3). Некоторые варианты (С4) в выборках *P. gallicus* не отмечены (табл. Г.1 Приложения Г). В целом для *P. gallicus* характерна стабилизация рисунка клипеуса в виде одного большого центрального пятна, которое у *P. dominula* встречается реже (табл. Г.1 Приложения Г).

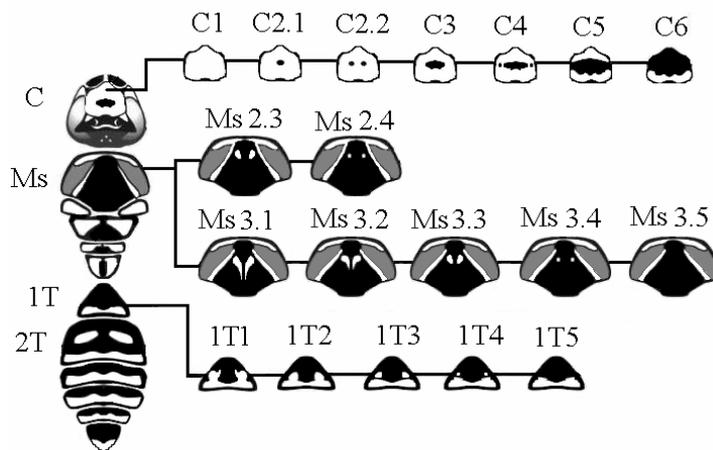


Рисунок 4.2 — Варианты рисунка самки *Polistes dominula* (Christ). С – клипеус, Ms – мезоскутум, 1Т – 1-й тергит метасомы.

У *P. nimpha* также отмечается стабилизация центрального пятна (Рисунок 4.4), но она выражена в меньшей степени, чем у *P. gallicus*. Самый светлый вариант – С2 (одно маленькое центральное пятно или 2 пятнышка). Варианты С3–С5 соответствуют рис. 4.2. В целом по рисунку клипеуса самки *P. nimpha* ближе к *P. dominula*, чем к *P. gallicus*, поскольку у *P. nimpha* остаются обособленными маленькие боковые пятна.

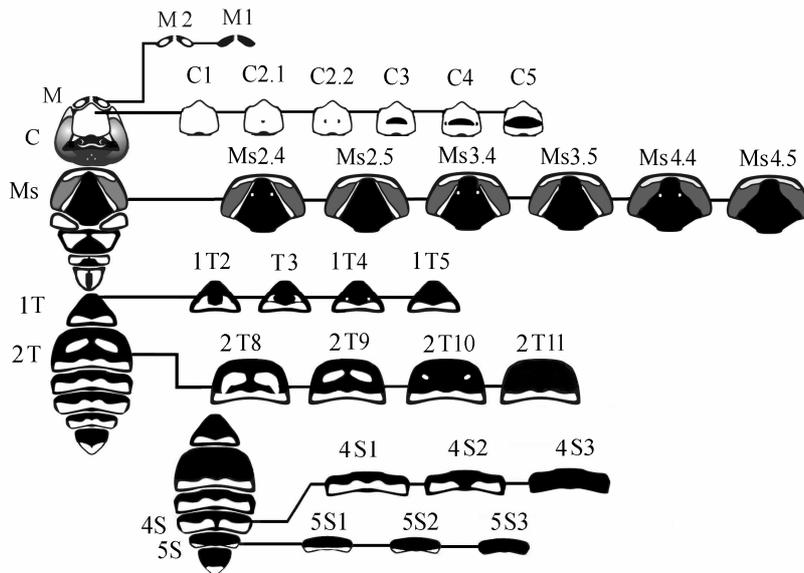


Рисунок 4.3 — Варианты рисунка самки *Polistes gallicus* (L.). М – жвалы; С, Ms, 1Т – как на рис. 3.1. 2Т – 2-й тергит метасомы; 4S–5S – 4–5-й стерниты метасомы.

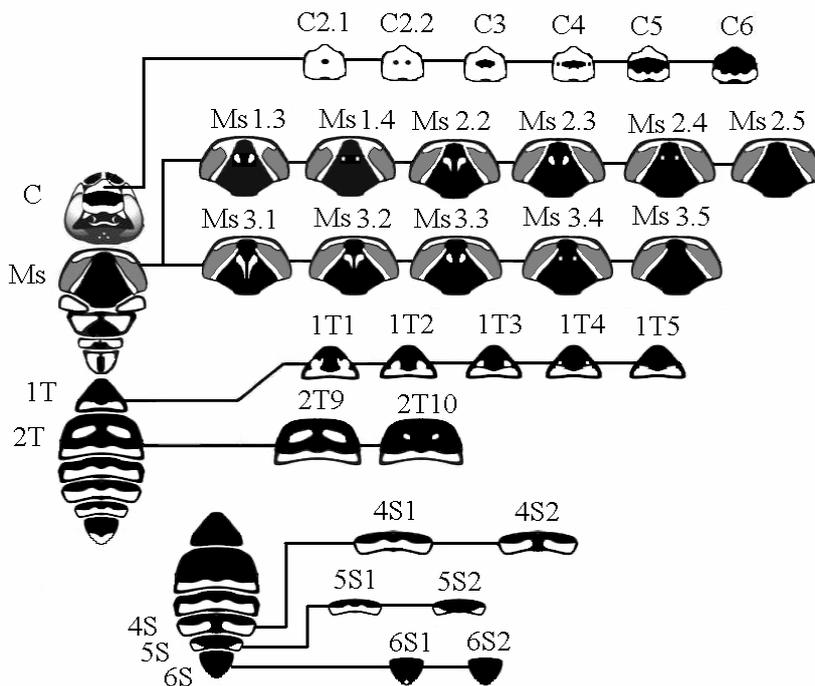


Рисунок 4.4 — Варианты рисунка самки *Polistes nimpha* (Christ). С, Ms, 1Т–2Т, 4S–6S – 4–6-й стерниты метасомы как на рис. 4.2 и 4.3.

На жвалах *P. gallicus*, в отличие *P. dominula* и *P. nimpha*, варианты рисунка выделяются в связи с их частичной (M1) или полной пигментацией (M2). Жвалы самок *P. nimpha* черные (M2), у *P. dominula* – в основном

черные (M2), но иногда у рабочих первой когорты жвалы частично меланизированы (M1).

На груди и брюшке варианты рисунка выделены в связи с усилением депигментации просветов [по Филиппову, 1961], т.е. наименее стойко пигментированных участков. На груди имеется две области просветов: (1) участки вдоль промезонотального шва; (2) парные участки в центре мезоскутума (Рисунок 4.5). Рисунок мезоскутума комбинативного типа. Первой цифрой описывается вариант рисунка первой области просветов, второй цифрой, отделенной точкой от первой, – рисунок второй области просветов (например, Ms2.1 или Ms3.4). Для просветов вдоль шва выделяются 4 варианта: просветы достигают переднего края мезоскутума, передняя часть пронотума остается немеланизированной (Ms1); просветы достигают края мезоскутума (Ms2); просветы не достигают края мезоскутума (Ms3); нет просветов (Ms4). Для просветов в центре мезоскутума выделены 5 вариантов в порядке возрастания степени меланизации: просветы в виде больших удлиненных запятых (Ms1–4.1); небольших запятых (Ms1–4.2); треугольничков (Ms1–4.3); точек (Ms1–4.4); нет просветов (Ms1–4.5) (Рисунок 4.5).

У самок *P. dominula* просветы вдоль промезонотального шва достигают или не достигают переднего края мезоскутума (Рисунок 4.2). Для этого вида характерно наличие всех вариантов просветов в центре мезоскутума. На груди самок *P. nimpha* выделено 11 вариантов рисунка (Рисунок 4.4). Для просветов вдоль шва отмечены 3 группы. Группы Ms1–2 включают все варианты, кроме самого светлого Ms1–2.1. Остальные группы представлены только самыми меланизированными вариантами Ms3.5 и Ms4.5.

Среди трех групп просветов вдоль шва на груди самок *P. gallicus* обнаружены Ms2.4–5, Ms3.4–5 и Ms4.4–5 (Рисунок 4.3).

На 1-м тергите метасомы выделено 5 вариантов рисунка в порядке возрастания степени меланизации его дорсальной части (Рисунок 4.2–4.4). При этом меланизация не затрагивает дистальный край тергита, вдоль

которого всегда имеется желтая полоса. Самый светлый вариант (1T1) – просветы сложной формы в виде запятых сливаются с дистальной желтой полосой; (1T2) – просветы в виде треугольничков сливаются с дистальной желтой полосой; (1T3) – треугольнички отделены пигментированной полоской от дистальной желтой полосы; (1T4) – просветы уменьшаются до точек; (1T5) – нет просветов. На 1-м тергите метасомы изменчивость рисунка сходна у 3 видов, однако у самок *P. gallicus*, в отличие от двух других видов, отсутствует самый светлый вариант 1T1.

Второй тергит метасомы характеризуется наибольшей изменчивостью рисунка (Рисунок 4.6). По мере усиления меланизации парные просветы сложной формы (2T2) уменьшаются. Это преобразование может идти в трех направлениях.

Первое направление состоит в обособлении области желтой полосы вдоль дистального края тергита и выделении двух пар пятен: больших удлиненных в центре и малых пятен впереди (2T3). Дальнейшая меланизация, приводящая к появлению третьей пары пятен по краю (2T4) либо к исчезновению малых пятен спереди (2T5), направлена к варианту 2T6.

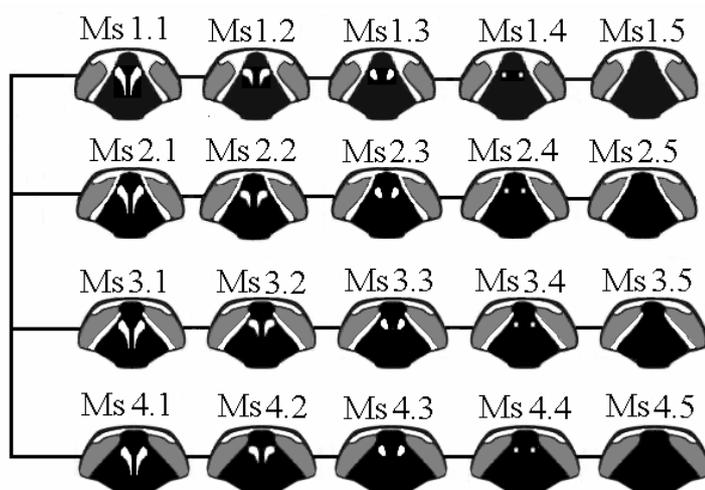


Рисунок 4.5 — Варианты и основные пути преобразования рисунка мезоскутума [по: Русина и др., 2006а; Русина, 2009].

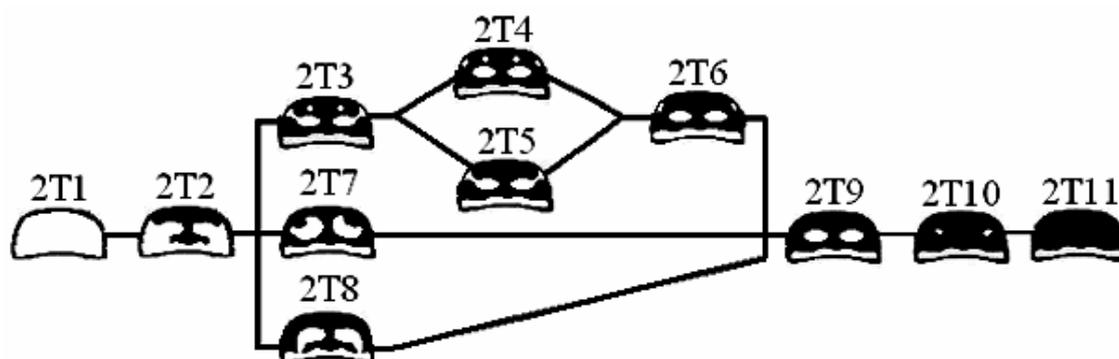


Рисунок 4.6 — Варианты и основные пути преобразования рисунка 2-го тергита метасомы [по: Русина и др., 2006 а, б; Русина, 2009].

Второе направление развития рисунка связано с обособлением желтых парных пятен (2Т7).

И, наконец, третье: пигментация затрагивает боковые участки дорзальной поверхности. При этом остается рисунок с парными просветами серповидной формы, слившимися с нижней желтой полосой дистального края тергита (2Т8).

Развитие всех трех направлений приводит к обособлению центральных просветов (2Т9), уменьшающихся до точек (2Т10) либо исчезающих вовсе (2Т11). Всего для этого тергита выделено 11 вариантов рисунка (Рисунок 4.6).

Для самок *P. gallicus* характерно третье направление развития рисунка 2-го тергита метасомы – выделено 4 варианта (2Т8–11) (Рисунок 4.3). У самок *P. nimpha* выделено два варианта (2Т9–10) (Рисунок 4.4), а самки *P. dominula* по этому признаку мономорфны (2Т9) (Рисунок 4.2).

На 4–5-м стернитах *P. nimpha* и *P. gallicus* отмечена изменчивость желтой поперечной перевязи (Рисунок 4.3 и 4.4). Она может быть сплошной (4S1, 5S1) или разделенной языком пигмента на две части (4S2, 5S2). Третий вариант – полностью пигментированный стернит (4S3, 5S3) – характерен для самок *P. gallicus*.

Кроме того, на 6-м стерните метасомы самок *P. nimpha* выделено два варианта рисунка в связи с частичной (6S1) или полной (6S2) пигментацией кончика метасомы (Рисунок 4.4).

4.1.2 Особенности вариантов меланинового рисунка самцов

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 (здесь и ниже рассматривается рисунок лишь вентральной части мезоплевр), 1–2-м тергитах, а также 2-м и 4-м стернитах метасомы и тазиках всех ног (Рисунок 4.7–4.9, табл. Г.1 Приложения Г).

Рисунок груди самцов *P. dominula* более разнообразен, чем у самок. Кроме группы вариантов Ms3 (просветы швов не доходят до краев мезоскутума), встречаются все варианты группы Ms1 и Ms2 (просветы швов доходят до краев мезоскутума) и Ms4 (нет просветов) (Рисунок 4.8, табл. Г.1 Приложения Г).

На груди самцов *P. nimpha* изменчивость рисунков аналогична таковой у самок. У самцов этого вида на мезоскутуме выделены все варианты группы Ms4, а также варианты Ms1.1, Ms1.2, Ms1.5 и Ms2.1, не отмеченные у самок (Рисунок 4.9, табл. Г.1 Приложения Г). Рисунки мезоскутума самцов и самок *P. gallicus* одинаковы (Рисунок 4.10, табл. Г.1 Приложения Г).

Рисунок мезоплевр самцов изучаемых видов очень изменчив: выделены 9 вариантов (Рисунок 4.10), составляющих практически полный спектр от самого светлого непигментированного до полностью черного варианта.

Основное направление развития рисунка мезоплевр состоит в пигментации самого светлого варианта (Mr1) сзади (Mr2), с боков (Mr3) и от центра (Mr4), спереди и с боков (Mr5), либо сзади и с боков (Mr6). Форма и размеры непигментированных просветов при этом могут быть очень изменчивыми. Просветы сохраняются вдоль центрального шва в виде парных полос больших (Mr7) или меньших размеров (Mr8), либо полностью исчезают (Mr9).

Наиболее разнообразен рисунок мезоплевр самцов *P. dominula*; не найдены лишь некоторые варианты (Mr2 и Mr4) (Рисунок 4.7). У самцов *P. nimpha* встречались варианты Mr1 и Mr2 (Рисунок 4.8). В ряду вариантов

мезоплевры самцов *P. gallicus* были отмечены светлые Мр1, Мр4 и более темные Мр6–Мр8 (Рисунок 4.9).

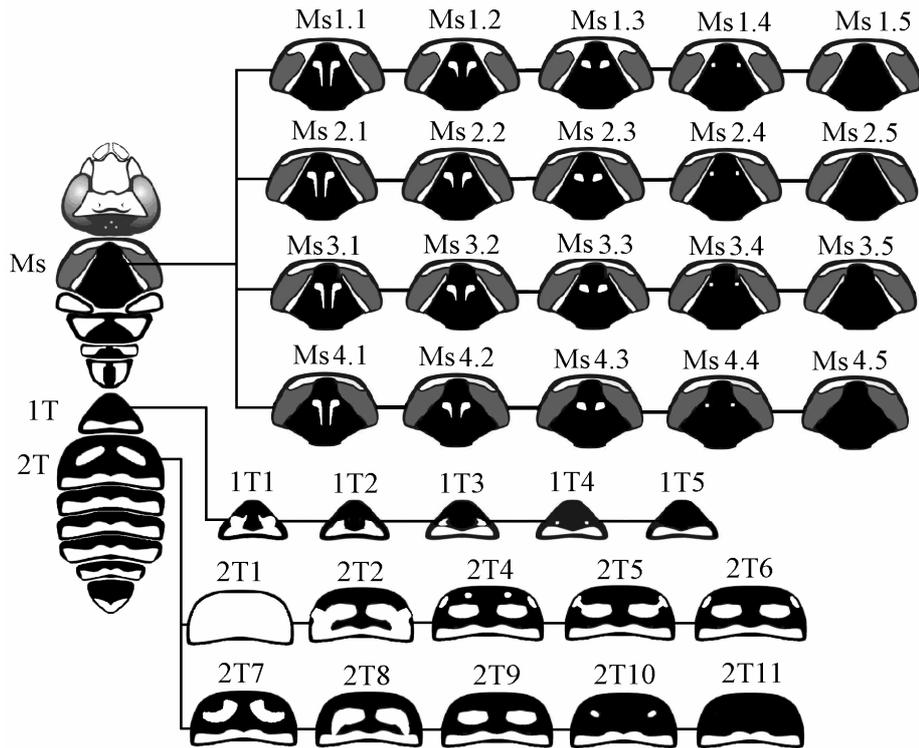
На тергитах метасомы развитие рисунка у самцов идет по тому же плану, что и у самок (Рисунок 4.7–4.9). 2-й тергит метасомы самцов *P. nimpha* отличается наибольшей изменчивостью рисунка; обнаружены все варианты схемы (Рисунок 4.8). Самцы *P. dominula* (Рисунок 4.7) сходны с таковыми *P. nimpha*, однако вариант 2Т4 у них отсутствует.

У самцов *P. gallicus* развитие рисунка идет по пути 2Т2–2Т7–11 (Рисунок 4.9), т.е. самцы более разнообразны, чем самки.

На 2-м стерните (Рисунок 4.7) метасомы самцов *P. dominula* 6 вариантов рисунков выделены в связи с усилением пигментации, приводящим к уменьшению размеров центрального просвета (2S3), обособлению двух центральных пятен (2S4), их последовательному уменьшению (2S5 и 2S6) и полному исчезновению (2S7). В выборке самцов *P. gallicus* обнаружен только самый темный вариант (2S7) (Рисунок 4.9), а у самцов *P. nimpha* отмечен самый светлый вариант (2S1) и вариант с парными пигментированными пятнами (2S2) (Рисунок 4.8).

Основные пути преобразования вариантов рисунка тазиков всех пар ног представлены на рис. 4.11. Изменчивость здесь связана с усилением пигментации и уменьшением просветов. Сложность анализа данного признака заключается в том, что меланизация может начаться практически с любого места, с краев или из середины, а также с нескольких мест одновременно.

А.



Б.

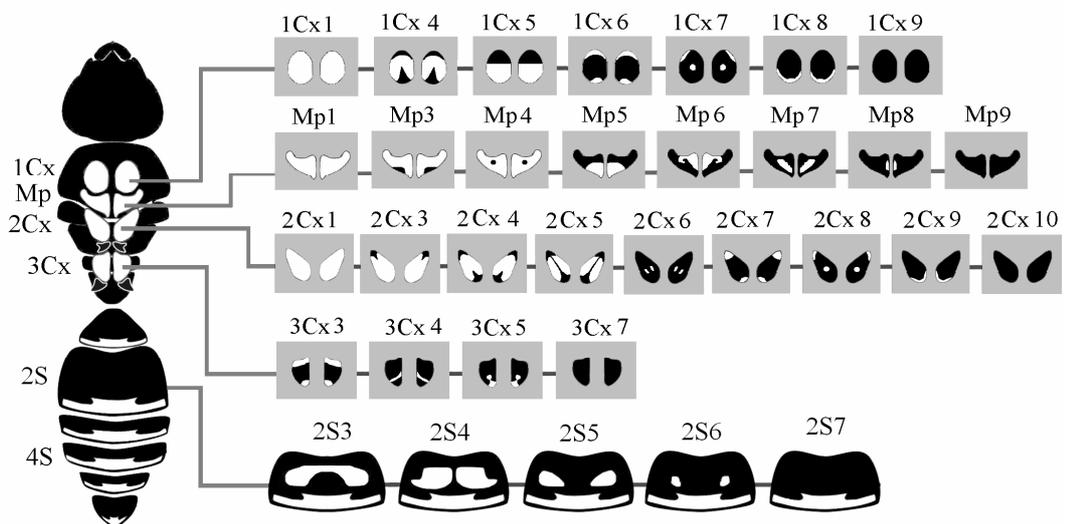
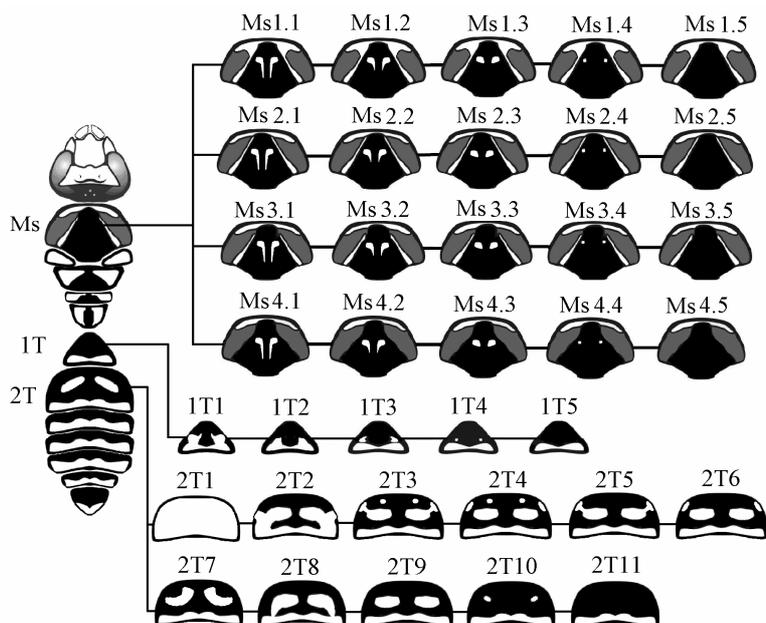


Рисунок 4.7 — Варианты рисунка самца *Polistes dominula* (Christ). А – вид сверху, Б – вид снизу. Ms, 1–2Т, 2S – как на рис. 2–3. 1–3Сх – тазики 1–3-й пары ног, Мр – мезоплевры [по: Русина и др., 2006б; Русина, 2009].

А.



Б.

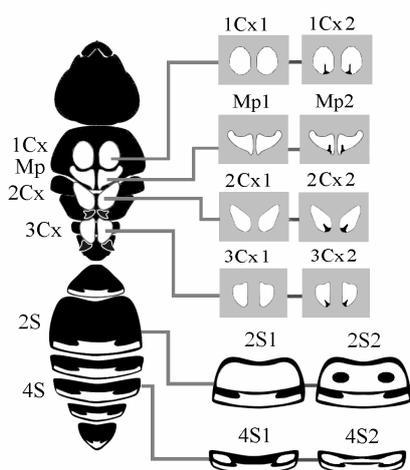
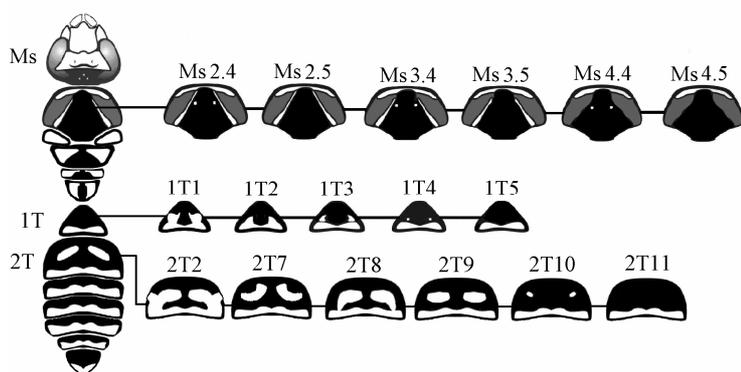


Рисунок 4.8 — Варианты рисунка самца *Polistes nimpha* (Christ). А – вид сверху, Б – вид снизу. Ms, 1–2Т, 2–4S, 1–3Сх, Мр – как на Рисунке 4.7.

На тазиках ног самцов *P. dominula* (Рисунок 4.7) отмечается очень высокая изменчивость рисунка. Так, среди выделенных 9 вариантов тазиков 1-й пары ног отмечены 6, среди 10 вариантов тазиков 2-й пары ног – 9, а на третьей паре найдено 4 из 7 вариантов. У самцов *P. gallicus* (Рисунок 4.9) – 4, 2 и 3 варианта соответственно. Изменчивость рисунка тазиков ног у самцов *P. nimpha* (Рисунок 4.8) заметно меньше, чем у двух других видов, – здесь отмечены сходные светлые варианты (Сх1 и Сх2) для всех тазиков.

А.



Б.

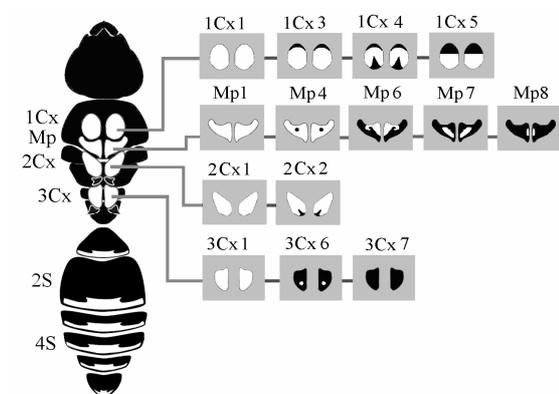


Рисунок 4.9 — Варианты рисунка самца *Polistes gallicus* (L.). А – вид сверху, Б – вид снизу. Ms, 1–2Т, 1–3Сх, Мр – как на Рисунке 4.7.

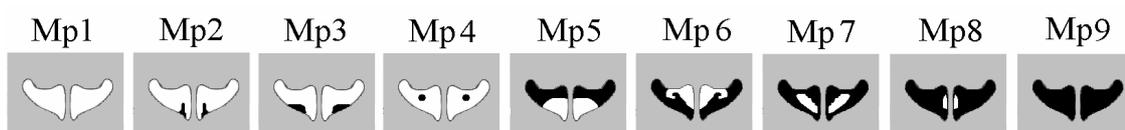


Рисунок 4.10 — Варианты и основные пути преобразования мезоплевр (Мр) самцов.

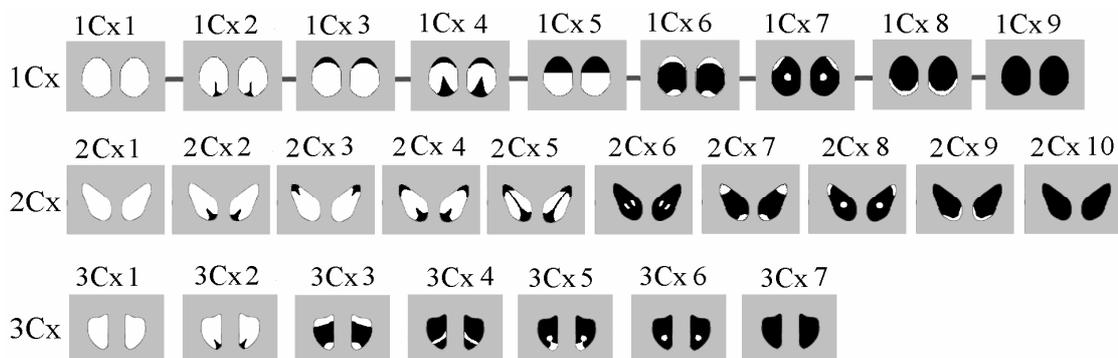


Рисунок 4.11 — Варианты рисунка тазиков ног самцов.

Подводя итог, можно утверждать, что изменчивость рисунка у трех видов полистов в целом оказывается сходной и может быть рассмотрена как процесс усиления меланизации определенной части тела насекомого, но в несколько различных направлениях. При этом *P. nimpha* оказывается более вариабельным, чем два других вида: изменчивость рисунка у него обнаружена на большем числе частей тела. Однако не следует забывать, что процесс формирования структуры рисунка на рассмотренных выше частях тела ос остается на данный момент неисследованным. Поэтому приходится ограничиваться приведенной схемой, видоизменяя и совершенствуя ее по мере накопления данных по онтогенезу рисунка.

4.2 Динамика фенотипической структуры популяции

4.2.1 Сезонная динамика фенотипической изменчивости самок *Polistes dominula*

Анализ проведен по данным 2003 г., собранным на территории Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ [Русина и др., 2004а]. Массовая закладка гнезд самками-основательницами *P. dominula* проходила с 3 по 8 мая. Первая рабочая появилась 4 июня. Средняя фенологическая дата выхода рабочих – 9 июня \pm 4 дня, дата выхода самцов и будущих основательниц – 10 июля \pm 8 и 20 июля \pm 10.5 дней соответственно, конец цикла – 11 августа \pm 6 дней. Максимальное число рабочих в среднем 33.5 ± 16.8 особей, отмечено на гнездах 26 июля \pm 7 дней.

Каждая семья полистов на разных этапах сезонного развития имела уникальный количественный и качественный (кастовый и возрастной) состав имагинального населения. Эта специфика усиливалась к августу в связи с разной плодовитостью самок-основательниц и характером внутрисемейных отношений, а также из-за гибели рабочих разных возрастных классов, отлетом из семьи будущих основательниц и самцов.

Анализ рисунка 1384 самок-основательниц, рабочих и будущих

основательниц из 23 гаплетротичных и 3 плеометротичных семей *P. dominula*, проведенном совместно с А. В. Гилевым и О. В. Скороход, выявил изменчивость рисунков клипеуса (наиболее часто встречается признак С3 – 36.9 % особей), мезоскутума (признак Ms 3.3 – 77.4 % особей) и 2-ого тергита метасомы (признак 1Т3 – 95.8 % особей). Обнаружено, что рисунки сочетаются друг с другом неслучайным образом: варианты рисунков мезоскутума и 2-ого тергита метасомы взаимосвязаны в большей степени между собой (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0.39$, $p < 0.001$) по сравнению с сочетаниями рисунков на клипеусе и мезоскутуме ($r_s = 0.14$, $p < 0.05$) или на клипеусе и 1-ом тергите метасомы ($r_s = 0.11$, $p < 0.05$) [Русина и др., 2004а]. В целом встречаются разнообразные сочетания, то есть эта взаимосвязь незначительна. Однако по частоте встречаемости определенная связь все же прослеживается. Так, светлые варианты рисунков чаще сочетаются со светлыми, а темные – с темными ($54.26 < \chi^2 < 165.66$, $p < 0.001$).

Большинство вариантов рисунков и их сочетаний представлено в том или ином количестве в каждой семье. Редкие рисунки и их сочетания характерны для некоторых семей и могут выступать их маркерами (например, в семье № 16 сочетания фенов С5–Ms 3.5–1Т5 и С5–Ms 3.4–1Т4 имеют 63 % особей). В целом в данном поселении редкими, кроме того, были варианты С1–Ms 3.4–1Т5, С1–Ms 3.5–1Т4 и С1–Ms 3.5–1Т5.

Темные варианты рисунков максимально выражены у самок-основательниц. Гаплетротичные самки-основательницы, по сравнению с плеометротичными, имеют более темные варианты клипеуса (различия достоверны по критерию χ^2 : 8.79, $p < 0.05$). Рабочие в целом всегда светлее и имеют редкие фены и их сочетания.

Тест Краскела-Уоллиса показал существенное влияние рисунка клипеуса самок-основательниц на частоту встречаемости вариантов рисунка клипеуса С1 ($H = 12.55$, $p < 0.001$) и С5 ($H = 7.05$, $p < 0.05$) у рабочих ос. У самок-основательниц со светлыми вариантами рисунка в потомстве

повышена доля рабочих с такими вариантами, и наоборот, у темноокрашенных – соответственно повышена доля темноокрашенных рабочих. Доли вариантов С2–С4 клипеуса рабочих достоверно не связаны с рисунком клипеуса самок-основательниц, а это дает возможность более широко использовать именно эти варианты для межпопуляционных сравнений.

Анализ возрастного состава рабочих и их рисунков в сезоне выявил сходство в изменении фенотипического облика. Первые рабочие, которые появились в семьях в первой декаде июня, были самыми светлыми: клипеус был не меланизирован у 72 % рабочих. Позже выходят рабочие с более темным вариантом рисунка. Самое большое разнообразие изменчивости наблюдается у особей, которые выходят в июле – первой декаде августа.

Анализ динамики фенотипической структуры семей в поселении показал, что примерно у половины из них фенооблик (встречаемость вариантов рисунка) остается стабильным на протяжении практически всего сезонного цикла (критерий χ^2 не показывает статистически значимых различий). В части семей встречаемость вариантов рисунков статистически значимо меняется на 4–5-й неделе после выхода рабочих. Реже изменение фенооблика происходит на 8–9-й неделе. При этом следует отметить, что и до, и после этого изменения фенооблик семьи остается стабильным, то есть изменение происходит скачкообразно и, скорее всего, связано с весьма существенными переменами в жизни семьи, например, с изменением в два–три раза числа рабочих, приходящихся на одну личинку IV–V возрастов.

Поэтому при исследовании различий между семьями, отдельными поселениями или популяциями ос необходимо учитывать сезонные изменения фенооблика семей и поселения в целом. Для изучения межсемейных различий мы использовали данные фенооблика семей 2–3-й недели после выхода рабочих (то есть до существенного изменения) и 8–9-й недели (после него).

Множественное сравнение по критерию χ^2 показало, что в обоих случаях

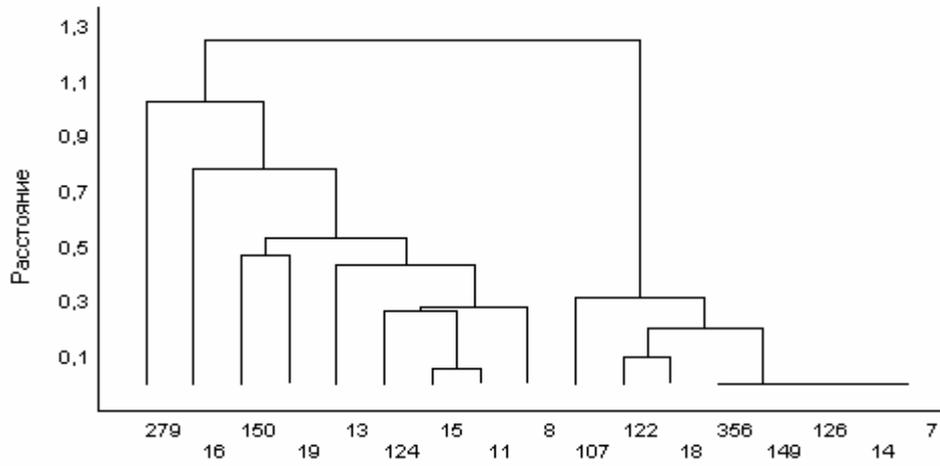
наблюдаются достоверные отличия между семьями ($\chi^2 = 146.39$, $p < 0.001$ для 2–3-й недели и $\chi^2 = 291.47$, $p < 0.001$ для 8–9-й недели). Кластерный анализ, проведенный по частотам фенотипов клипеуса, показал существенные различия фенооблика семей в эти два периода (Рисунок 4.12). Семьи в первой половине сезона по характеру рисунка объединяются в два больших кластера (Рисунок 4.12, А), что, по-видимому, связано с различным пищевым режимом. Так, по данным, собранным с 6 по 12 июня 2003 г., семьи разных кластерных групп не различались ни по размерам гнезд, ни по каким-либо иным параметрам, кроме числа рабочих, приходящихся на одну личинку IV–V возрастов: 2 [1; 3] [0; 6] против 6 [5; 8] [3; 10], тест Манна-Уитни: $p < 0.01$.

Во второй половине сезона формируется совершенно иная кластерная структура семей (Рисунок 4.12, Б). Выделяются 4–5 различных кластеров, что говорит о бóльшем разнообразии фенооблика семей во второй половине сезона. О том же свидетельствует и бóльшее значение критерия χ^2 , и отмеченный факт максимального разнообразия рисунков рабочих ос во второй половине сезона. Иными словами, как отдельные семьи, так и поселение в целом более однородны по встречаемости вариантов рисунков в начале сезона и более разнообразны в конце. Этот момент является весьма существенным в методическом плане.

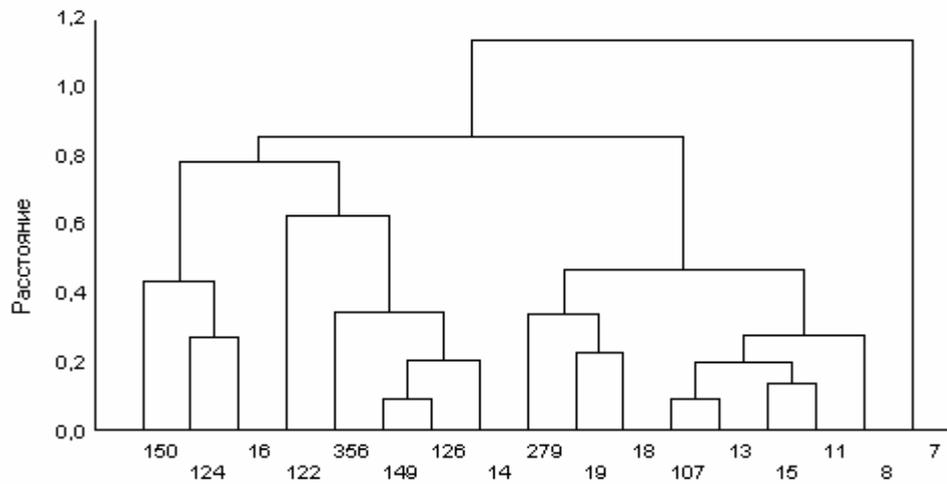
Для оценки межпопуляционных и даже межвидовых различий наиболее предпочтительной может оказаться как первая половина сезона, когда фенотипическая изменчивость минимальна и различия популяций могут выступать наиболее отчетливо, так и вторая половина, когда сравниваемые популяции фенетически наиболее разнообразны.

Как видно из рис. 4.12, Б и В, во второй половине сезона по частотам рисунка клипеуса сходны кластерные структуры как семей с недавно отродившимися рабочими, так и семей с рабочими всех возрастных групп.

А



Б



В

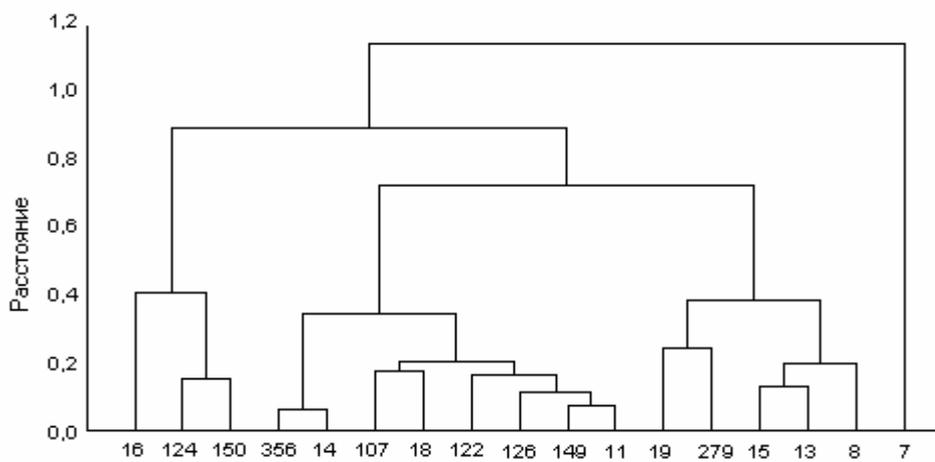


Рисунок 4.12 — Кластерный анализ межсезонных различий по признакам рисунка клипеуса у всех рабочих в первой половине сезона (А), во второй половине сезона (Б) и только у недавно отродившихся рабочих (В). По оси абсцисс – номера гнезд.

Также выделяется 4 кластера, включающие практически одни и те же семьи. То есть характер межсемейных различий, оцениваемых по недавно отродившимся рабочим и по рабочим всех возрастов во второй половине сезона, практически одинаков. Это хорошо согласуется с отмеченным выше фактом стабилизации фенооблика выходящих рабочих во второй половине сезона. Вместе с тем определенные различия в кластерных структурах могут свидетельствовать и об избирательной смертности рабочих определенных фенотипов. Заметим, что явление избирательности также отмечалось для *Vespula vulgaris* при попадании ос в ловушки [Еремина, 1983].

Таким образом, сравнительный анализ фенотипов недавно отродившихся рабочих и рабочих всех возрастов во второй половине сезона дают практически одинаковую картину, что также может быть использовано в дальнейшем для упрощения методики сбора материала.

4.2.2 Хронографическая изменчивость Polistes dominula в Черноморском биосферном заповеднике

Термин введен С. С. Шварцем [1980, с. 130]: «Под хронографической изменчивостью мы понимаем обратимое изменение особенностей популяций во времени. Наиболее обычное проявление этой изменчивости – отличия между поколениями животных разного времени рождения. Однако хронографическая изменчивость не сводится к сезонной. Об этом свидетельствуют изменения средней нормы изменчивости популяций в разные годы».

При анализе сезонной изменчивости фенотипической структуры *P. dominula*, проведенном совместно с А. В. Гилевым, Л. А. Фирман и О. В. Скороход, выделяются два критических для самок-основательниц периода: зимовка и период от основания гнезда весной до момента выхода рабочих. Однако фенооблик *P. dominula* в целом остается стабильным, а его изменения в силу избирательной выживаемости самок отдельных фенотипов происходят по определенным траекториям. Перед уходом на зимовку

будущие основательницы характеризуются таким соотношением частот морф, которое сохраняется в ряде последующих поколений (Рисунок 4.13).

Зимой фенооблик сдвигается в направлении увеличения частот темных вариантов, причем этот сдвиг тем сильнее, чем суровее зима. Это видно, например, при сравнении фенооблика весенних самок-основательниц в 2003 и 2006 гг. (после суровых зим), с одной стороны, и 2004–2005 гг. – с другой (Рисунок 4.13).

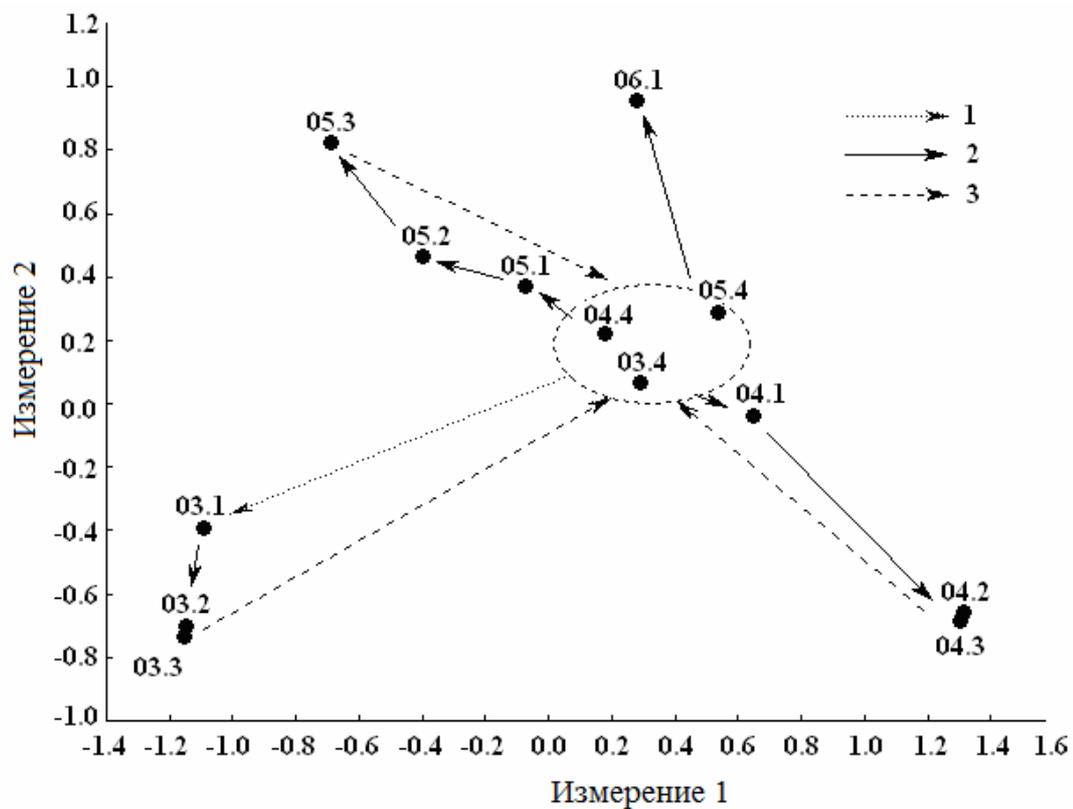


Рисунок 4.13 — Фенотипическая траектория популяции *Polistes dominula* (Christ) Черноморского биосферного заповедника в пространстве двух первых факторов в 2003–2006 гг. 03.1–06.1 – варианты рисунка самок-основательниц, загнездившихся весной; 03.2–05.2 – варианты рисунка самок-основательниц, выживших к выходу рабочих; 03.3–05.3 – варианты рисунка самок-основательниц, в семьях которых были выращены будущие основательницы; 03.4–05.4 – варианты рисунка будущих основательниц [по: Русина, 2010a; Rusina et al., 2011].

Дальнейшие изменения фенооблика поселения весной и далее летом связаны с гибелью части самок от хищников. Этот фактор имеет в значительной мере случайный характер. Тот факт, что фенооблик нового

поколения основательниц к осени возвращается к стабильному состоянию, может объясняться 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. Проверка этих гипотез требует проведения дополнительных исследований.

При анализе вклада различных признаков в наблюдаемую картину изменчивости отмечается следующее. Как видно из табл. 4.1–4.2, среди вариантов рисунка клипеуса преобладал вариант С3 (около 50 % у будущих основательниц как осенью, так и весной), остальные варианты были представлены примерно поровну, по 10–15 % каждый (табл. 3.2). Будущие основательницы (выборки 2 в табл. 4.1), собранные в конце июля – августе 2003–2005 гг., по частотам фенотипов не различались (табл. 4.2), но загнездившиеся самки-основательницы (выборки 1 в табл. 4.1) в 2004, 2005 и 2006 гг. отличались как друг от друга, так и от предыдущих выборок будущих основательниц.

В целом популяция ос по частотам вариантов рисунка клипеуса оказалась достаточно стабильной, но с выраженной сезонной динамикой.

Осенью у будущих основательниц из года в год наблюдалось одно и то же соотношение морф (назовем его первичным). Однако весной это соотношение уже было иным (назовем его вторичным). В 2004 г. (так же, как и в 2003 г., однако из-за малых размеров выборки данные этого года мы не учитывали) во вторичном соотношении была повышена доля темных морф (С4–С5), а в 2005 г. – доля светлых морф (С1–С2). Доля варианта С3 каждую весну несколько снижалась по сравнению с осенью.

Сходная картина наблюдалась и по рисунку мезоскутума (табл. 4.1–4.2). В популяции преобладал вариант Ms3.3 (более 70 %), в заметном количестве представлен Ms3.4 (около 20 %), остальные же варианты встречались редко. Будущие основательницы 2003 и 2004 гг. не отличались друг от друга, что свидетельствует о высокой стабильности фенооблика. Во вторичном

соотношении морф происходил сдвиг: в 2004 г. в сторону варианта Ms3.4 (до 40 %), а в 2005 г. – небольшой сдвиг в сторону варианта Ms3.3 (с 74 до 78 %), однако эти изменения статистически не значимы.

Таблица 4.1 – Встречаемость вариантов рисунка на разных частях тела (в %) у самок *Polistes dominula* (Christ) весной и осенью 2003–2005 гг. [по: Русина и др., 2006а]

Варианты	2003		2004		2005	
	1 (N = 33)	2 (N = 366)	1 (N = 517)	2 (N = 2223)	1 (N = 224)	2 (N = 674)
Клипеус						
C1	12.2	10.1	9.9	10.6	17.4	9.5
C2	15.2	14.5	15.1	14.8	16.5	15.1
C3	24.2	56.0	48.5	51.3	48.2	55.3
C4	24.2	6.8	13.2	11.4	10.7	6.4
C5	24.2	12.6	13.3	11.9	7.1	13.7
Мезоскутум						
Ms3.2	-	-	-	1.4	0.4	0
Ms3.3	100	75.4	58.6	74.2	78.6	68.4
Ms3.4	-	24.1	41.0	24.2	20.5	27.4
Ms3.5	-	0.5	0.4	0.2	0.5	4.2
1-й тергит метасомы						
1T1	-	-	-	1.7	3.6	1.0
1T2	-	-	9.1	13.9	26.3	48.7
1T3	97.0	94.3	84.3	82.8	63.8	45.6
1T4		5.7	6.2	1.5	6.3	4.0
1T5	3.0	-	0.4	0.1	-	0.7

Что касается рисунка 1-го тергита метасомы в 2003 г., то, как среди самок-основательниц, так и среди будущих основательниц, не встречались варианты 1T1–1T2. Интересно, что у основательниц 2004 г. они были отмечены в заметном количестве. Доля этих вариантов к концу лета увеличивалась: среди будущих основательниц 2004 г. их было 15 %, среди самок-основательниц 2005 г. – почти 30 % (табл. 4.1–4.2).

Таблица 4.2 – Различия фенооблика самок *Polistes dominula* (Christ) по критерию χ^2
 [по: Русина и др., 2006а]

Группы самок	Группы самок				
	1	2	3	4	5
Клипеус					
1	-	19.99***	9.44 <i>NS</i>	13.49**	17.41**
2		-	10.61*	7.58 <i>NS</i>	14.14**
3			-	2.68 <i>NS</i>	13.53**
4				-	13.41***
Мезоскутум					
1	-	10.48**	22.36***	11.43**	8.70 <i>NS</i>
2		-	27.49***	6.54 <i>NS</i>	2.60 <i>NS</i>
3			-	65.71***	30.77***
4				-	3.54 <i>NS</i>
1-й тергит метасомы					
1	-	13.01**	9.60*	39.13***	23.36***
2		-	37.15***	89.59***	60.23***
3			-	60.27***	60.24***
4				-	57.64***

Примечание: 1 – самки-основательницы 2003 г.; 2 – будущие основательницы 2003 г.; 3 – самки-основательницы 2004 г.; 4 – будущие основательницы 2004 г.; 5 – самки-основательницы 2005 г. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые отличия.

Таким образом, в популяции *P. dominula* наблюдаются изменения по соотношению частот фенотипов как в период зимовки, так и летом. Причем, если по клипеусу и мезоскутуму наблюдаются своего рода циклические сдвиги и будущие основательницы всегда возвращаются примерно к одному и тому же состоянию, то по рисунку 1-го тергита метасомы отмечается направленный сдвиг в сторону уменьшения меланизации. На основании полученных результатов можно предположить, что особи с разными рисунками различаются по устойчивости к воздействию абиотических факторов и по поведению.

По-видимому, после зимовки изменение соотношения частот морф является результатом отбора, причем вектор этого отбора направлен по-разному в зависимости от условий конкретного года: в пользу темных ос зимой 2005/2006 и 2003/2004 гг., а в пользу светлых – зимой 2004/2005 гг.

А изменение соотношения морф к началу гнездования может происходить и в результате миграции ос с соседних участков. Однако доля массовых вариантов рисунка снижается незначительно (менее чем на 10 %), и в целом фенооблик популяции сохраняется.

Поскольку среди ушедших на зимовку ос 2003 г. не было выявлено вариантов рисунка 1Т1–1Т2 (возможно, в поселении они и были, но очень редко встречались), вероятнее всего, изменение частоты вариантов рисунка (до 10 %) связано с миграцией самок из соседних поселений. Этой миграции могла способствовать неблагоприятная для гнездования погода весны 2004 г. По-видимому, условия зимовки благоприятствовали этим фенотипам, поэтому их доля увеличилась. В дальнейшем в данной популяции стал наблюдаться сдвиг фенооблика к наиболее светлым вариантам рисунка 1-го тергита метасомы. В целом произошли изменения сочетания признаков и перестройка системы меланизации особей в популяции: при тех же вариантах рисунка клипеуса и мезоскутума на 1-м тергите метасомы появились более светлые варианты. Следует отметить также, что на соотношение разных морф могут оказывать влияние разные направления отбора. Так, на соотношение вариантов рисунка 1-го тергита метасомы условия зимовки, возможно, практически не влияют, а на клипеус и мезоскутум не влияет миграция. Более того, разные соотношения вариантов рисунка могут маркировать разные группировки ос: клипеус и мезоскутум, например, маркирует крупную группировку ос (популяцию), а 1-й тергит метасомы – более мелкие (отдельные поселения, демы и т.д.) [Русина и др., 2006а,б].

Известно, что осы в период зимовки в зависимости от ее условий характеризуются разным физиологическим состоянием [Strambi et al., 1982]. Различия в степени меланизации могут также влиять на терморегуляцию и

прохождение диапаузы. Условия зимовки могут способствовать более быстрому выходу определенных фенотипов из оцепенения. В ряде экспериментов показано, что неодновременность выхода из оцепенения и прилета к месту материнского гнезда у *P. dominula* может значительно усилить разницу в уровне эндокринной активности самок и, следовательно, в степени развития их яичников [Röseler et al., 1984, 1986]. Возможно, что одни и те же фенотипы могут иметь неодинаковые физиологические параметры в зависимости от разных условий зимовки. У самок, зимовавших в более благоприятных условиях и первыми прилетевших на места гнездования, имеется самый высокий шанс приобрести доминантный статус в плеометротичной семье, так как именно в первые дни после выхода из диапаузы резко возрастает активность эндокринной системы [Röseler, 1985].

Ж. Жерве [Gervet, 1964] и М. Дж. Вест-Эберхард [West, 1967] предположили, что подчиненными особями в группе соосновательниц становятся самки с низкими репродуктивными способностями. Эта гипотеза была подтверждена лишь для некоторых видов [Gibo, 1974].

В целом, поскольку полиморфизм рисунка связан со столь различными характеристиками, как выживаемость во время зимовки и поведенческие реакции на конспецификов (см. главу 5), то, по-видимому, можно говорить о полифункциональности данной системы полиморфизма как фактора обеспечения популяционного гомеостаза.

4.2.3 Хронографическая изменчивость *Polistes gallicus* в Черноморском биосферном заповеднике

На Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ в первой декаде мая 2004 г на гнездах были отловлены и маркированы 88 самок-основательниц и 121 самка-основательница в мае 2005 г. [Русина и др., 2005б]. Их фенотипы представлены в табл. Г.2 Приложения Г – выборка 04–1 и выборка 05–1. В дальнейшем значительная часть этих самок погибла до выхода рабочих, не оставив потомства.

Наблюдения за развитием семей выживших 37 самок-основательниц в 2004 г. (выборка 04–2) и 51 самки-основательницы в 2005 г. (выборка 05–2) были произведены совместно с Л. А. Фирман и О. В. Скороход.

Будущие основательницы были выращены в 11 семьях в 2004 г. и в 34 семьях в 2005 г. Фенотипы этих самок-основательниц 2004–2005 гг. – выборки 04–3 и 05–3 соответственно, а фенотипы их дочерей (только будущих основательниц, а фенотипы рабочих не рассматриваются) – выборки 04–4 и 05–4.

Как видно из табл. Г.2 и Г.3 Приложения Г, по частотам встречаемости рисунка клипеуса и 1-го тергита метасомы самки-основательницы (весенняя выборка самок-основательниц, самки, вырастившие рабочих, и самки, в семьях которых были выращены будущие основательницы) в 2004–2005 гг. практически не различались. Этот признак в течение двух лет был стабильным. По частотам встречаемости вариантов рисунка мезоскутума будущие основательницы статистически значимо отличались от своих матерей только в 2004 г. По-видимому, условия размножения (основание гнезда и выведение потомства) в эти два сезона были сходны, но, кроме того, они были достаточно жесткими, чтобы привести к нивелировке различий.

По частотам вариантов рисунка клипеуса и 1-го тергита метасомы самки-основательницы 2004–2005 гг. оказываются сходны, а по мезоскутуму различны. Если в 2004 г. преобладал вариант Ms2.5, то в 2005 г. – вариант Ms3.4 как у самок-основательниц, так и у будущих основательниц 2004 г. (табл. Г.3–Г.4 Приложение Г). Сходная картина отмечена и для самок-основательниц, которые успешно вывели рабочих (сравнение выборок 04–2 и 05–2) и произвели будущих основательниц (сравнение выборок 04–3 и 05–3). Будущие основательницы различались по частоте вариантов рисунка клипеуса и мезоскутума (сравнение выборок 04–4 и 05–4 в табл. Г.4 Приложения Г).

Таким образом, в популяции ос отмечены резкие изменения частот вариантов рисунка в течение всего периода наблюдений.

Как видно из табл. Г.5 Приложения Г, все массовые фенотипы имеют вариант клипеуса С3 в сочетании с вариантами мезоскутума Ms2.5 или Ms3.4 и со всеми вариантами рисунка 1-го тергита метасомы. В целом сезонные изменения касаются фенотипов, имеющих варианты Ms2 и Ms3.

Следует отметить, что самки-основательницы весной 2004 г. чаще всего имели фенотипы С3–Ms2.5–1Т4 и С3–Ms2.5–1Т2, а те из них, которые выжили и чьи семьи вырастили будущих основательниц, – С3–Ms2.5–1Т3, С3–Ms2.5–1Т2 и С3–Ms3.4–1Т3. В 2005 г. преимущественные фенотипы загнездившихся самок-основательниц – С3–Ms3.4–1Т2 и С3–Ms3.4–1Т5, а выживших, в семьях которых были выращены будущие основательницы, – С3–Ms3.4–1Т2 и С3–Ms3.4–1Т3. Кроме того, в 2004 г. резко повысилась доля фенотипа С3–Ms3.4–1Т3 и уменьшилась доля фенотипов С3–Ms2.5–1Т4 и С3–Ms2.5–1Т5, а в 2005 г. увеличивалась доля фенотипа С3–Ms3.4–1Т3. В целом будущие основательницы 2004 и 2005 гг. оказались сходными по массовому фенотипу С3–Ms3.4–1Т3.

Для получения более общей картины различий между выборками и направления изменчивости в поселении ос 2004–2005 гг. был проведен факторный анализ по частотам встречаемости вариантов рисунков.

Как видно из рис. 4.14, в этом поселении ос наблюдаются достаточно сильные изменения фенооблика. Будущие основательницы 2004 г. значительно отличались от своих матерей, однако были сходны с выборкой 04–2.

Выборка перезимовавших самок 05–1 оказалась достаточно далеко отстоящей от ушедших на зимовку будущих основательниц 04–4, но при этом она несколько сблизилась с выборкой перезимовавших самок 2004 г. (04–1). По-видимому, условия зимовки действуют на популяцию сходным образом, сдвигая фенооблик в одном направлении. Степень сдвига, вероятно, может зависеть от конкретных условий зимовки. В период основания семьи до выхода рабочих также наблюдается сдвиг фенооблика изучаемого поселения, происходящий в одном направлении, поскольку выборки 04–2 и

05–2 близко расположены. Следовательно, и на стадии основания гнезда отбор действует сходным образом.

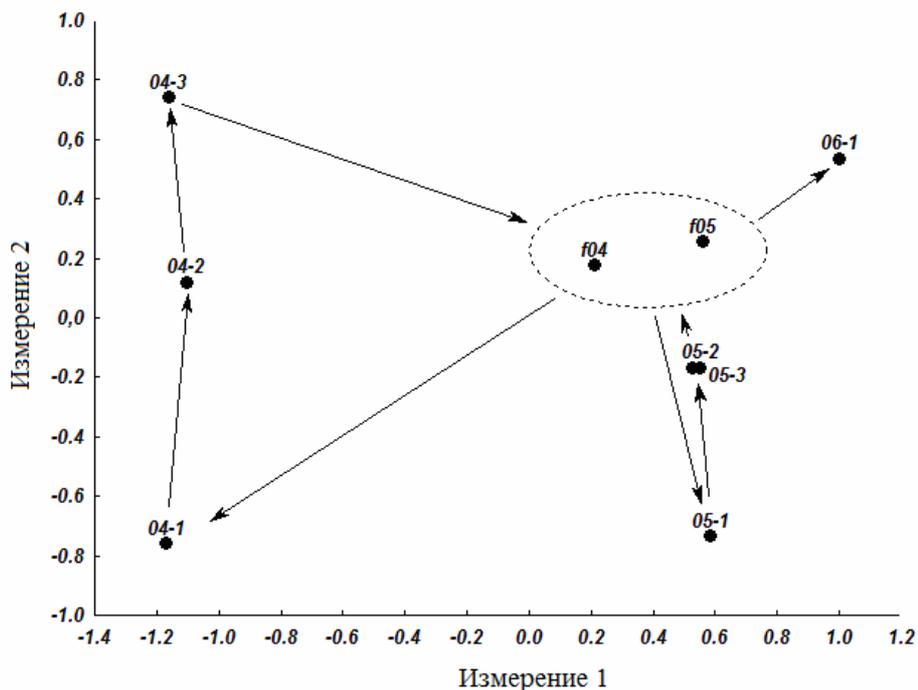


Рисунок 4.14 — Фенотипическая траектория популяции *Polistes gallicus* (L.) в пространстве двух первых факторов в 2004–2005 гг. 04–1 – 05–4 – как в табл. Г.2.

Приложения Г [по: Русина и др., 2005б, Rusina et al., 2011].

Следует отметить, что выборка 05–3 практически не отличается от выборки 05–2. Очевидно, что в 2005 г. условия существования семей с рабочими были более благоприятными, и более 60 % семей вырастили будущих основательниц, тогда как в 2004 г. – менее 30 %. Поэтому в 2005 г. на этой фазе жизненного цикла отбора по фенотипам не наблюдалось. Будущие основательницы 2005 г. оказались похожими как на своих матерей, так и на будущих основательниц 2004 г.

Отметим, что изменения фенооблика изучаемой части популяции в 2004 г. были выражены гораздо сильнее, чем в 2005, однако ход этих изменений был колебательным, и фенооблик в целом сохранял стабильность.

Таким образом, при анализе сезонной изменчивости полиморфизма поселения *P. gallicus* на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ выделяются два критических для ос периода: зимовка и период от основания гнезда до

момента выхода рабочих. В эти периоды отмечается повышенная смертность ос и происходит отбор по фенотипам (вариантам рисунка). При этом показать роль зимнего отбора в динамике полиморфизма в настоящий момент затруднительно, поскольку после вылета с мест зимовки осы мигрируют, поэтому вклад процессов миграции в изменение фенооблика конкретных поселений пока не известен. Кроме того, наблюдаемый отбор по фенотипам в период до выхода рабочих и к моменту производства полового поколения в разные годы идет по-разному. Если в 2004 г. происходило явное изменение признаков, то в 2005 г. можно говорить об отсутствии отбора по рисунку.

Изменение частот рисунка среди размножающейся части самок изучаемого поселения ос не зафиксировано, однако частоты рисунков изменяются независимо друг от друга. При существенном изменении рисунка на мезоскутуме не происходит соответствующего изменения на клипеусе и 1-м тергите метасомы. О том же свидетельствует и отсутствие связи между вариантами рисунка на разных частях тела осы: в поселении встречаются практически любые сочетания. Следует отметить, что варианты Ms2.5 и Ms3.4 по степени меланизации отличаются незначительно и что смена одного варианта на другой не позволяет утверждать о существенном изменении меланизации всей осы, поскольку рисунок других частей тела насекомого не изменяется. Создается впечатление, что в целом соотношение частот фенотипов изучаемого поселения остается очень стабильным. К тому же изменения этого соотношения также идут по определенным траекториям. Зимой происходит отбор, и фенооблик сдвигается примерно в одном направлении, но величина этого сдвига различна в зависимости от конкретных условий зимовки. Весной и летом, в период основания семьи и после выхода рабочих, условия существования оказываются различными (высокая неизбирательная смертность в результате хищничества птиц), и сдвиг фенооблика может происходить в разных направлениях. Однако будущие основательницы вновь возвращаются к исходному состоянию.

Таким образом, у ос-полистов при анализе хронографической изменчивости обнаружена динамическая стабильность, т.е. возврат будущих основательниц к некому «исходному» состоянию. Среди механизмов этого явления может быть относительно невысокая степень наследуемости признаков рисунков. Самки-основательницы выращивают в семьях разнообразное в фенотипическом отношении потомство. На фенотипическую изменчивость половых особей могут влиять полигенное наследование, избирательное скрещивание и специфика трофического режима семьи, а также степень зараженности расплода на преимагинальных стадиях.

Некоторые из этих факторов рассматриваются ниже.

4.3 Факторы, влияющие на изменчивость меланиновых рисунков ос-полистов

Формирование меланинового рисунка у особи происходит на стадии куколки [Enteman, 1904], однако имеются все основания полагать, что чувствительные периоды приходятся на личиночные стадии развития. При этом разные компоненты рисунка осы могут иметь свои чувствительные периоды. На изменчивость меланинового рисунка, размеры тела и физиологию у самок-основательниц и самцов ос-полистов могут влиять особенности их питания на личиночной стадии, особенности гено-(фено)типа их матерей, зараженность паразитами и погодно-климатические факторы [Turillazzi, 1980; Strambi et al., 1982; Sullivan, Strassmann, 1984; Tibbetts, Curtis, 2007; Cervo et al., 2008; Русина и др., 2008а; Русина, 2009; Русина, Орлова, 2010, 2011]. О существенной роли питания косвенно говорят отдельные наблюдения и эксперименты. Так, в 2008 г. мы наблюдали в течение 1–2 декады августа на территории Соленоозерного участка ЧБЗ крупную семью *P. dominula*, в которой практически все рабочие, кроме трех, были отловлены щурками *Merops apigaster* L. (Coraciiformes, Meropidae). Будущие основательницы этой семьи (5 особей) оказались мелкими и темноокрашенными. В опытах Тиббетс и Катис [Tibbetts, Curtis, 2007]

показано, что самки *P. fuscatus* и *P. dominula*, выращенные в лабораторных условиях, несмотря на обилие пищи, мельче по размерам, чем таковые в естественных условиях. У *P. fuscatus* лабораторная диета не повлияла на встречаемость меланиновых рисунков клипеуса (анализировался характер меланизации только этой части тела), а у *P. dominula* чаще стали встречаться особи с более высоким индексом разорванности краев меланиновых рисунков. Это могло быть связано с более мелкими размерами самок, выращенных в искусственных условиях.

По нашим данным, недостаточное питание (пищевая депривация) личинок в природе наблюдается при истреблении хищниками [щурками и пауками *Argiope bruennichi* (Scopoli) и *A. lobata* (Pall.) (Aranei, Araneidae)], а также паразитоидами значительной части имагинального населения в семье [Русина, 2006а]. Недостаточное питание личинок наблюдается также в конце репродуктивного цикла семьи, когда в гнезде находятся преимущественно половые особи, а рабочие отказываются кормить оставшихся личинок (по-видимому, вследствие возрастной дегенерации слюнных желез). Кроме того, недокорм личинок возникает также в семьях с нарушенными социальными отношениями, поскольку развитие яичников у части рабочих переключает их активность на репродукцию. Это приводит к усилению агрессивных отношений в семье и снижению интенсивности фуражировки.

Связь фенотипической изменчивости имаго с характером их зараженности паразитами была прослежена в итальянских и французских популяциях *P. dominula*.

Как оказалось (рассматривались только размеры особей), самки, зараженные веерокрылкой *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae), были мельче, чем незараженные [Turillazzi, 1980; Strambi et al., 1982; Cervo et al., 2008].

В украинских популяциях ос-полистов веерокрылка отмечается крайне редко, однако довольно часто на личинках и куколках, а также в самих гнездах *P. dominula* и *P. nimpha*, в отличие от *P. gallicus*, встречается клещ

Sphexicozela connivens [Русина, Орлова, 2011; Орлова и др., 2011]. Представлялось интересным изучить влияния клеща на фенотипическую изменчивость имаго ос.

Ш. Махунка [Mahunka, 1970] описал личинок протонимф, гетероморфных дейтонимф и имаго клеща, однако биология последнего, связанная исключительно с осами-полистами, остается неизученной. Известно, что представители близких родов *Ensliniella* Vitzthum, *Kennethiella* Cooreman и *Vespacarus* Baker et Cunliffe питаются гемолимфой личинок и куколок различных ос подсем. Eumeninae, но это не приводит к гибели хозяев [O'Connor, 2009]. Мы предположили, что *S. connivens* могут вызывать у личинок и куколок будущих самок-основательниц определенные физиологические изменения, что приводит к морфологическим изменениям и у имаго. Представлялось также интересным сопоставить изменчивость будущих основательниц и самцов из разных категорий семей (зараженных паразитами и паразитоидами, узурпированных и успешных) и создать соответствующие условия экспериментально.

4.3.1 Влияние демографических параметров семьи на характер меланиновых рисунков будущих основательниц и самцов

Семьи существенно различаются не только соотношением числа рабочих, приходящихся на одну личинку IV–V возрастов, но также и их фуражировочной активностью. Для успешных семей эти показатели выше по сравнению с семьями, зараженными 1-ой генерацией паразитоидов, и узурпированными.

Будущие основательницы и самцы, выращенные в семьях *P. dominula* из ЧБЗ, разнообразны по характеру меланиновых рисунков. Проведенный корреляционный анализ показывает связь размеров семей с частотой встречаемости у будущих-основательниц вариантов рисунков клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы. Чем больше по размерам семья, тем темнее будущие основательницы по клипеусу, но светлее по мезоскутуму и

1-му тергиту метасомы: 2004 г. – $r_s = 0.32$, -0.23 и -0.18 ; $p < 0.01$, 0.05 и 0.01 соответственно. Фенооблик будущих основательниц связан с фенотипическими особенностями их матерей. Чем темнее самки-основательницы по рисунку клипеуса, тем темнее будущие основательницы по этому признаку, а светлее по мезоскутуму и по 1-му тергиту метасомы (табл. Г.6 Приложения Г).

Для исследования влияния механических вибраций, производимых основательницей, на характер меланизации самцов 1 июля 2012 г. нами совместно с Л. А. Фирман были отобраны успешные семьи с самкой-основательницей и сиротские семьи, утратившие к этому периоду (в течение последней декады июня) основательницу [Фирман, Русина, 2013]. Отобранные 11 семей (6 и 5 соответственно) не были заражены паразитоидами и не различались по интенсивности клещевой инвазии – числу клещей *Sphexicozela connivens* на зараженных осах. Изучение специфики поведения самок-основательниц и рабочих *P. dominula* в успешных и сиротских семьях проводили путем прямых поведенческих наблюдений и видеозаписи (камера Sony TRV18E) каждые 3–4 дня в течение 1.5 ч (в целом для всех семей – 43 ч). При анализе видеоматериала отмечали частоту серий вибраций брюшка основательниц из стороны в сторону (латеральную вибрацию). Для каждой семьи учитывали также отношение числа активных фуражиров к числу личинок III–V возрастов. Как оказалось, в семьях с самкой-основательницей статистически значимо чаще, по сравнению с сиротскими, выращиваются самцы со слабо меланизированной мезоплеврой: 9 из 18 (50 %) против 2 из 29 (6.9 %); $\chi^2 = 9.19$, $df = 1$, $p < 0.01$. По размерам (ширина головы, длина и ширина 1 и 2-й пар крыльев) самцы из двух категорий семей не различались (все $p > 0.05$).

В более продуктивных семьях *P. nimpha* из ЛПЗ, зараженных 2-ой генерацией *Latibulus argiolus*, чаще, чем в незараженных, выращиваются самки с более темными вариантами мезоскутума (Рисунок 4.15).

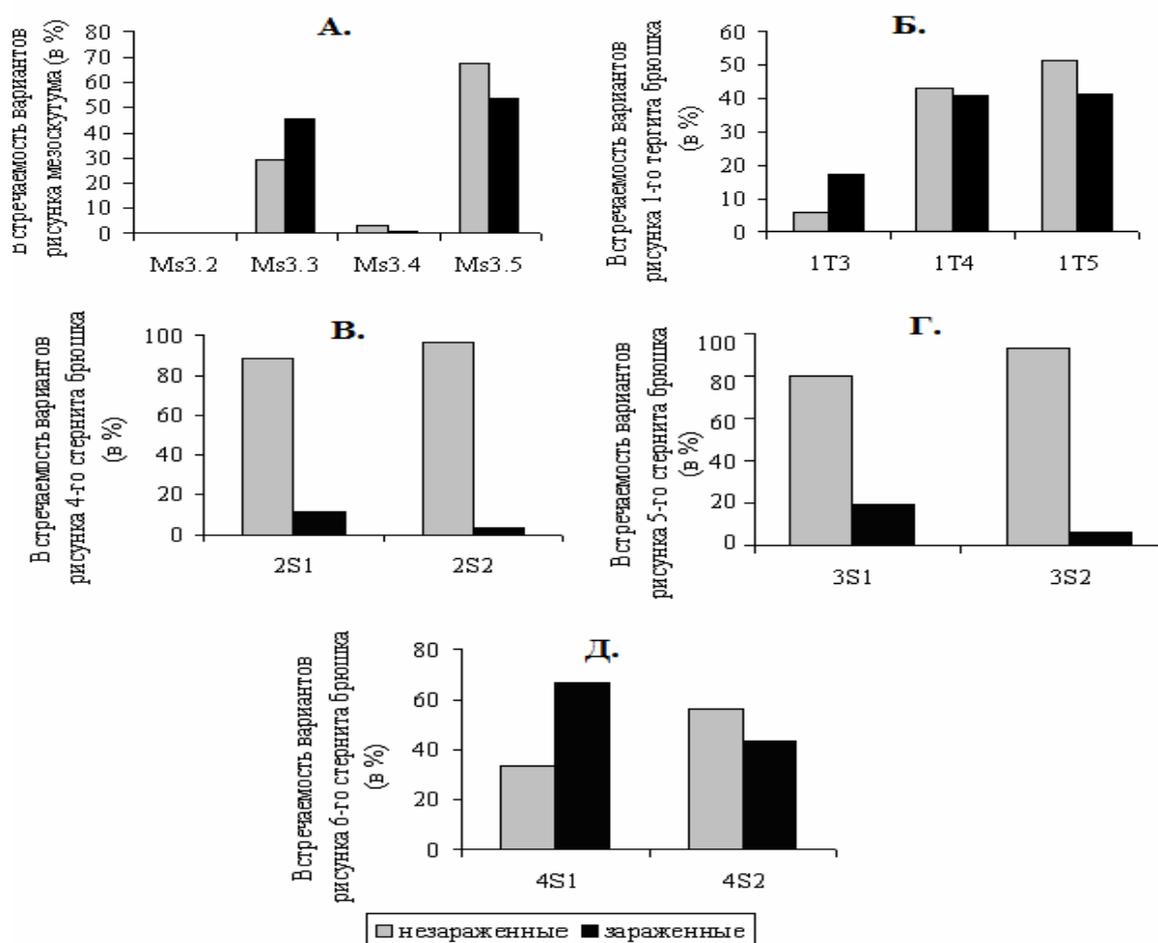


Рисунок 4.15 — Варианты рисунка будущих основательниц *Polistes nimpha* (Christ) в ЛПЗ, выращенных в незараженных и зараженных *Latibulus argiolus* (Rossi) семьях. Значения критерия сравнения выборок будущих основательниц по мезоскутуму (А) ($\chi^2 = 10.86$; $df = 3$; $p < 0.01$); 1-му тергиту метасомы (Б) ($\chi^2 = 10.97$; $df = 2$; $p < 0.01$); 2-му стерниту метасомы (В) ($\chi^2 = 11.44$; $df = 1$; $p < 0.01$); 3-му стерниту метасомы (Г) ($\chi^2 = 13.30$; $df = 1$; $p < 0.01$); 4-му стерниту метасомы (Д) ($\chi^2 = 18.34$; $df = 1$; $p < 0.001$) [по: Русина, 2009].

4.3.2 Связь фенотипической изменчивости будущих самок-основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания на личиночной стадии

Анализ влияния количества и качества корма, полученного в личиночном состоянии, на фенотипическую изменчивость будущих основательниц *P. dominula* был проведен на территории Соленоозерного участка ЧБЗ в 2009–2010 гг.

Все семьи *P. dominula* для исследований были собраны совместно с Е. С. Орловой в 16 квартале участка (46°27' с. ш., 31°59' в. д.) на терне *Prunus spinosa* L., пырее удлиненном *Elytrigia elongata* и тростнике *Phragmites*

australis. Первые два эксперимента состояли в создании искусственного дефицита корма (пищевой депривации), а третий – в изменении качественного состава корма [Русина, Орлова, 2010]. Часть экспериментов была выполнена в лабораторных условиях, а часть – непосредственно в природе. Во всех экспериментах использовался метод картирования гнезд, а в некоторых прибегали также к индивидуальному маркированию имаго [Русина, 2006а].

Эксперимент 1. 6 августа 2009 г. в лабораторию были взяты 5 гнезд *P. dominula* без имаго. В течение последующих 10 суток все куколки извлекались из ячеек и переносились в индивидуальные бумажные пакетики до момента выхода имаго. Осмотр состояния куколок проводили каждые 3–6 часов. Выход имаго фиксировали по завершении сбрасывания куколочной шкурки и распрямления крыльев, после чего особь через несколько часов начинала активно передвигаться. Контрольную группу составила 81 особь, окуклившаяся до момента сбора гнезд. В экспериментальную группу вошли 34 окуклившиеся в лаборатории особи, которые в последние дни личиночной жизни не получали корма. Выжили 29, они окуклились в первые 6 суток опыта. Самки отродились из 21 куколки.

Эксперимент 2 был проведен 4–21 августа 2010 г. в природных условиях в период выращивания семьями будущих основательниц. 7 семей были помещены в специальные садки [Русина, 2006] и возвращены на прежнее место гнездования. Каждые 2–3 дня семьи забирали ночью в лабораторию для картирования гнезд и кольцевания отродившихся имаго, а утром возвращали их назад. Опыт состоял в уменьшении количества пищи, получаемой личинками, путем удаления части рабочих. При этом, исходя из данных гнездовой карты, в каждой конкретной семье число личинок старшего возраста, приходящихся на рабочую особь, увеличивали в полтора–два раза. Контрольную группу составили 112 самок, окуклившихся до момента удаления рабочих, а экспериментальную – 36 самок, окуклившихся спустя трое суток после начала опыта.

Эксперимент 3 был проведен в 2010 г. в лабораторных условиях: 5 семей содержали при естественном фотопериоде, 24–26°C. Водой, углеводами (5 % раствор меда) и кормами животного происхождения в целом обеспечивали *ad libitum*. Кормовой рацион двух семей включал в качестве пищи животного происхождения исключительно прямокрылых насекомых, отлавливаемых в степных сообществах (слабое отклонение от естественного рациона), а трех – личинок *Lucilia Robineau-Desvoidy*, *Sarcophaga Meigen* и *Calliphora Robineau-Desvoidy*, специально разводимых для этих целей (сильное отклонение от естественного рациона). Контролем служили 45 куколок, изъятых из гнезд до начала эксперимента. Экспериментальная группа личинок, выкормленных на прямокрылых, включала 41, а на мухах – 24 особи.

По интенсивности и экстенсивности клещевой *Sphexicozela connivens* инвазии контрольные и экспериментальные выборки ос во всех трех экспериментах не различались.

Анализ экспериментов показал, что количественные и качественные особенности питания будущих основательниц *P. dominula* в личиночном возрасте влияют на их размеры и степень меланизации рисунка на отдельных частях тела [Русина, Орлова, 2010]. Во всех вариантах опытов меланизация мезоскутума самок *P. dominula* начиналась на 5–6 сутки, метасомы на 6–7, а клипеуса – на 7 сутки после окукливания. Однако по встречаемости вариантов рисунка на отдельных частях тела обнаружены различия.

Так, самки экспериментальной группы из 1-го опыта чаще, чем таковые из контрольной группы, имели более темный вариант мезоскутума Ms3.4 ($\chi^2 = 11.21$; $df = 3$; $p < 0.05$) (табл. Г.7 Приложения Г). Кроме того, у особей экспериментальной группы не встречался светлый вариант Ms3.2, в то время как у почти 10 % самок из контроля этот вариант был отмечен.

По встречаемости вариантов рисунка клипеуса и 1-го тергита метасомы самки сравниваемых групп статистически не различались ($\chi^2 = 4.7$; $df = 4$; $p > 0.05$ и $\chi^2 = 1.6$; $df = 2$; $p > 0.05$ соответственно).

Будущие самки-основательницы экспериментальной группы (опыт 2), в отличие от таковых из контрольной группы, чаще имели более светлый вариант клипеуса ($\chi^2 = 22.7$; $df = 2$; $p < 0.001$) и более темные варианты мезоскутума и 1-го тергита метасомы ($\chi^2 = 17.2$; $df = 4$; $p < 0.01$ и $\chi^2 = 15.6$; $df = 3$; $p < 0.01$ соответственно).

Как видно из таблиц Г.8 и Г.9 Приложения Г, по всем изученным параметрам самки контрольной группы в обоих экспериментах были статистически значимо крупнее, чем из экспериментальных групп.

Будущие основательницы, выращенные при сильном изменении пищевого рациона, в отличие от выращенных при слабом изменении рациона, отличались от контроля по частотам вариантов 1-го тергита метасомы ($\chi^2 = 6.13$; $df = 2$; $p < 0.05$). Следует отметить, что выращенные на мухах самки отличались также встречаемостью вариантов рисунка мезоскутума от будущих основательниц из этого поселения (контроль из опыта 2: $\chi^2 = 12.58$; $df = 2$; $p < 0.01$). Самки экспериментальных и контрольных групп из опыта 3 по размерам не различались (все $p > 0.05$).

Таким образом, изменение состава пищи личинок V возраста не приводит к изменению размеров особи, но сказывается на соотношении встречаемости вариантов рисунков. Слабое изменение пищевого рациона (вскармливание прямокрылыми насекомыми) не влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц. Сильное изменение рациона (вскармливание личинками мух) сказывается в пределах семьи на меланизации 1-го тергита метасомы, а в пределах поселения выявляются различия также и по частотам вариантов мезоскутума.

Эксперименты с количеством пищи, получаемой личинками, показали, что пищевая депривация ведет к измельчанию самок и сказывается прежде всего на усилении пигментации мезоскутума. Недостаточное питание личинок IV–V возрастов вследствие снижения числа фуражиров и кормилиц, кроме того, усиливает меланизацию 1-го тергита метасомы, а клипеус оказывается при этом непигментированным.

По нашим наблюдениям, условия пищевой депривации личинок складываются при гнездовании на растениях по разным причинам почти в 50 % семей, производящих половое поколение. При гнездовании в укрытиях доля таких семей может достигать 90 %.

У этого вида в ЧБЗ и у *P. nimpha* в Стрельцовской степи Луганского природного заповедника [Русина и др., 2007а] отмечены различия между разными поселениями по встречаемости вариантов рисунка мезоскутума. Такие особенности распределения фенотипов отчасти могут быть объяснены естественными различиями состава кормов в разных биотопах.

4.3.3 Связь фенотипической изменчивости будущих самок-основательниц ос-полистов с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens*

Исследование влияния зараженности личинок ос клещом *Sphexicozela connivens* на фенотипическую изменчивость будущих основательниц *P. nimpha* проведено в августе 2010 г., в период выращивания семьями будущих основательниц [Русина, Орлова, 2011]. Из 12 самых крупных гнезд, собранных во второй декаде августа 2010 г. на холмах в урочище Вакаловщина Пищанского лесничества Сумского р-на Сумской обл. (51°02' с. ш., 34°93' в. д.), были извлечены 111 куколок и проверены на зараженность клещом *S. connivens*. В экспериментальную группу вошли 57 куколок с ползающими по их телу клещами. Контрольную группу составили 54 незараженные куколки, которые были помещены в индивидуальные бумажные пакетики до момента выхода имаго. Самки отродились из 88 куколок (45 из незараженных куколок и 43 – из зараженных).

Клещи *S. connivens* были обнаружены в 7 из 12 семей; доля зараженных куколок полового поколения в целом по выборке составила 48.6 % (57 из 111). На зараженных куколках находилось в среднем по 3 клеща (максимум – 15). Куколки были помещены в индивидуальные бумажные пакетики до момента выхода имаго. Самки отродились из 88 куколок (45 из

незараженных и 43 – из зараженных).

Анализ показал, что будущие самки-основательницы экспериментальной группы (слабозараженные, сильнозараженные, а также зараженные особи, взятые в общей совокупности) чаще, чем таковые из контрольной группы, имели более светлый вариант *4S1* ($\chi^2 = 4.31$; $df = 1$; $p < 0.05$, $\chi^2 = 5.64$; $df = 1$; $p < 0.05$ и $\chi^2 = 8.02$; $df = 1$; $p < 0.01$ соответственно) (табл. Г.10 Приложения Г). По встречаемости вариантов рисунка мезоскутума и 1-го тергита метасомы самки сравниваемых групп статистически значимо не различались.

Самки экспериментальной группы были статистически значимо мельче, чем самки из контрольной группы, по длине как передних, так и задних крыльев (тест Манна–Уитни, оба $p < 0.05$). Эти различия (табл. Г.11 Приложения Г) связаны, скорее всего, со степенью зараженности клещами, поскольку только сильнозараженные особи уступали по размерам незараженным. Различия не найдены между выборками слабозараженных и незараженных самок, а также между слабо- и сильнозараженными самками (табл. Г.11 Приложения Г).

Как видим, слабое заражение личинок осы клещом *S. connivens* 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 ведет к измельчанию развивающихся из них имаго и также влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц в пользу светлых вариантов.

4.4 Стациальная, биотопическая и географическая изменчивость популяций ос-полистов

С развитием представлений о популяции как основной единице существования вида выполнялись широкие многолетние исследования географической изменчивости окраски и рисунка в природных популяциях насекомых. Была установлена популяционная структура ряда видов на

больших участках ареала [Береговой, 1972; Новоженев, 1975, 1977; Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985], показано динамическое равновесие частот морф, то есть стабильность внутривидового полиморфизма [Новоженев, Коробицын, 1972; Новоженев, 1980, 1989; Васильев, 1988]. По резкому изменению частот морф оказалось возможным выделить границы популяций на сплошном ареале ряда видов [Новоженев и др., 1973; Казакова, Сергеев, 1997]. Изучены различия в проявлении полиморфизма в периферийных и изолированных популяциях: в ряде случаев выявлено снижение полиморфности периферийных популяций, в других – существенные изменения фенотипического состава без снижения полиморфности [Новоженев, 1979; Новоженев, Михайлов, 1997]. Показано, как на основе этих изменений может происходить постепенная дифференциация популяций, вплоть до образования самостоятельных видов [Креславский, 1975; Новоженев, 1979, 1989; Новоженев, Михайлов, 1997; Корсун, 1999]. Фенетический подход, являясь основой биологической индикации в экологии [Сапунов, 1983], оказался весьма продуктивным при анализе состояния популяции какого-либо вида при интродукции [Ковалев, 1989; Сапунов, Белокобыльский, 1989].

У общественных насекомых вопросы внутривидовой изменчивости и ее пространственной дифференциации изучены недостаточно.

Для рыжих лесных муравьев на основе анализа фенотипической изменчивости были выделены естественные группировки популяционного уровня [Гилев, 2002, 2003; Зрянин и др., 2005]. Популяция муравьев занимает территорию около 100 км в диаметре и отграничена от соседних группировок узкой переходной зоной шириной не более 5 км.

Ниже приводятся результаты анализа фенотипической изменчивости популяций трех видов ос-полистов на локальном, региональном и макрогеографическом уровнях.

4.4.1 Связь рисунка самок-основательниц *Polistes dominula* с выбором места гнездования

В мае 2007–2008 гг. были описаны рисунки у трех выборок самок-основательниц *P. dominula* Соленоозерного участка ЧБЗ. Первую составили 222 особи, взятые с гнезд на степных и околородных растениях. Доля плеометроза по годам составила 6 и 12 % соответственно. Гнезда этих самок поместили в пластиковые сосуды со съемным дном. Во вторую выборку вошли 28 самок, отловленные в разнообразных укрытиях на территории кордона (чердаки зданий и подсобных помещений, трубы, деревянные навесы и пр.). Их гнезда (всего 15 за два года) оставили нетронутыми. Доля плеометроза в эти года – около 40 %.

Третью выборку составили 52 самки, заселившие специально предоставленные им укрытия в виде отрезков металлических труб длиной 50 см и диаметром 15 см, вбитых вертикально в землю поздней осенью 2006 г. В 2007 г. наблюдался исключительно гаплометроз (31 гнездо), а в 2008 г. доля плеометроза составила 30 %.

Частоты вариантов рисунка самок-основательниц из разных типов поселений приведены на рис. 4.16. Как показал анализ, между некоторыми выборками по клипеусу, мезоскутуму и 1-му тергиту метасомы обнаружены различия по критерию χ^2 (табл. Г.12 Приложения Г). Отметим, что различия выборок с растений 07–1 и 08–1 по величине сопоставимы с различиями между выборками с растений 07–1 и новых укрытий 07–2, т.е. в 2007 г., в отличие от 2008 г., осы из новых укрытий были в большей степени схожи с осами, гнездящимися на растениях.

У ос 2007 г. с растений (назовем эту выборку 07–1) и из новых укрытий (соответственно 07–2) статистически значимо чаще встречались более темные варианты рисунка клипеуса, чем у ос из старых укрытий (07–3) (Рисунок 4.16, табл. Г.12 Приложения Г).

В ряду выборок 07–1–2–3 уменьшается доля темных вариантов мезоскутума Ms3.4. –Ms3.5, но возрастает соответствующий показатель

Ms3.3 ($\chi^2 = 14.54$; $df = 6$; $p = 0.02$) (Рисунок 4.16).

Картина изменений частот рисунка метасомы в ряду 07–1–2–3 прямо противоположная: возрастает доля темных 1Т4–5, а снижается 1Т3. У ос, гнездившихся в старых и новых укрытиях 2008 г., чаще, чем на растениях, встречаются более темные варианты клипеуса и метасомы ($\chi^2 = 34.22$; $df = 8$; $p < 0.001$ и $\chi^2 = 21.01$; $df = 6$; $p < 0.01$).

По частотам рисунка мезоскутума выборки 2008 г. из новых и старых укрытий были сходны.

При анализе фенотипических дистанций методами многомерного шкалирования отмечается, что по таким признакам, как клипеус, мезоскутум и 1-й тергит метасомы, выборки 2007 г. с растений, из новых и старых укрытий различаются между собой, занимая на графике обособленные участки (Рисунок 4.17).

Межгодовая изменчивость тоже выражена достаточно отчетливо, однако направление фенотипического сдвига таково, что выборки из новых и старых укрытий 2008 г. занимают на рисунке 4.17 практически одну область.

При анализе вклада различных признаков в наблюдаемую картину изменчивости отмечается, что по рисунку 1-го тергита (Рисунок 4.18 В) максимально проявляются различия между разными формами гнездования. Выборки с растений и из старых укрытий отчетливо обособляются как в 2007, так и в 2008 г.

Отдельный кластер образуют выборки ос, гнездящихся на растениях, – 07–1 и 08–1. Второй кластер образуют выборки ос из укрытий – 07–3 и 08–3. В 2007 г. осы из новых укрытий находятся в одном кластере с выборкой на растениях, а в 2008 г. – во втором кластере ос из старых укрытий.

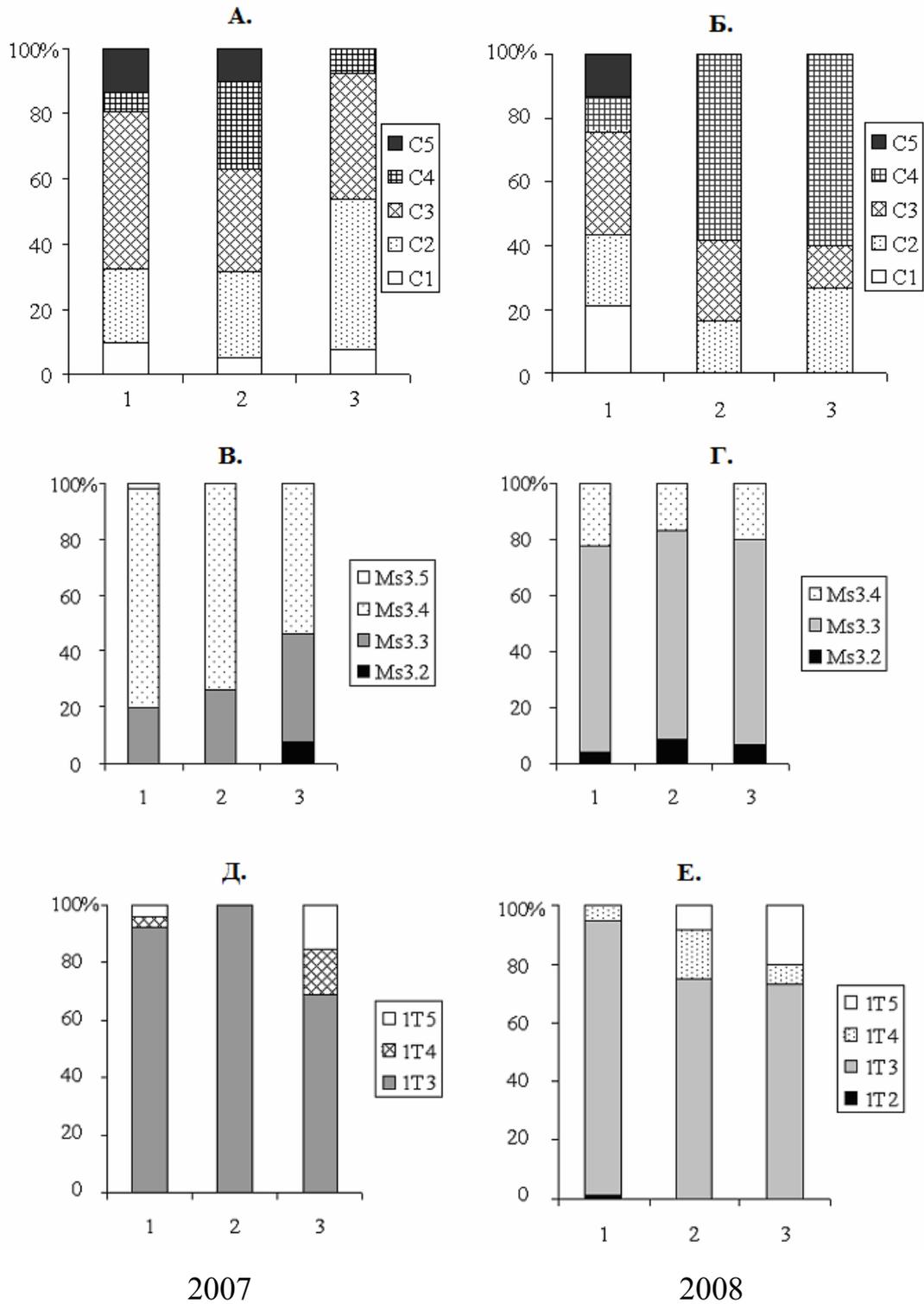


Рисунок 4.16 — Варианты рисунка клипеуса (А, Б), мезоскутума (В, Г) и 1-го тергита метасомы (Д, Е) самок-основательниц *Polistes dominula* (Christ) в 2007–2008 гг., гнездящихся на растениях (1), в новых укрытиях (2) и старых укрытиях (3) [по: Русина, 2009].

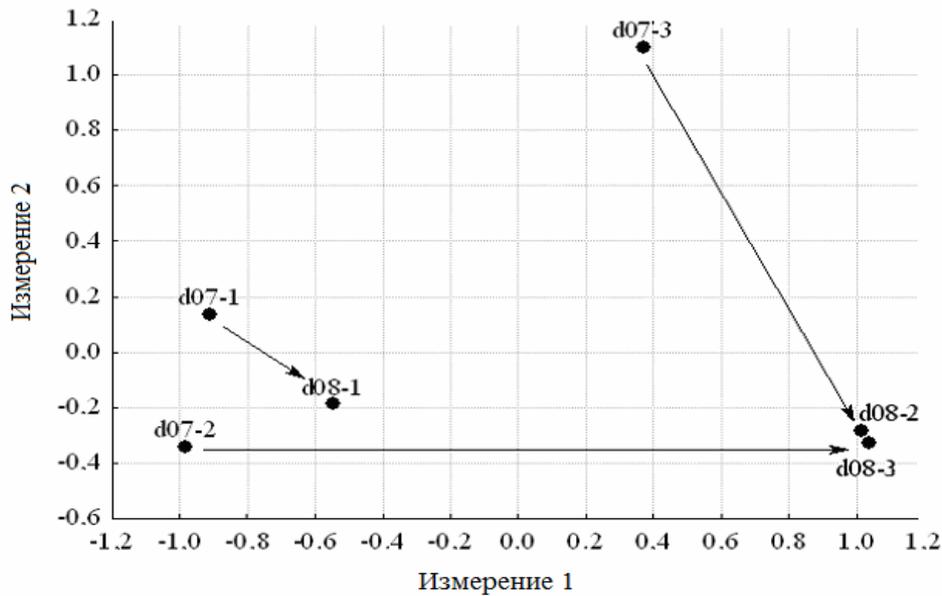


Рисунок 4.17 — Фенотипические различия по трем признакам изученных выборок ос *Polistes dominula* (Christ) из разных типов поселений. Здесь и далее стрелками обозначено направление фенотипического сдвига между двумя последовательными состояниями [по: Русина, 2009].

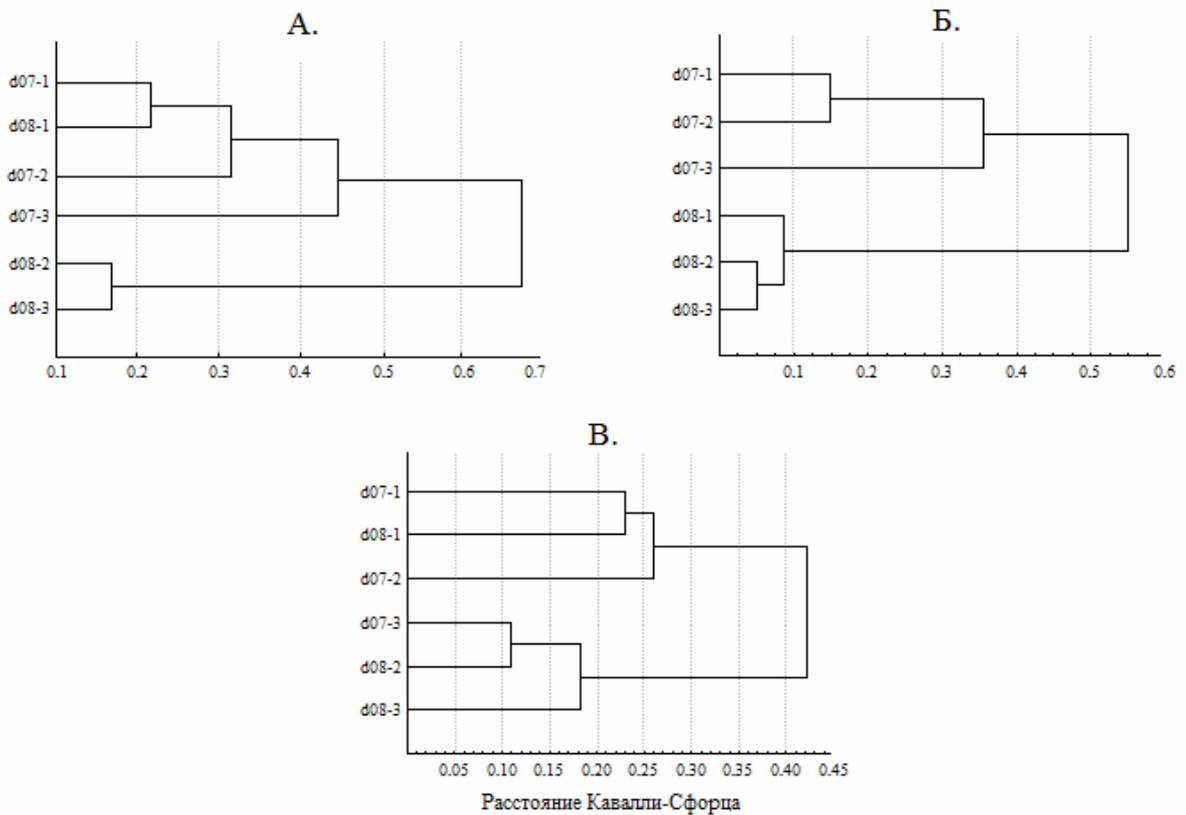


Рисунок 4.18 — Дендрограмма сходства изученных выборок *Polistes dominula* (Christ) по рисунку: А – клипеуса, Б – мезоскутума, В – 1-го тергита метасомы [по: Русина, 2009].

По частотам вариантов рисунка мезоскутума (Рисунок 4.18 Б) выборки из разных поселений показали отчетливый фенотипический годовой сдвиг. Отметим, что величина годового сдвига в старых укрытиях существенно превосходит величину таких различий на растениях или в новых укрытиях. Некоторый вклад в наблюдаемую картину изменений по трем признакам вносит клипеус (Рисунок 4.18 А).

В целом отличия фенотипического облика ос, заселяющих новые укрытия, от ос, гнездящихся на растениях, по-видимому, являются косвенным свидетельством того, что самки определенных фенотипов предпочитают определенные места гнездования. В укрытиях гнездование начинается позже, чем на растениях [Русина, 2006а]. Так, в новых укрытиях отдельные самки были обнаружены в начале мая, но к строительству они приступали во второй декаде мая. Связано ли это явление с зараженностью семей клещами?

Для ответа на этот вопрос во второй половине июля 2008 г. мы проанализировали встречаемость семей, зараженных клещом. В разнообразных укрытиях кордона Соленоозерный ЧБЗ, включая металлические трубы, зараженными оказались все 13 семей, кроме одной вторичной. В то же время при гнездовании на растениях клещей не было найдено в 16 (3 из которых были вторичными) гнездах из 39. Различия между выборками статистически значимы ($\chi^2 = 7.69$; $df = 1$; $p < 0.01$). Плеометротичные семьи на растениях ($N = 6$) были заражены чаще, чем таковые при гаплометрозе ($\chi^2 = 5.76$; $df = 1$; $p < 0.05$).

Возможно, в укрытия направляются самки-основательницы, зараженные клещами в личиночном состоянии и нуждающиеся в дополнительном прогревании и питании для созревания репродуктивной системы. С этой точки зрения могут быть объяснены и изменения фенотипического облика будущих основательниц в новых укрытиях.

4.4.2 Фенотипическая структура поселений *Polistes gallicus* в Херсонской обл.

Материал для исследования был собран и обработан совместно с Л. А. Фирман, А. В. Гилевым и О. В. Скороход в Херсонской обл., территория которой при физико-географическом районировании располагается в южной степной подзоне степной зоны на Причерноморской южностепной и Причерноморско-приазовской сухостепной провинциях [Маринич и др., 1985].

Гнезда *P. gallicus* в ЧБЗ были обнаружены на лесостепных участках в урочищах замкнутых впадин-саг с пресными и солеными озерами с зарослями тростника и в пониженной полынно-злаковой степи. Перезимовавшие самки *P. gallicus* прикрепляют свои гнезда весной как к сухим, так и к вегетирующим побегам растений луговых разнотравно-тростниковых и полынно-злаковых сообществ, преимущественно к *Artemisia marschalliana*, *Elytrigia elongata*, *Phragmites australis* и др. [Русина, 2006а]. Скопления гнезд встречались, как правило, в самой большой по площади формации *Artemisieta marschalliana*. Проективное покрытие в среднем составляет 80 %. Скопления весной насчитывают 8–12 гнезд, в конце сезона – 1–4.

В окрестностях г. Херсона на окраине микрорайона Таврический общая численность и плотность гнезд *P. gallicus* обычно значительна [Русина, Гречка, 1993; Шевцова и др., 1999]. Самки *P. gallicus* прикрепляют весной гнезда к сухим прошлогодним стеблям трав *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun., *Eryngium campestre* L., *Artemisia taurica* Willd., а летом в качестве субстратных растений осы используют также и вегетирующие побеги указанных растений, и, кроме того, *Melilotus albus* Medik., *Centaurea diffusa* Lam., *Lepidium ruderale* L. Большинство гнезд в скоплениях принадлежат растительной ассоциации *Grindeliaceae*–*Melilotus*. Проективное покрытие колеблется от 64 до 95 %. В 2005 г. более 80 % гнезд были найдены на *Grindelia squarrosa*, которая первой заселяет неиспользуемые земли,

брошенные карьеры и быстро закрепляет грунт, доминируя в сорных сообществах в течение 2–5 лет.

В пгт Хорлы, который расположен на полуострове Горький кут, омываемом водами Горького, Широкого и Джарылгачского заливов Черного моря, гнезда этого вида обнаружены О. В. Скороход на *Artemisia santonica* L. вдоль дорог и в неглубоких балках на расстоянии 5–500 м от береговой линии.

Частоты вариантов рисунка самок-основательниц 2005 г. из ЧБЗ ($N = 121$), г. Херсона ($N = 131$) и пгт Хорлы ($N = 103$) приведены на рис. 4.19. Как показал анализ, по рисунку клипеуса и мезоскутума (Рисунок 4.19 А, Б) эти выборки практически не различаются (для клипеуса $\chi^2 = 5.92$; $p = 0.657$ и для мезоскутума $\chi^2 = 5.73$; $p = 0.677$), что свидетельствует об отсутствии гетерогенности выборок. По рисунку 1-го тергита метасомы выборки различались значимо ($\chi^2 = 33.91$; $p < 0.001$): в ряду ЧБЗ–Херсон–Хорлы уменьшалась доля варианта 1Т5, но увеличивалась доля варианта 1Т2 (Рисунок 4.19 В).

По набору и частотам вариантов рисунка 1-го тергита метасомы выборка из ЧБЗ оказалась очень близка к выборке из Херсона ($\chi^2 = 6.27$; $p > 0.05$), а выборка из пгт Хорлы значимо отличалась как от выборки ЧБЗ ($\chi^2 = 30.99$; $p < 0.001$), так и от выборки из Херсона ($\chi^2 = 16.23$; $p < 0.01$).

Таким образом, различия между пунктами на расстоянии около 100 км проявляются только по 1-му тергиту метасомы. Возможно, что рисунки клипеуса и мезоскутума характеризуют группировки иного масштаба либо вообще могут быть связаны с какими-то иными характеристиками этого вида ос.

Проведенные нами в данной работе исследования показывают, что разные признаки рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос *P. gallicus*.

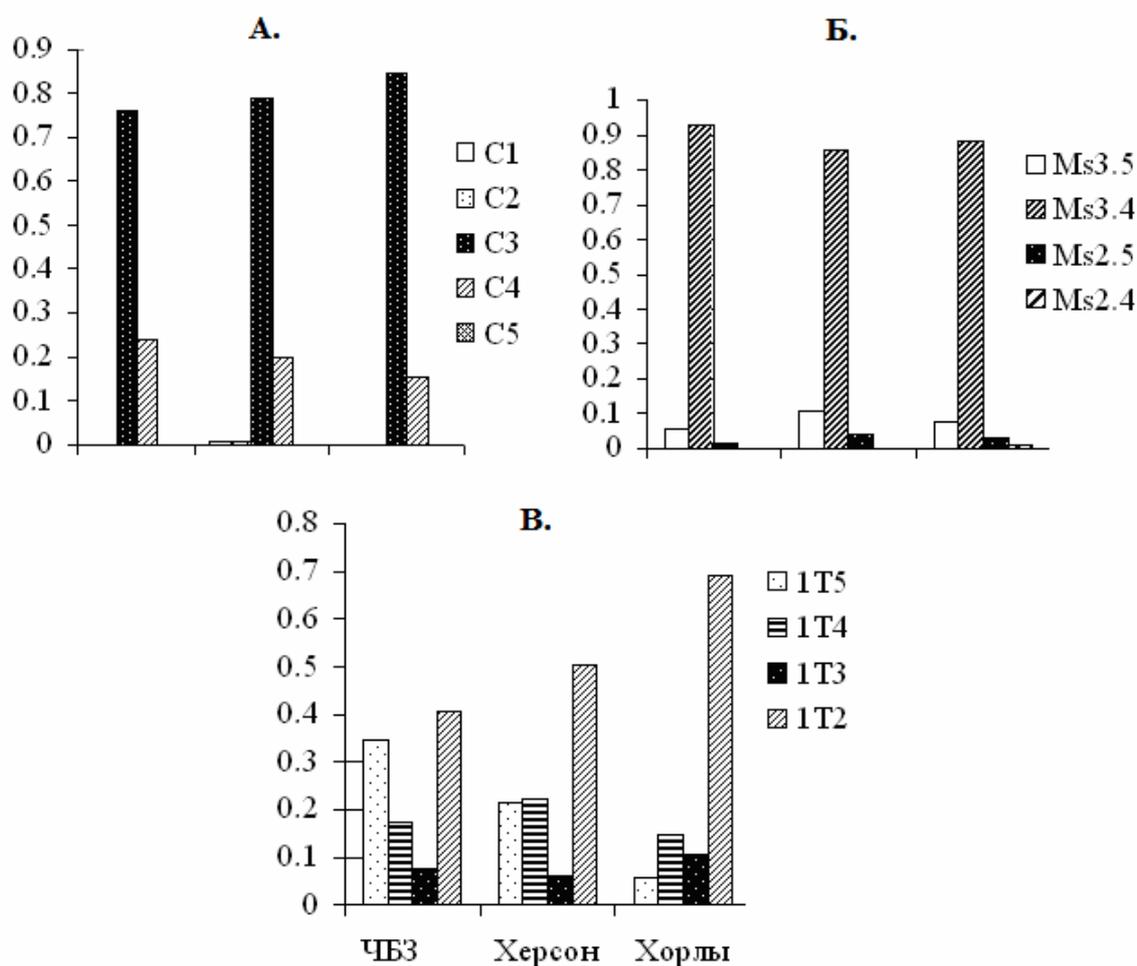


Рисунок 4.19 — Частоты вариантов рисунка клипеуса (А), мезоскутума (Б) и 1-го тергита метасомы (Б) у самок-основательниц *Polistes gallicus* (L.) в разных географических пунктах Херсонской обл. в 2005 г. [по: Русина и др., 2005 б].

По окраске клипеуса и мезоскутума поселения этого вида из окрестностей г. Херсона, Черноморского заповедника и пгт Хорлы представляют собой единую группировку. Судя по географическому расстоянию между пунктами сбора, данная группировка, скорее всего, является популяцией. Сходные размеры популяционного ареала отмечались и для других видов насекомых [Яблоков, 1987]. Различия между выборками по рисунку 1-го тергита метасомы отражают географическую изменчивость и тесно связаны с расстояниями между выборками. В направлении от ЧБЗ к востоку и северо-востоку по частотам рисунка метасомы прослеживается некое подобие клина. Характер рисунка метасомы может отражать либо пространственную неоднородность, некую структуру внутри популяции ос,

связанную со спецификой корма, полученного основательницами на их личиночных стадиях в разных растительных ассоциациях.

Представляется интересным сравнить хронографическую и географическую изменчивость этого вида. По рисунку клипеуса масштабы временной и пространственной изменчивости оказываются очень близкими. Различий между выборками практически нет, и в данном случае мы можем говорить о высокой пространственно-временной стабильности данного признака. По рисунку мезоскутума был отмечен резкий сдвиг частот вариантов. Выборка ЧБЗ 2004 г. значительно отличается от всех выборок 2005 г. Масштаб временных изменений здесь значительно превосходит географическую изменчивость. Поскольку выборки 2005 г. практически не различаются между собой, то встает вопрос: произошел ли этот сдвиг на всей изученной территории или же это результат миграции ос с соседних участков? В первом случае мы имели бы дело с событием большого масштаба, охватившим огромную площадь, которое было вызвано какой-то причиной и имело значительные последствия для популяции ос в дальнейшем. Во втором случае можно было бы говорить о существенной неоднородности ос в поселении. Разные участки населены различными фенотипами, и это имеет существенное значение для популяционной динамики. Следует особо подчеркнуть, что смена фенооблика произошла у будущих основательниц 2004 г., то есть следующее поколение сразу было иным, и зимний отбор в этом участия не принимал. Поэтому мы можем предположить участие в этом процессе самцов 2003 г., разлет которых и стал тем самым потоком мигрантов в ЧБЗ.

Таким образом, мы, вероятно, наблюдаем в популяции ос циклический отбор, подобный описанному Н. В. Тимофеевым-Ресовским у двухточечной божьей коровки [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Зимние условия лучше переносит красная морфа, поэтому весной ее частота повышается. Черная морфа лучше приспособлена к условиям летнего сезона – к осени повышается ее частота. В дальнейших исследованиях было показано наличие

циклических изменений соотношения фенотипов в одних популяциях и высокая стабильность фенооблика – в других [Сергиевский, 1985]. Отмечены значительные колебания частот морф в разные годы и более долговременные процессы: меланизации (по типу индустриального меланизма) и демеланизации, идущие в масштабах континента в течение десятилетий [Захаров, 2003]. Соотношение частот морф в природных популяциях связывают с климатическими условиями (доля меланистов повышается в условиях морского климата, а также на периферии ареала вида), а в городских – с неспецифической реакцией (по типу стресса) популяции на изменение условий обитания [Захаров, 1997, 2003].

При этом следует отметить, что божьи коровки редко подвергаются атакам хищников, поэтому даже индустриальный меланизм у них развивается по другому типу, нежели у ночных бабочек, и имеет, скорее всего, физиологическую основу [Захаров, 2003]. Показано, что у этого вида существует наследственное предпочтение меланистических самок при спаривании. В целом же полиморфизм поддерживается частотно-зависимым отбором. Полной меланизации популяций не происходит, в частности, из-за снижения половой активности меланистических самцов при увеличении их концентрации в популяции [Захаров, 2003].

4.4.3 Фенотипическая структура поселений *Polistes nimpha* в Луганском природном заповеднике

В 2007–2008 гг. найдено 115 семей *P. nimpha* на территории отделения Стрельцовская степь ЛПЗ, 121 – на территории отделения Провальская степь и 27 гнезд (2008 г.) в Станично-Луганском отделении [Русина, Богуцкий, 2009]. Гнезда были прикреплены преимущественно к побегам степных растений.

В Стрельцовке (здесь и далее подразумеваются степные участки Стрельцовского отделения) на склонах реки Черепаха гнезда этого вида были обнаружены на пырее удлиненном *E. longata*, а возле старой усадьбы – на

E. elongata и карагане кустарниковой *Caragana frutex* (L.) K. Koch.

На абсолютно заповедных участках *P. nimpha* гнезвился также на *C. frutex* и *E. longata*. Предпочтений в выборе растений не обнаружено, поскольку соотношение числа гнезд на первом и втором субстратном растении близко к 3:2. Так, в 2007 г. в пырейниках найдено 66 %, а в караганниках – 34 % (из 44) гнезд и в 2008 г. – соответственно 56 % и 44 % (из 71) гнезд.

В Провалье (здесь и далее подразумеваются степные участки Провальского отделения) *P. nimpha* гнезвился в некосимой степи Калининского участка на *Caragana frutex* и степном миндале *Amygdalus nana*. В оба года в караганниках гнезда встречались в 6–8 раз чаще, чем среди сообществ миндаля. Так, в караганниках в 2007 г. найдено 87 %, а на миндале – 13 % (из 46) гнезд, в 2008 г. соответственно найдено 89 % и 11 % (из 76) гнезд.

В Станично-Луганском отделении *P. nimpha* использовал в качестве субстратных растений побеги полыни горькой *Artemisia absinthium* L., дерева *Pyrus communis* L., а также прошлогодние побеги *Buglossoides* sp., *Dipsacus* sp. и др.

В каждом поселении, как показано в главе 3, семьи существенно различались по размерам гнезд, специфике имагинального населения и гнездового расплода, а также по степени зараженности паразитоидами. Эти различия во многом обусловлены особенностями развития каждой семьи, а именно продолжительностью пребывания самки-основательницы, сохранностью первичного гнезда и первых рабочих, интенсивностью и сроками воздействия хищников и паразитоидов. По-видимому, в Стрельцовке пресс паразитоидов и хищников выше, чем в Провалье, поскольку в первом отделении выше, чем во втором, доля семей, зараженных до выхода рабочих, и выше доля семей на вторичных гнездах, а в целом популяция оказывается более структурированной по категориям семей.

Для анализа фенотипической структуры поселений, проведенного нами

совместно с М. П. Богуцким, Е. С. Орловой и А. В. Гилевым, использовались только семьи, в которых сохранились самки-основательницы [Русина и др., 2008а].

По вариантам рисунка клипеуса, 2-го тергита, 5 и 6-го стернитов все выборки мономорфны, поэтому эти признаки в дальнейшем анализе фенотипической структуры не рассматривались. Варианты рисунка мезоскутума, 1-го тергита и 2–4-го стернитов приведены в таблице Г.13 Приложения Г. Поскольку во всех выборках 2-го и 3-го стернитов преобладал вариант S1, от 80 до 100 %, то эти выборки можно считать мономорфными и исключить из анализа.

Если в 2007 г. по частотам рисунка мезоскутума, 1-го тергита и 4-го стернита выборки самок из Стрельцовки и Провалья не различались, то в 2008 г. по этим признакам найдены статистически значимые различия ($\chi^2 = 14.38$; $df = 3$; $p < 0.01$; $\chi^2 = 6.40$; $df = 1$; $p < 0.05$, соответственно). В Провалье чаще, чем в Стрельцовке, встречались более светлые варианты рассматриваемых признаков рисунка.

При анализе межгодовых изменений в первую очередь отмечается тот факт, что в фенотипическом отношении поселение ос Провалья в целом более стабильно. По рисунку мезоскутума изменения незначительны, преобладают, примерно в равной доле, варианты Ms3.3 и 3.5. Вместе с тем отметим, что в 2008 г. все же произошла смена доминирующего варианта мезоскутума. Если в 2007 г. вариант Ms3.5 составлял 54.5 %, то в 2008 г. его доля снизилась до 43.4 %, а доминирующим стал вариант Ms3.3 (52.6 %). Однако отмеченные нами изменения долей доминирующих фенотипов при имеющихся выборках по критерию χ^2 недостоверны. По рисунку 1-го тергита рассматриваемое поселение очень стабильно.

В Стрельцовке наблюдались статистически значимые изменения частот рисунка мезоскутума. Снизилась доля доминирующего варианта Ms3.5, увеличилась доля варианта Ms3.3 ($\chi^2 = 8.69$; $df = 3$; $p < 0.05$). По рисунку 1-го тергита метасомы у ос Стрельцовки наблюдались довольно сильные измене-

ния. Доля варианта 1Т4 выросла почти вдвое ($\chi^2 = 6.29$; $df = 2$; $p < 0.05$).

У ос, селящихся на карагане, в 2007 г., по сравнению с 2008 г., доля варианта рисунка 4-го стернита метасомы 4S1 была выше, а соответствующий показатель 4S2 был снижен ($\chi^2 = 5.43$; $df = 1$; $p < 0.05$).

У ос Станично-Луганского отделения, по сравнению с осами из Стрельцовки и Провалья, по рисунку 1-го тергита метасомы существенно выше была доля варианта 1Т4 и был снижен соответствующий показатель 1Т5 ($\chi^2 = 11.28$; $df = 2$; $p < 0.01$ и $\chi^2 = 22.32$; $df = 3$; $p < 0.001$, соответственно). Кроме того, по рисунку 4-го стернита метасомы осы Станично-Луганского отделения реже, чем осы из Стрельцовки, имели более темный вариант 4S2 ($\chi^2 = 7.67$; $df = 1$; $p < 0.01$).

При анализе фенотипических дистанций, проведенном методами многомерного шкалирования, отмечается, что различия между выборками имеются по таким признакам, как рисунок мезоскутума, 1-го тергита и 4-го стернита метасомы (Рисунок 4.20), при этом все выборки из разных отделений ЛПЗ занимают на графике обособленные участки.

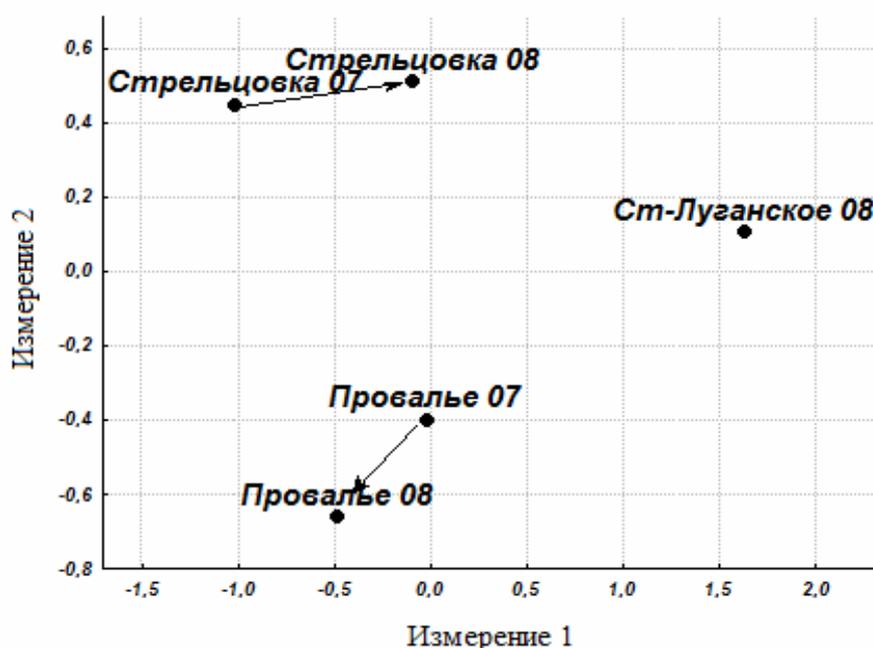


Рисунок 4.20 — Фенотипические различия по трем признакам изученных выборок ос из отделений ЛПЗ [по: Русина и др., 2008а].

На рисунке хорошо видно, что межгодовая изменчивость выражена достаточно отчетливо. Однако направление фенотипического сдвига за 2007–2008 гг. на разных участках ЛПЗ оказалось различным.

Следует отметить, что поселения ос на разных растениях тоже оказались различными по фенотипическому облику (Рисунок 4.21). Так, в Стрельцовке на карагане и пырее поселения ос устойчиво различались в течение двух лет.

Отметим, что, хотя эти различия достаточно велики и по величине сопоставимы с различиями между отдельными пунктами, в разных поселениях они направлены неодинаково (Рисунок 4.21). Кроме того, фенотипический сдвиг выборки ос с караганы из Провалья направлен прямо противоположно по сравнению со Стрельцовкой.

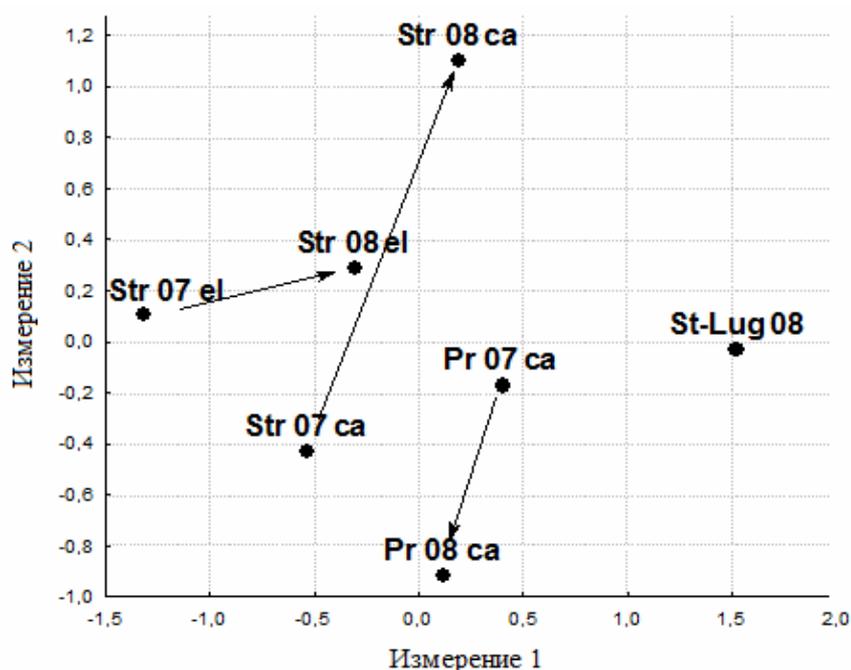


Рисунок 4.21 — Фенотипические различия между выборками ос по трем признакам рисунка в 2007–2008 гг. с разных растений (*ca* – карагана; *el* – пырей); в разных географических пунктах (*Str* – Стрельцовка; *Pr* – Провалье; *St-Lug* – Станично-Луганское отделение).

Попробуем выявить вклад различных признаков в наблюдаемую картину изменчивости (Рисунки 4.22–4.24). Рисунок 4-го стернита не дает содержательно интерпретируемой картины (Рисунок 4.23).

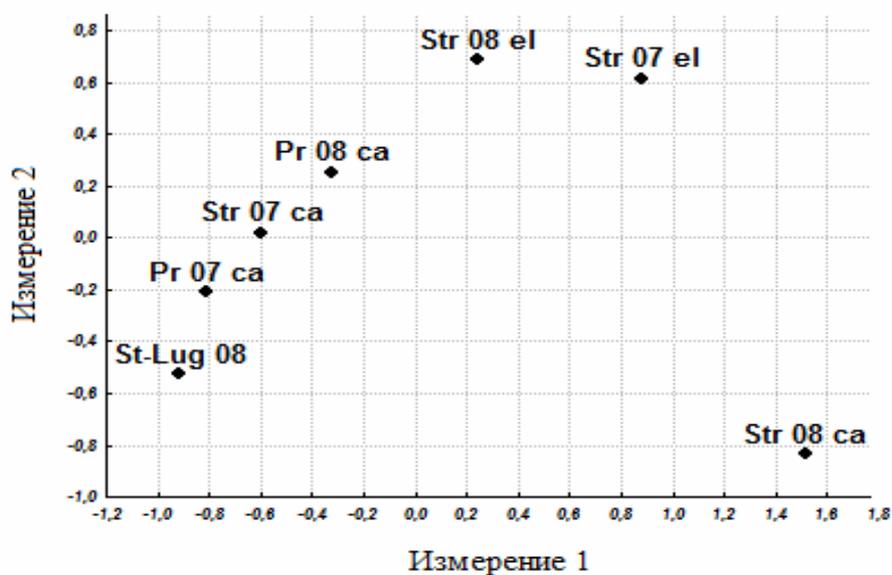


Рисунок 4.22 — Фенотипические различия между выборками ос в 2007–2008 гг. по признакам рисунка 4-го стернита. Примечание: см. Рисунок 4.21.

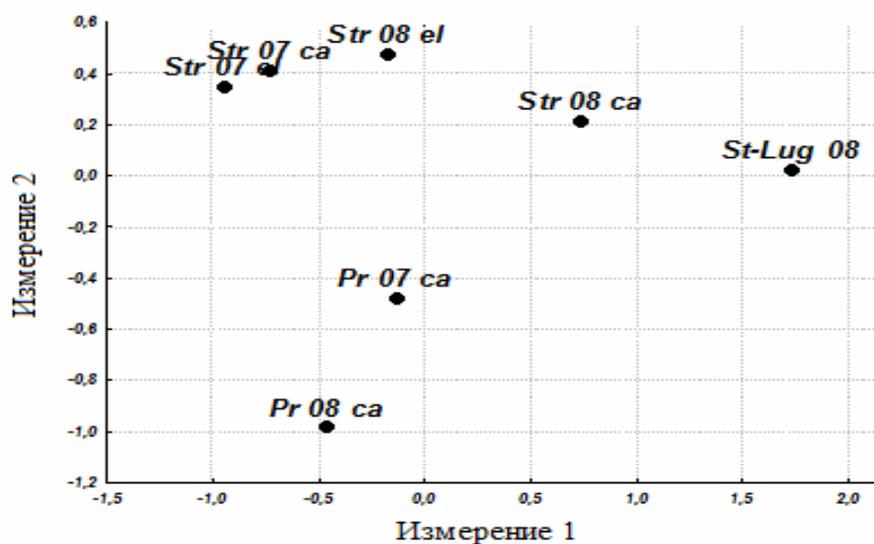


Рисунок 4.23 — Фенотипические различия между выборками ос по признакам рисунка 1-го тергита с разных растений в разных географических пунктах и в разные годы.

Примечание: см. Рисунок 4.21.

Точки разбросаны достаточно сильно, но располагаются на одной кривой. Это может быть связано с тем, что по рисунку 4-го стернита отмечено всего два варианта (причем чаще всего преобладает вариант 3). По рисунку 1-го тергита (Рисунок 4.23) максимально проявляются различия между географическими пунктами: выборки разных отделений ЛПЗ отчетливо обособляются. При этом следует отметить, что фенотипический

сдвиг частот из Стрельцовки с караганы и пырея происходит зачастую в одном направлении.

По частотам вариантов мезоскутума (Рисунок 4.24), выборки из Стрельцовки и Провалья показали отчетливый фенотипический годовой сдвиг. Интересно, что величина этого сдвига в ряде случаев существенно превосходит величину различий между выборками из разных мест.

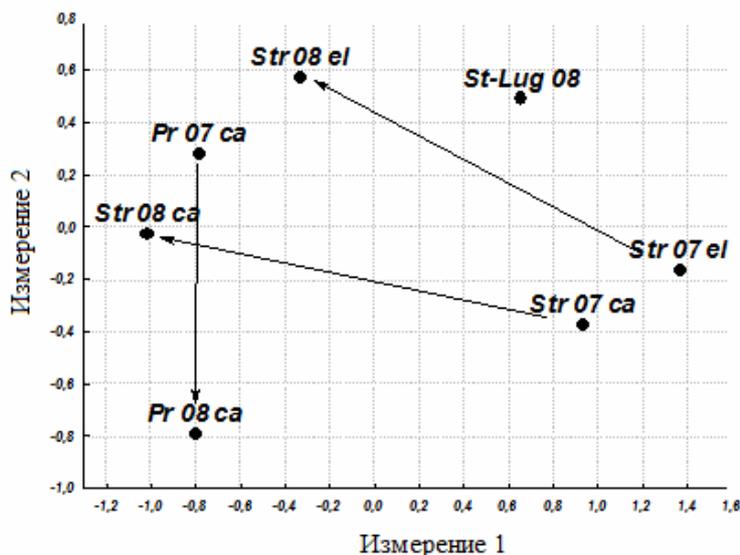


Рисунок 4.24 — Фенотипические различия между выборками ос по признакам рисунка мезоскутума с разных растений в разных географических пунктах и в разные годы.

Примечание: см. Рисунок 4.21.

Кроме того, также различались и выборки ос, гнездящихся на разных растениях. Особо следует отметить, что в 2007–2008 гг. характер этих различий устойчиво сохранялся, хотя величина их несколько менялась. Таким образом, разница между экологическими группами, по крайней мере по рисунку мезоскутума, несмотря на годовые фенотипические сдвиги, оставалась постоянной.

Следует отметить, что у многих полиморфных видов выделяются одна–две типичные формы, распространенные по значительной части ареала, и целый ряд редких форм, различных в разных частях ареала [Новожинов, 1977, 1978, 1979, 1980 и др.]. Большинство популяций вида различаются именно «по шлейфу» редких морф [Животовский, 1991, с. 123]. Это создает

определенные трудности для анализа фенотипических различий. Так, широко распространенный универсальный критерий сравнения χ^2 оказывается недостаточно чувствительным именно к редким вариантам [Животовский, 1991].

В нашей работе различия, выявленные при помощи расстояния Кавалли–Сфорцы [Cavalli–Sforza, Edvards, 1967; Животовский, 1991], в ряде случаев подтверждаются критерием χ^2 . Это случаи, когда действительно наблюдаются существенные различия. Например, в разные годы различались по рисунку мезоскутума выборки из Стрельцовки. Были случаи, когда проявлялись различия больших выборок ос даже из разных отделений ЛПЗ в 2008 г. Вместе с тем с помощью расстояния Кавалли–Сфорцы удалось выявить ряд различий, которым можно дать биологическую интерпретацию, и, более того, – различия, устойчиво сохранявшиеся в течение двух лет наблюдений. Таким образом, в изучении и особенно в мониторинге фенотипического состава популяций, где изменения от года к году, скорее всего, будут сравнительно небольшими, однако в течение ряда лет могут привести к существенной смене фенооблика, использование расстояния Кавалли–Сфорцы выглядит предпочтительнее. Полученные нами результаты хорошо соответствуют этим представлениям.

В целом, подводя итог, можно отметить следующее. Осы из разных отделений ЛПЗ фенотипически обособлены, в основном за счет рисунка 1-го тергита, поскольку картина фенотипической дифференциации выборок ос по этому признаку наилучшим образом совпадает с картиной дифференциации по всем трем признакам. Различия между осами, гнездящимися в разных растительных сообществах, преимущественно выражены в рисунке мезоскутума.

В целом выборки из разных отделений ЛПЗ существенно различаются по всему комплексу изменчивых признаков. Поскольку величина годовых сдвигов оказалась существенно меньше, чем величина различий между отдельными участками ЛПЗ, то в рамках хроно-географического подхода

[Васильев и др., 2000] такую картину (Рисунок 4.20) можно истолковать как хорошую обособленность изученных группировок друг от друга. Дополнительным подтверждением этому служит разнонаправленность, а следовательно, независимость годовой динамики фенооблика. Поскольку явных физических преград, способствующих изоляции данных поселений ос, хорошо и активно летающих насекомых, не наблюдается, мы можем утверждать, что имеем дело с так называемой изоляцией расстоянием [Wright, 1943]. Расстояние между изученными пунктами столь велико, что само по себе препятствует эффективной миграции и выравниванию фенооблика.

4.4.4 Фенотипическая структура поселений *Polistes nimpha* в разных частях ареала

4.4.4.1 Изменчивость рисунка самок-основательниц *Polistes nimpha*

В Крыму и в Херсонской обл. *P. nimpha* заселяет чердаки зданий, гнездится под навесами крыш зданий и гаражей. На чердаках жилых зданий Симферополя и Ялты в первой декаде мая 2006 г. А. В. Фатерыгой было найдено 85 семей *P. nimpha*. Доля плеометроза в Крыму составила 27.1 % (23 из 85). Изредка в Крыму, по данным А. В. Фатерыги (личн. сообщ.) и по нашим данным (на территории Карадагского природного заповедника найдено в начале мая 2006 г. два гнезда), встречаются гнезда и на растениях.

На чердаках жилых зданий и хозяйственных построек пгт Высокополье Херсонской обл. С. А. Черствым было найдено в первой декаде мая 2006 г. 34 гнезда. Доля плеометроза составила 8.8 % (3 из 34). В двух семьях было по две самки, а в одной – три. Гнезд на растениях в Херсонской, Николаевской и Одесской обл. не находили [Русина, 2006а].

На склонах балок урочища Вакаловщина Пищанского лесничества, расположенного неподалеку от сел Кияница и Вакаловщина Сумского р-на Сумской обл., на травянистых растениях А. В. Говоруном найдено в

середине мая 2006 г. 23 гнезда. В одной семье было две самки-основательницы, таким образом, доля плеометроза составила 6.3 %.

В Провальском отделении ЛПЗ 116 самок-основательниц *P. nimpha*, по данным сборов 10–12 мая 2006 г. С. В. Глотова, гнездились поодиночке на *Caragana frutex*. У этого вида гнездование на растениях часто встречается в северных областях Украины (Киевская, Черниговская, Черкасская, Донецкая и Луганская обл.) [Мысник, Русина, 2001; Русина, 2006а; Русина, Шиян-Глотова, 2007]. Семьи этого вида отмечались и в укрытиях [Русина, 2006а; Русина, Богуцкий, 2009].

В южном Зауралье (Курганская обл. РФ) также встречаются обе формы гнездования [Пеканова и др., 2007]. Из 27 семей, отмеченных под крышами зданий в с. Сычево Кетовского р-на Курганской обл. в 2006 г., четыре семьи (доля плеометроза – 15.4 %) имели по две самки-основательницы. Все 20 гнезд этого вида, найденные И. А. Пекановой на *Artemisia vulgaris* L., были основаны одиночными самками.

Несмотря на то, что жизненный цикл семей в разных частях ареала сходен, продолжительность цикла и его основные фенологические параметры различаются. Так, в южных частях ареала гнездование и выход рабочих наблюдаются раньше, чем в северных. Начало гнездования в Нижнем Приднепровье отмечается в первой половине мая, первые рабочие появляются в середине июня [Русина, 2006а]. В южном Зауралье начало гнездования приходится на вторую половину мая, а выход рабочих отмечается в последних числах июня – начале июля [Пеканова и др., 2007]. Существенны различия и в продуктивности семей. Размеры гнезд из Нижнего Приднепровья в 1,5–2 раза превышают таковые из Зауралья (в среднем 152 ячеек против 88 соответственно).

Частоты вариантов рисунка самок-основательниц 2006 г. из Крыма ($N = 126$), пгт Высокополья Херсонской обл. ($N = 38$), Сумской обл. ($N = 24$), Провалья Луганской обл. ($N = 116$) и из с. Сычева Курганской обл. ($N = 47$) приведены на рис. 4.25 А, Б, В.

Как показал анализ, по рисунку клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы (табл. Г.14 Приложения Г) отдельные выборки существенно различаются, что свидетельствует об их принадлежности к разным совокупностям. По частотам вариантов рисунка самки Луганской и Сумской обл. сходны. Выборки самок Херсонской обл. и Крыма различаются только вариантами рисунка 1-го тергита метасомы (табл. Г.14 Приложения Г). Осы северо-восточных выборок оказываются заметно темнее. В ряду Крым – Херсон – Луганск – Сумы уменьшается доля вариантов клипеуса С3, но возрастает доля С5. У зауральских самок, гнездящихся на растениях, появляется С6 ($\chi^2 = 13.01; p = 0.011$) (Рисунок 4.25 А).

Между выборками из разных пунктов выявлены различия и по рисунку мезоскутума ($\chi^2 = 10.61; p = 0.031$). У ос из зауральской выборки чаще встречается вариант Ms3.2; кроме того, только у них был отмечен вариант Ms3.5 (Рисунок 4.25 Б).

В южных поселениях чаще встречаются варианты рисунка 1-го тергита метасомы 1Т4 и 1Т3, а в северных – 1Т5, причем по этому признаку происходит отчетливая смена вариантов рисунка ($\chi^2 = 64.39, p < 0.001$).

Если рассматривать варианты рисунка самок в целом, то можно отметить как сходство, так и существенные различия изученных выборок (табл. Г.15 приложения Г). По характеру сочетаний вариантов рисунка наибольшее сходство отмечалось у ос Крыма и Херсонской обл., где доминировали фенотипы: С5–Ms3.4–1Т4, С5–Ms3.4–1Т3, С5–Ms3.3–1Т4 и С5–Ms3.3–1Т3.

Были сходны между собой также осы Сумской и Луганской обл., где доминировали фенотипы С5–Ms3.4–1Т5 и С5–Ms3.3–1Т4. Доминирующие морфы ос из Курганской обл. существенно отличались от украинских по фенооблику, поскольку среди них на растениях преобладали С5–Ms3.5–1Т5, а в укрытиях – С5–Ms3.2–1Т3.

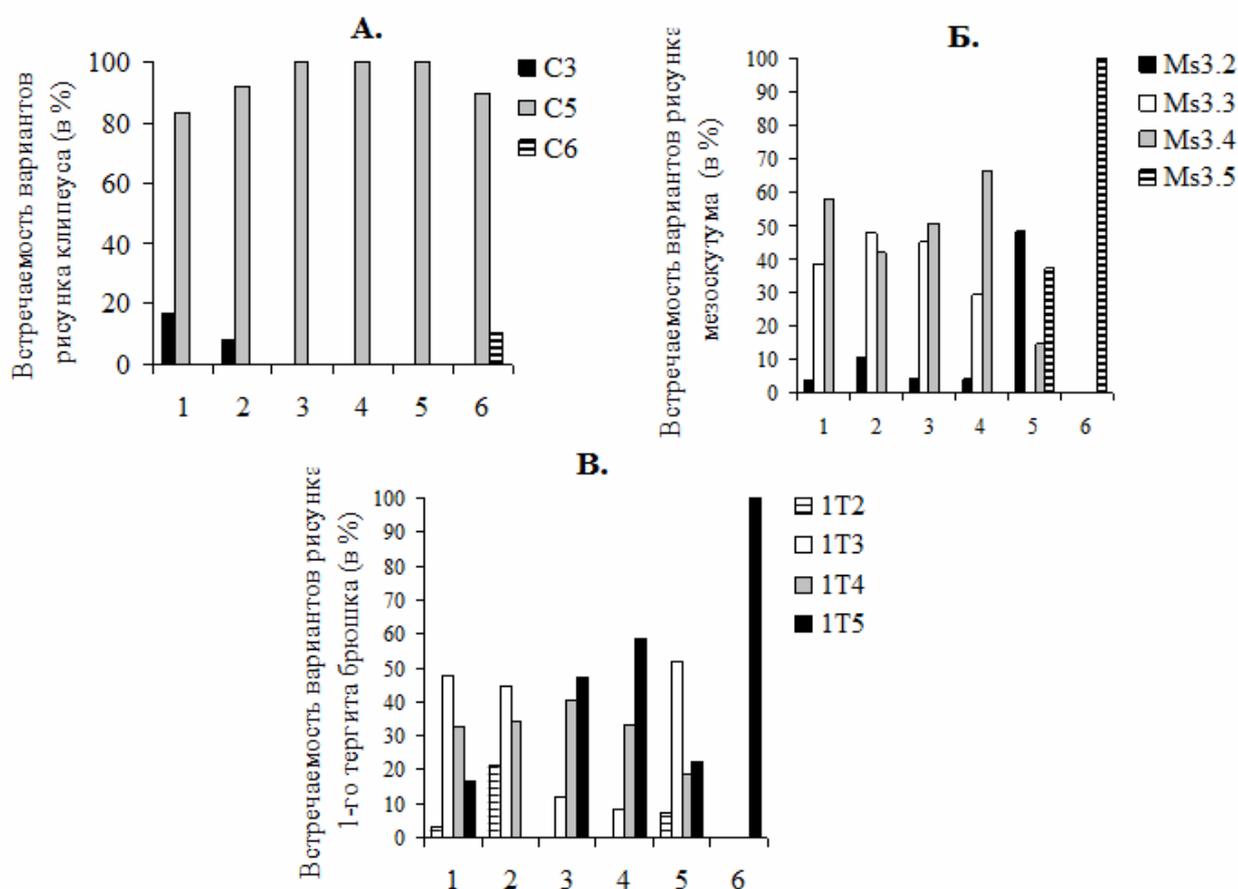


Рисунок 4.25 — Частоты встречаемости разных вариантов рисунка (А – клипеуса, Б – мезоскутума, В – 1-го тергита метасомы) самок-основательниц *Polistes nimpha* (Christ) из разных частей ареала: 1 – Крым, 2 – Херсонская обл., 3 – Луганская обл., 4 – Сумская обл., 5 – Курганская обл., укрытия, 6 – Курганская обл., растения.

Такое сходство может указывать на то, что каждая из этих объединенных выборок принадлежит к одной популяции. При этом частоты встречаемости вариантов рисунков тоже довольно близки, что также может свидетельствовать об их принадлежности к одной естественной группировке ос.

Своеобразие популяции ос южного Зауралья проявляется в наличии вариантов рисунка, не встречающихся среди ос из украинских выборок, таких, как C5–Ms3.5–1T5, C5–Ms3.5–1T4, C5–Ms3.5–1T3, C5–Ms3.2–1T5 и C6–Ms3.5–1T5. Следует отметить, что вариант C5–Ms3.5–1T5 – самый массовый по частоте встречаемости у зауральских ос.

4.4.4.2 Связь рисунков самок-основательниц *Polistes nimpha* с их биотопической приуроченностью

При анализе взаимосвязь между характером рисунка клипеуса и мезоскутума самок-основательниц *P. nimpha* и биотопической приуроченностью их гнездования не обнаружена (Рисунок 4.26 А, Б). Однако с выбором местообитания, как оказалось, связан характер рисунка 1-го тергита метасомы самок. Так, отдельный кластер образуют выборки ос, гнездящихся в укрытиях, – Крым, Херсонская обл. и Курганская обл. Второй кластер образуют выборки ос с Украины, гнездящихся на растениях (Луганская обл., Сумская обл.). Обособленно от последних стоит выборка ос с растений Курганской области (Рисунок 4.26 В).

Полученные результаты, кроме того, свидетельствуют о склонности ос разных морфотипов к различным формам гнездования (на растениях и в укрытиях). Осы с более темными рисунками метасомы (1Т4–1Т5) предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлыми (1Т2–1Т4) – в укрытиях. Что особенно интересно, эти предпочтения сохраняются на огромной части ареала этого вида, от Крыма до Зауралья.

Таким образом, осы Украины отчетливо распадаются на две естественные группировки – южную и восточную, хорошо различающиеся по массовым фенотипам. Осы Зауралья отличаются от украинских наличием темного варианта рисунка клипеуса (С6), мезоскутума (Ms3.5) и темных вариантов 1-го тергита метасомы (1Т4 и 1Т5). Можно предположить, что рисунки мезоскутума и 1-го тергита метасомы маркируют какие-то особые характеристики этого вида ос. Так, по характеру рисунка мезоскутума в пределах Крыма различаются самки, проявляющие склонность к разным способам основания семей: гаплометрозу и плеометрозу [Русина и др., 2007в, см. главу 5].

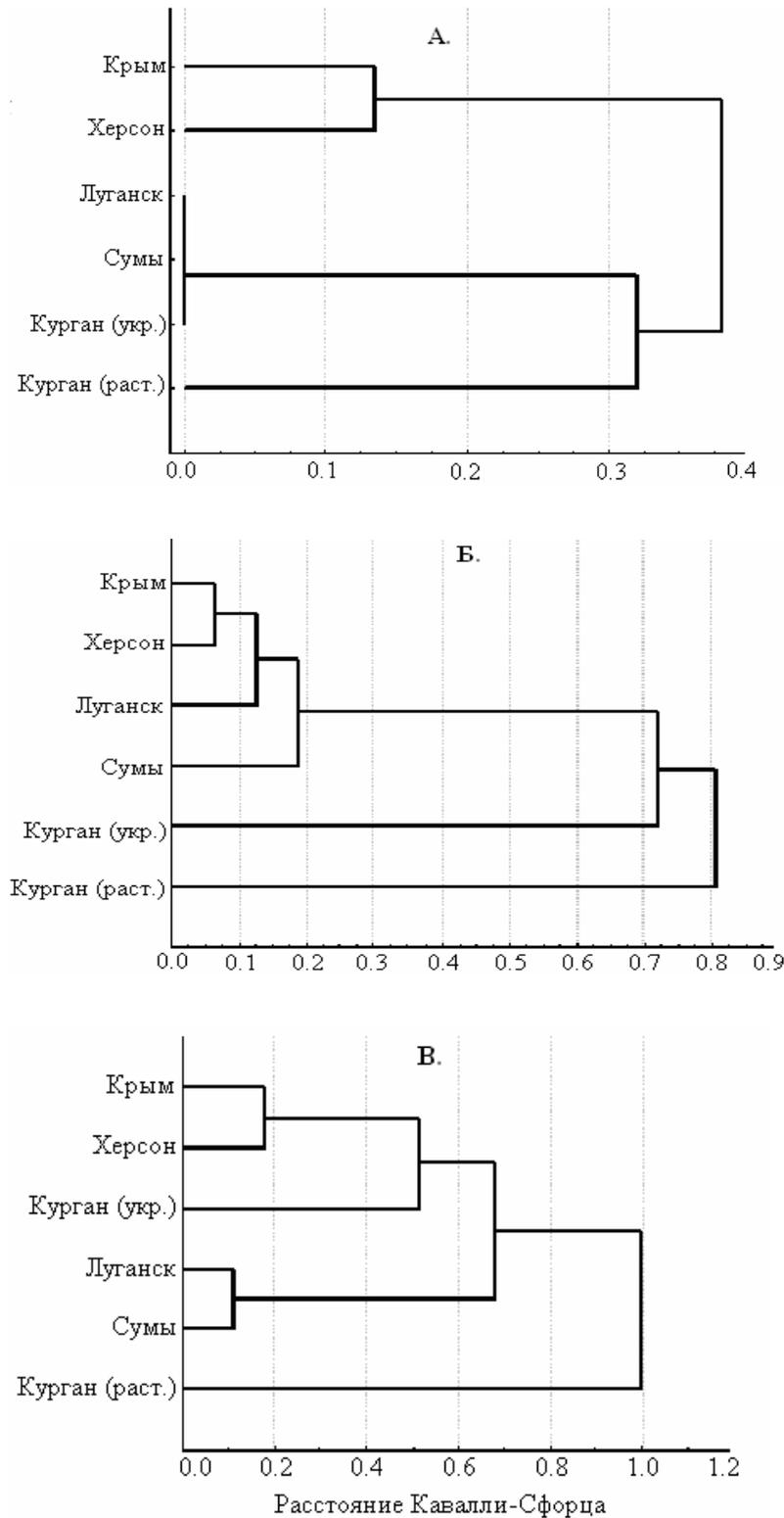


Рисунок 4.26 — Дендрограмма сходства изученных выборок *Polistes nimpha* (Christ) по рисунку: А – клипеуса, Б – мезоскутума, В – 1-го тергита метасомы [по: Русина и др., 2007в].

Каким образом разные признаки рисунка могут маркировать разные уровни организации, от отдельных поселений, демов и даже семей до популяций и групп популяций, – предмет дальнейших исследований.

4.5 Эколого-географические закономерности изменчивости и полиморфизма у ос-полистов

Устойчивость фенооблика популяции во времени и, в частности устойчивость полиморфизма, в современной литературе трактуется как следствие длительного процесса приспособления популяции к конкретным условиям среды.

Наличие эколого-географических закономерностей изменчивости и полиморфизма у насекомых обсуждалось многими исследователями [Добжанский, 1924; Береговой, 1971, 1972, 1978; Новоженев, 1977, 1978; Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985; и др.]. Географическую изменчивость в целом объясняют различным направлением отбора в разных местностях. В условиях конкретного местообитания набор и частота морф в популяции не случайны, а являются следствием исторически длительного приспособления популяции к условиям существования.

Так, Е. Б. Федосеева [2010] показала существенные изменения фенотипа (снижение размеров, увеличение хетотаксии и ассиметрии) у рабочих муравьев *Formica aquilonia* Yarrow, которые сопровождали депопуляцию этого вида в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» Московской обл. РФ, возникшую после массовых повреждений муравейников браконьерами, кабанам и дятлами [Захаров, Калинин, 2007].

С. О. Сергиевский [1985] отмечает наличие циклических изменений соотношения фенотипов в одних популяциях и высокую стабильность фенооблика – в других. Однако пути такого приспособления у близкородственных видов могут быть различными, примером чему служат и осы-полисты. Так, в популяциях, построенных по жесткому типу, чувствительных к социальной стимуляции (*P. dominula* на Ивано-Рыбальчанском участке заповедника), изменение условий существования сопровождается перестройкой пространственно-этологической структуры и выращиванием в разных категориях семей фенотипически различающегося потомства. Самки, крупные по размерам с более светлыми вариантами 1-го

тергита метасомы, но с темными клипеусом и мезоскутумом, выращиваются в успешных гапло- и в части плеометротичных семьях. Мелкие будущие основательницы с более темными вариантами рисунков чаще появляются в семьях с высоким уровнем конфликтов (при плеометрозе, в семьях с яйцекладущими рабочими и в узурпированных семьях), а также в семьях, сильно зараженных клещом и паразитоидами, и во вторичных гнездах. В таких семьях нарушен трофический режим выращивания личинок, что, по-видимому, и приводит по достижении ими имагинальной стадии к существенным изменениям размеров, характера рисунка и поведения.

Тот факт, что фенооблик нового поколения основательниц к осени возвращается к прежнему (стабильному в ряду поколений) состоянию, может иметь генетическую основу (как закрепленная отбором норма реакции популяции), а также быть результатом воздействия внешних факторов, в частности специфичного для данной местности состава корма личинок, его количества, степени зараженности клещом, температурного режима августа, когда выращиваются будущие основательницы. В последнем случае можно предполагать, что внешние факторы в этот чувствительный период оказываются достаточно стабильными в течение ряда лет, что и приводит к наблюдаемой стабильности фенооблика популяции.

Приспособление популяций, устойчивых к социальной стимуляции и с более выраженными чертами корпускулярных систем, происходит путем отбора на выращивание высокоплодовитых основательниц: у *P. gallicus*, например, в Херсонской обл., а у *P. nimpha* в Зауралье (по данным И. А. Пекановой и А. В. Гилева) [Rusina et al., 2011]. Популяции этих видов представляются в большей степени зависимыми от колебаний условий среды, о чем свидетельствуют резкие фенотипические сдвиги. Однако поскольку в период выращивания будущих основательниц *P. gallicus* в ЧБЗ внешние условия оказываются стабильными, то это и обуславливает, по-видимому, стабильность фенооблика поселения.

Вместе с тем характеристики меланинового рисунка различных отделов

тела отражают разные компоненты изменчивости ос-полистов. Так, по частотам рисунка 1-го тергита различия наиболее четко выявляются у *P. nimpha* в Луганской обл., а у *P. gallicus* – в Херсонской обл. По частотам рисунка мезоскутума у всех трех видов наиболее выраженными оказываются межгодовые различия, то есть этот признак более лабилен. По этому же признаку из года в год наблюдаются устойчивые различия у *P. nimpha*, гнездящихся на разных растениях Стрельцовой степи Луганского заповедника, то есть признак, напротив, проявляет большую консервативность по сравнению с рисунком 1-го тергита метасомы. Такие особенности распределения фенотипов отчасти могут быть объяснены естественными различиями состава кормов в разных биотопах. Это подтверждают результаты экспериментов: если слабое изменение пищевого рациона не влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц *P. dominula*, то сильное изменение рациона сказывается в пределах семьи на меланизации 1-го тергита брюшка, а в пределах поселения выявляются различия также и по частотам вариантов мезоскутума.

При анализе биотопических предпочтений гнездования на растениях или в укрытиях обнаружены различия по рисунку 1-го тергита метасомы у самок-основательниц *P. nimpha* и у *P. dominula*. Осы *P. nimpha* с более темными рисунками метасомы (1Т4–1Т5) гнездятся на растениях, а с более светлыми (1Т2–1Т4) – в укрытиях, причем эти предпочтения сохраняются на огромной части ареала этого вида, от Крыма до Зауралья. Локальные различия в распределении частот морф у *P. dominula* при открытом и скрытом гнездовании могут быть также обусловлены зараженностью семей клещом *Sphexicozela connivens* [Орлова и др., 2011]. Наконец, следует отметить, что большинство изученных признаков у ос-полистов в одних частях ареала в некоторых популяциях оказываются мономорфными, в то время как в других популяциях они достаточно изменчивы. Это может свидетельствовать как о разной консервативности некоторых признаков, так и о неодинаковом давлении стабилизирующего отбора в разных популяциях.

Выводы из главы 4

Впервые показано, что у всех особей женского пола (самок-основательниц, рабочих особей и будущих основательниц) изменчивость меланинового 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. Проведенный сравнительный анализ показал, что изменчивость рисунка у трех видов полистов в целом оказывается сходной и может быть представлена как процесс усиления меланизации определенной части тела насекомого, но в несколько различных направлениях. При этом *P. nimpha* оказывается более изменчивым, чем *P. dominula* и *P. gallicus*, – изменчивость рисунка у него обнаружена на большем числе частей тела.

Впервые показано, что на размеры и характер меланинового рисунка будущих основательниц *P. dominula* могут влиять особенности их питания на личиночной стадии. 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. 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 при этом почти непигментированным.

Впервые исследовано влияние зараженности клещом *Sphexocozele*

connivens на фенотипическую изменчивость будущих основательниц *P. nimpha*. Слабое заражение личинок осы клещом *S. connivens* 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 ведет к измельчанию развивающихся из них имаго и влияет на соотношение частот морф у выращиваемых основательниц в пользу светлых вариантов 4-го стернита метасомы.

В ходе сезонных исследований фенотипического состава поселений *P. dominula* и *P. gallicus* впервые обнаружена его динамическая стабильность. Результаты многолетних полевых учетов свидетельствуют о том, что изменения встречаемости фенотипов *P. dominula* и *P. gallicus* происходят по определенным траекториям. Перед уходом на зимовку будущие основательницы характеризуются определенным соотношением фенотипов, сохраняющимся из года в год. Зимой происходят изменения в направлении увеличения частот темных вариантов, и этот сдвиг тем сильнее, чем суровее зима. Весной, в период основания гнезда, и далее летом, после выхода рабочих, направленность и степень дальнейшего изменения фенооблика самок-основательниц определяется преимущественно смертностью семей в результате воздействия хищников. Этот фактор имеет в значительной мере случайный характер. Тот факт, что фенооблик нового поколения основательниц к осени возвращается к стабильному состоянию, может объясняться воздействием некоего фактора (факторов), в частности, специфичным для данной местности составом корма у личинок и его количеством, паразитарным фоном, а также температурным режимом августа, когда выращиваются будущие основательницы.

В ходе полевых исследований обнаружено, что разные признаки меланинового рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос-полистов. Биотопические предпочтения к гнездованию на растениях или в укрытиях у *P. nimpha* и *P. dominula* маркируются рисунками 1-го тергита метасомы. Самки-основательницы *P. nimpha*, в отличие от *P. dominula*, с

более темными вариантами рисунка метасомы предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлыми – в укрытиях. Эти предпочтения у *P. nimpha* сохраняются на огромной части ареала этого вида, от Крыма до Зауралья.

Фенотипические различия между выборками самок-основательниц как у *P. nimpha* (в разных отделениях Луганского природного заповедника), так и у *P. gallicus* (в различных взаимно удаленных участках Херсонской обл.) наиболее четко выявляются по частотам рисунка 1-го тергита. По частотам вариантов мезоскутума у *P. nimpha*, *P. gallicus* и *P. dominula* выражены межгодовые различия, а также различия между основательницами *P. nimpha*, гнездящимися в разных растительных сообществах Стрельцовского отделения ЛПЗ. В рамках хроногеографического подхода такая картина рассматривается как хорошая обособленность изученных группировок друг от друга.

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

5.1 Подходы к анализу организации поселений

В популяциях многих видов животных выделяются специализированные в поведенческом отношении группы особей, сходных по выбору мест поселения, составу добываемой пищи, специфике поискового, защитного, территориального, ориентировочного и пр. поведения [Krebs, Davies, 1993; Sinevro, Clobert, 2003; Scantlebury et al., 2008; Резникова, 2008 и др.]. Такая дифференциация может базироваться на психофизиологических характеристиках, выражающихся в предпочтении определенных стимулов, уровне агрессивности, скорости и характере реакции и др. Передача информации другим членам популяции осуществляется посредством сигналов различной природы: звуковых, ольфакторных, тактильных и зрительных. У некоторых позвоночных и беспозвоночных животных поведенческая специализация сопровождается морфологическими различиями, например, окраской и размерами [Sinevro, Lively, 1996; Vercken et al., 2007]. Так, у ресоциальных видов ос показана разнокачественность самок-основательниц в популяции и в плеометротичной семье по ряду морфофизиологических и поведенческих свойств: размерным характеристикам, меланиновым рисункам, гормональной активности и агрессивности [Turillazzi, Pardi, 1977; Dropkin, Gamboa, 1981; Noonan, 1981; Sullivan, Strassmann, 1984; Röseler et al., 1984; Русина и др., 2007б, в].

На ранних этапах развития плеометротичной семьи все самки откладывают яйца, хотя и отмечаются индивидуальные различия в плодовитости. В дальнейшем устанавливается репродуктивный контроль доминантной самки над остальными самками [Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969; Reeve, 1993; Seppä et al., 2002; Tibbetts, Reeve, 2000, 2008; Русина, 2006а]. При этом доминантные особи имеют более развитые яичники и более

высокую эндокринную активность [Turillazzi, Pardi, 1977; Röseler et al., 1980, 1984, 1985, 1986; Turillazzi et al., 1982; Sullivan, Strassmann, 1984; Tibbetts et al., 2011a; Tibbetts, Sheehan, 2012]. Вместе с тем α -самки сохраняют свой доминантный статус и после удаления яичников [Röseler, Röseler, 1989]. К моменту выхода рабочих подчиненные самки часто исчезают из состава семьи вследствие случайной гибели при фуражировке или изгнания доминантной самкой [Pfennig, Klahn, 1985; Reeve, 1991; Русина, 2006а; Tibbetts, Huang, 2010].

Модельным видом, на котором удалось проследить роль различных факторов, связанных с формированием иерархии доминирования в плеометротичной семье, стал *Polistes dominula* – один из самых распространенных в южных и центральных районах Палеарктики представителей ресоциальных ос-полистин. Он селится как на растениях, так и в укрытиях. У этого вида, как и у других видов ос-полистов, закладка гнезда может осуществляться как одной самкой (гаплометроз), так и несколькими основательницами (плеометроз) [Röseler, 1985; Reeve, 1991]. Групповому основанию семьи способствуют совместная зимовка самок и филопатрия [Dapporto et al., 2006; Dapporto, Palagi, 2006; Русина, 2006а]. Известно, что семьи с несколькими основательницами более жизнеспособны и продуктивны, в них раньше появляются рабочие [Гречка, Кипятков, 1984], они успешнее противостоят внутривидовой узурпации семьи чужой самкой и лучше защищают расплод от нападения беспозвоночных хищников [Gibo, 1978; Röseler, 1991; Rusina, 2003]. После разрушения гнезда восстановление его несколькими самками также более эффективно [Русина, 1999в]. Имеются данные, что в итальянских поселениях этого вида в укрытиях ранг особи коррелирует с ее размерами: α -самки *P. dominula* из семей, состоящих из двух основательниц, чаще превосходили β -особей по ширине головы, груди и по длине крыльев, однако эта тенденция была выражена в разные годы в различной степени [Turillazzi, Pardi, 1977; Cervo et al., 2008], а в немецкой и испанской популяциях вообще отсутствовала [Röseler, 1991; Cant, Field, 2001;

Green et al., 2012]. У ряда других видов полистов доминантные самки, как правило, крупнее, чем подчиненные [*P. fuscatus* – Noonan, 1981; *P. metricus* Say – Dropkin, Gamboa, 1981; *P. nimpha* – Русина и др., 2007в]. У *P. annularis* такую зависимость обнаружить не удастся [Sullivan, Strassmann, 1984]. В семьях *P. dominula* из укрытий Германии ранг особи связан не с размерами, а со сроками прилета к месту гнездования [Röseler et al., 1980, 1984, 1985, 1986; Röseler, 1991]. У особей, первыми прилетающими на место гнездования, в дальнейшем выше овариальный индекс и гормональная активность. Этот вид оказался недавно интродуцированным в США [Liebert et al., 2006].

Э. Тиббетс и Дж. Дейл [Tibbetts, Dale, 2004] провели детальные исследования сигнального значения рисунка клипеуса в парных взаимодействиях незнакомых друг с другом самок *P. dominula*, собранных в Итаке, шт. Нью-Йорк, (апрель–май 2003 г.). У каждой осы определялось число черных пятен и их расположение, а также особенности разорванности рисунка (вариативность количества черного пигмента, расположенного вдоль горизонтали). Как количество пятен, так и доля пигментированной части клипеуса оказались тесно связаны с шириной головы (у полистов ширина головы является размерной характеристикой, тесно коррелирующей с другими параметрами).

Кроме того, было показано, что рисунок на клипеусе предсказывает способность к социальному доминированию, причем не только в связи с размерами тела. Так, в первой группе опытов подбирали пары самок, близких по массе тела, чтобы устранить влияние данного параметра, и наблюдали за их поведением в процессе борьбы за доминирование. Доминирующие самки имели большее число темных пятен на клипеусе, и «индекс разорванности рисунка» у них был существенно выше. Разорванность лицевого рисунка оказалась единственным значимым морфологическим показателем, предсказывающим характер дальнейших взаимоотношений самок. После установления иерархического статуса число попыток доминирования

α -особей положительно коррелировало со степенью разорванности рисунка у β -самок.

Авторы заключили, что после установления иерархии подчиненные осы «платят» большую социальную цену, если их рисунок сигнализирует о большей агрессивности. Одна из их гипотез состояла в том, что «честность» может поддерживаться, если «дезинформаторы» будут вынуждены платить цену, превосходящую выгоды от имитации. Основные доказательства в пользу гипотезы социальной цены, по их мнению, могут быть получены, если особи с экспериментально измененным обликом вызывают больше агрессии, чем «честные» особи.

Гипотеза проверялась двумя способами. Прежде всего выяснили, реагируют ли α -особи на естественных «дезинформаторов», то есть на подчиненных ос, которые имеют рисунок, присущий доминантам. Чтобы изучить реакцию на «дезинформаторов», созданных экспериментально, провели вторую серию опытов, в которых на рисунок одной из ос каждой пары наносилась краска одним из следующих способов: (1) без изменения рисунка (контрольная группа), (2) отрицательные и (3) положительные «дезинформаторы» были окрашены так, чтобы соответственно понизить или повысить обозначаемый рисунком ранг. Вторая оса каждой пары оставалась интактной. Обработка не оказывала существенного влияния на поведение ос до установления доминирования. Окрашивание также не влияло на ранг особи (в 29 из 72 проб обработанные осы стали доминантами). Иными словами, положительные дезинформаторы не имели больше шансов стать доминантами по сравнению как с контрольными особями, так и с отрицательными дезинформаторами. Частоты демонстраций угрозы и попыток доминирования были сходны у обработанных и необработанных ос и не зависели от обработки. Поведение же после установления доминирования сильно зависело от изменения сигнального рисунка. Подчиненные «дезинформаторы», сигнализирующие о более высоком статусе, и те, у которых сигнализируемый ранг был изменен в сторону

уменьшения, испытывали больше попыток доминирования со стороны доминантной самки, чем контрольные β -особи. В обоих случаях усиление агрессии, по мнению исследователей, объясняется реакцией α -особи на улавливаемое ею расхождение между сигнальным рисунком «дезинформаторов» и другими показателями качества (например, поведенческими и/или феромонными). В заключение делается вывод: «нечестная» информация о статусе у *P. dominula* держится под контролем с помощью социальной цены. Поскольку агрессивность особи и доминантная иерархия играют важную роль в возникновении конфликтных ситуаций в семье, включая порядок смены α -самки, разделение функций, распределение пищи, увеличенная агрессия обходится дорого, постольку она предполагает физиологические и временные затраты, а также увеличивает риск травм, сокращая тем самым продуктивность семьи.

Вместе с тем следует отметить, что изменчивость числа, формы меланиновых пятен и индекса разорванности рисунка клипеуса у самок-основательниц *P. dominula* из США существенно выше, чем в южноукраинских, итальянских или испанских популяциях, изученных в этом отношении [Русина и др., 2004а, 2007б, в; Русина, 2009; Cant, Field, 2001; Cervo et al., 2008]. В статье Тиббетс с соавторами [Tibbetts et al., 2011] по южноукраинской выборке приводятся иные результаты, но это вызвано тем, что расчеты производились для всех самок без разграничения рабочих и основательниц.

Однако это не может служить достаточным основанием для столь категоричного вывода об отсутствии сигнальных свойств рисунка клипеуса, какой делают итальянские исследователи [Cervo et al., 2008]. Скорее, некоторое недоверие вызывает сама методика Тиббетс и Дейла, основанная на нанесении краски на клипеус. По нашим наблюдениям, такие манипуляции приводят к дестабилизации отношений в семье, поскольку окрашенные особи переключаются на чистку головы и ротовых частей, проводя большую часть времени на тыльной стороне сота: некоторые из них

затем изменяют свой доминантный статус. Вместе с тем гипотеза социальной цены является основной при объяснении «честности» знаков статуса у птиц и многих других групп животных [Rohwer, Rohwer, 1978; Ralph et al., 1979; McGraw et al., 2002], хотя, на наш взгляд, она еще нуждается в доказательствах.

Таким образом, данные о связи социального ранга с размерами, рисунком и сроками прилета самок к местам гнездования достаточно противоречивы. Проблему, как нам кажется, можно решить путем «ухода от противопоставления и изменения характера вопроса с тем, чтобы он охватывал более широкий контекст» [Матурана, Варела, 2001]. В данном случае речь может идти о выходе за рамки отношений доминирования–подчинения в семье и об изучении процессов формирования локальных поселений самками-основательницами разных морфотипов в пространственно–временном отношении, а в целом – об организации фенотипической изменчивости самок-основательниц.

Ниже будут рассмотрены некоторые примеры организации фенотипической изменчивости в локальных поселениях ос-полистов и выделены ее состояния.

5.2 Анализ фенотипической изменчивости самок-основательниц ос-полистов на этапе формирования поселения и выращивания первых рабочих

Размеры гаплотропических семей (по числу ячеек, яиц, личинок разных возрастов, куколок и выращенных имаго) использовали для косвенной оценки относительного возраста семей до выхода рабочих и, следовательно, сроков их закладки: более крупные семьи считали основанными раньше.

О неслучайном выборе места гнездования говорили в тех случаях, когда обнаруживались корреляции между размерами семей и их пространственными характеристиками. Например, положительные значения коэффициента корреляции размеров семьи с высотой прикрепления гнезда

могут свидетельствовать о том, что основательницы, приступившие к гнездованию раньше, располагали свои гнезда выше, чем самки, загнездившиеся позднее. Корреляции размеров семей с расстоянием до ближайшего соседа указывают на то, что рано загнездившиеся основательницы привлекали к гнездованию других особей.

О неслучайных различиях в характере гнездования самок разных морфотипов свидетельствуют корреляции их меланиновых рисунков с пространственными и временными характеристиками начала гнездования. О неслучайном выборе способа гнездования (одиночного или в скоплениях семей, гапло- или плеометроза, позиции в иерархии доминирования) говорили в тех случаях, когда обнаруживались различия, оцениваемые при помощи критерия χ^2 , в частотах меланиновых рисунков у сравниваемых выборок особей.

Имеющийся у нас материал представляет спектр различных состояний организации фенотипической изменчивости самок-основательниц в локальных поселениях.

5.2.1 Формирование поселений самками-основательницами ос-полистов разных морфотипов при гнездовании на растениях

Ежегодно при гнездовании на растениях погибает от хищников более 80 % семей *P. gallicus*, *P. dominula* и *P. nympha* [Русина, Гречка, 1993; Русина, 2006а; Русина, Богущкий, 2009]. Следует отметить, что рассматриваемые ниже поселения этих видов были в разной степени заражены первой генерацией паразитоида *Latibulus argiolus* и клещом *Sphexicozela connivens*. Веерокрылка *Xenos vesparum* не отмечалась.

5.2.1.1 *Polistes gallicus* в Херсонской обл.

В семьях этого вида, как на территории ЧБЗ, так и в окрестностях Херсона, клещи *S. connivens* не встречаются. Паразитоид *L. argiolus* отмечен лишь на территории микрорайона Таврический (г. Херсон), где зараженность

1-ой генерацией в отдельные годы достигает 70 %. На территории ЧБЗ за период с 1992 по 2010 гг. найдено лишь одно гнездо с *L. argiolus* (в целом просмотрено более 1300 гнезд). Самки этого вида из ЧБЗ по сравнению с херсонскими основательницами гнездятся дальше друг от друга: 15.6 ± 4.5 м против 2.6 ± 0.6 м, тест Манна–Уитни, $p < 0.001$. По высоте прикрепления гнезда к субстратному растению различий между выборками из Херсона и из ЧБЗ не найдено. Демографические параметры семей и фенотипическая структура анализируемых поселений приведены в табл. Д 1 – Д 2 Приложения Д.

В двух поселениях *P. gallicus* из ЧБЗ обнаружены отрицательные корреляции демографических характеристик семей с их пространственными характеристиками. Это означает, что более крупные гнезда, т.е. основанные раньше, были, как правило, прикреплены ниже на субстратном растении (табл. Д 3 Приложения Д). Исключением является одно поселение этого вида в ЧБЗ (Соленоозерный участок, 2009 г.) на острове в понижении, в котором до конца мая стояла вода. В этом поселении гнездование началось несколько позднее, чем на степных участках; рано заложенные гнезда были прикреплены выше на субстратном растении, о чем свидетельствуют положительные значения коэффициента корреляции. И только здесь обнаружена связь между рисунком основательниц и демографическими параметрами их семей, в других же поселениях этого вида в ЧБЗ статистически значимых корреляций не отмечено.

Сопоставление фенотипической и демографической структуры поселений *P. gallicus* в окрестностях г. Херсона показало, что самки светлых вариантов рисунка начинали основывать гнезда раньше, чем самки более темных вариантов (табл. Д 3 Приложения Д). При этом они располагали свои гнезда ниже к земле. На ранних этапах начала гнездования их строительная активность привлекала к началу гнездования других основательниц, поскольку найдены корреляции между рисунком самок-основательниц и пространственными характеристиками их гнезд.

5.2.1.2 *Polistes nimpha* в Луганском природном заповеднике

Косвенные данные о разном (во временном отношении) начале гнездования у *P. nimpha* получены нами при анализе демографических характеристик семей из Луганского заповедника [Русина, Богущкий, 2009]. В 2007–2008 гг. зараженность поселений 1-й генерацией *L. argiolus* составила 31.1–70.6 %. Интенсивность зараженности клещом *S. connivens* зимовавших самок-основательниц в Провальской степи невысока (спиртовой материал, основательницы отловлены 10–12 мая 2006 г., $N = 31$, сборы С. В. Глотова), в среднем 2 клеща/самку (максимально 9). Клещ обнаружен на 32.3 % зимовавших основательницах (10 из 31).

Варианты рисунков самок-основательниц приведены в главе 4.

На момент сбора данных в каждом поселении семьи существенно различались по размерам гнезд, специфике имагинального населения и гнездового расплода, а также по степени зараженности паразитоидом *L. argiolus*. Эти различия во многом обусловлены особенностями развития каждой семьи, а именно продолжительностью пребывания самки-основательницы, сохранностью первичного гнезда и первых рабочих, интенсивностью и сроками воздействия хищников и паразитоидов.

Кроме того, в Стрельцовском отделении ЛПЗ более прохладной весной 2007 г. обнаружена корреляция между вариантом рисунка мезоскутума самок-основательниц *P. nimpha* и высотой прикрепления гнезда к пырею удлиненному ($r_s = 0.41$; $N = 24$; $p < 0.05$). Так, самки с более темным вариантом рисунка мезоскутума Ms2.5 прикрепляли свои гнезда к пырею удлиненному в среднем выше, чем самки с более светлым вариантом Ms2.3 (40.2 ± 9.54 против 32.3 ± 4.57 , тест Манна–Уитни: $p < 0.05$). В иных поселениях этого вида на других растениях корреляций между характером рисунка и высотой прикрепления гнезда не найдено как в 2007, так и в 2008 г. Статистически значимых корреляций между рисунком самок-основательниц и расстоянием до ближайшего соседнего гнезда также не обнаружено.

Проанализируем связь демографических характеристик семьи с особенностями фенотипа самки, включив в анализ успешные семьи, а также объединенную выборку из успешных семей и семей, зараженных паразитоидом *L. argiolus* до выхода рабочих.

Как видно из табл. Д 4 Приложения Д, на некоторых участках ЛПЗ обнаружены статистически значимые корреляции между вариантами рисунка самок-основательниц и показателями разных категорий расплода в семье. Поскольку сбор данных происходил на разных этапах сезонного развития и в разные сроки, то и обнаруженные корреляции касаются разных параметров развития семей. Однако можно заключить, что чем темнее по рисунку самки-основательницы, тем крупнее их гнезда по размерам, в их семьях больше рабочих, больше зараженного расплода, больше личинок IV–V возрастов, а меньше личинок младших возрастов. Это означает, что самки темных морфотипов закладывают гнезда раньше, чем самки светлых вариантов.

Поскольку многие параметры – фенологические, демографические, и даже такие, как степень зараженности гнезд паразитоидами, – обнаруживают выраженную связь с характером рисунка самок-основательниц, то формирование поселений у этого вида может быть представлено следующим образом. Самки темных вариантов рисунков мезоскутума, 1-го тергита и 4-го стернитов метасомы, выходящие раньше из зимнего оцепенения, по-видимому, выбирают для гнездования более прогретые места или располагают гнезда выше на субстратном побеге. Отметим, что корреляция между высотой прикрепления гнезда и рисунком мезоскутума была обнаружена только холодной весной 2007 г. и только на пырее удлиненном, что может указывать на существенные микроклиматические различия в разных растительных сообществах.

В целом характер причинно–следственных связей между погодными условиями начала гнездования и высотой расположения гнезд, скоростью развития расплода, продуктивностью семьи, зараженностью паразитоидами и морфотипом самки-основательницы может оказаться достаточно сложным, а

следовательно, чувствительным к начальным флуктуациям в развитии.

5.2.1.3 *Polistes nimpha* в окрестностях с. Вакаловицина Сумского р-она Сумской обл.

В 2010 г. доля семей *P. nimpha*, зараженных 1-й генерацией *L. argiolus*, по данным, собранным совместно с Е. С. Орловой и А. В. Говоруном, составила 54 % [Русина и др., 2010]. Зараженность будущих самок-основательниц клещом *S. connivens* слабая [см. главу 4], в среднем, три клеща/особь (максимально 15). Клещ обнаружен на 48.6 % куколок будущих основательниц (57 из 111). При анализе фенотипической структуры поселений 2010 г. отмечается следующее [Русина, Орлова, 2011]. По вариантам рисунка клипеуса, 2-го тергита и 5–6-го стернитов метасомы самки-основательницы оказались полностью мономорфными, поэтому эти признаки при дальнейшем анализе фенотипической структуры поселений не рассматривали. Было обнаружено, что чем больше рабочих в семьях, тем сильнее меланизирован мезоскутум их самок-основательниц ($r_s = 0.26$; $N = 106$; $p < 0.05$). Для 4-го стернита метасомы такая связь с числом рабочих в семье обнаружена лишь в поселении *P. nimpha* на холмах ($r_s = 0.29$; $N = 67$; $p < 0.05$). Можно предположить, что самки темных морфотипов начинают гнездиться раньше, чем самки с более светлыми вариантами рисунков. Кроме того, было обнаружено, что на холмах самки 4S1 чаще, чем самки 4S2, гнездятся в скоплениях: скученность гнезд на площадке 5×5 м составила 5.4 ± 1.25 (для самок 4S1) против 2.5 ± 1.80 (для самок 4S2), тест Манна–Уитни: $p < 0.05$.

Самки-основательницы были разделены на 3 категории: рано-, промежуточно- и поздногнездящихся (в качестве критерия, косвенно указывающего на сроки гнездования, были использованы размеры гнезда). В 1-ой группе оказалась 31 самка-основательница, размеры гнезд – 83 ± 13 ячеек; число рабочих – 7 ± 3 , ПЧИ – 8 ± 3 , доля семей, зараженных *L. argiolus*, – 80.6 %. Во 2-й группе – 45 основательниц, размеры гнезд –

71 [57; 76] ячеек, число рабочих – 5 ± 3 , ПЧИ – 7 [6; 8], доля семей с *L. argiolus* – 51.1 %. В 3-й группе оказалось 30 самок-основательниц, размеры гнезд – 55 ± 7 ячеек, число рабочих – 5 ± 3 , ПЧИ – 5 ± 3 , доля семей, зараженных *L. argiolus*, – 30 %.

Гнезда раногнездящихся основательниц статистически значимо чаще, чем у самок двух других групп, заражены *L. argiolus* (соответственно: $\chi^2 = 6.9$ и $\chi^2 = 15.9$; $df = 1$; $p < 0.001$).

Как видно из табл. Г 10 Приложения Г, в выборке раногнездящихся самок-основательниц, взятых в общей совокупности, чаще, чем у поздногнездящихся, встречается более темный вариант рисунка 4S2 ($\chi^2 = 4.0$; $df = 1$; $p < 0.05$).

У трех самок-основательниц, чьи гнезда были разграблены муравьями *Lasius niger* (L.) и *Formica pratensis* Retzius, и у трех, семьи которых пострадали от нападения шершня *Vespa crabro*, отмечен также темный вариант рисунка 4S2.

Представляет интерес сопоставление данных по фенотипической изменчивости зараженных и не зараженных клещом будущих основательниц (см. главу 3) с имеющимися сведениями о различиях в поведении и пространственном распределении самок-основательниц разных морфотипов на территории урочища Вакаловщина. Как показал анализ мер расстояний Кавалли–Сфорцы (Рисунок 5.1), самки-основательницы, тяготеющие к более поздней закладке гнезд весной, а также 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.

Имеющиеся данные позволяют высказать предположение, что система полиморфизма у *P. nimpha* участвует в обеспечении популяционных адаптаций, в частности, стратегий гнездования. Среди самок, приступающих к гнездованию весной, можно выделить группу «генералистов», которые

демонстрируют широкий спектр предпочтений в отношении сроков, мест и способов закладки гнезд. По фенотипу их можно отождествить с незараженными особями, выращенными в благоприятных условиях. Среди них есть самки, которые первыми отыскивают место для гнездования, а затем их гнезда привлекают к гнездованию других основательниц. Семьи этих самок в первую очередь подвергаются нападению энтомофагов, в частности, ихневмонида *L. argiolus*, шершня *Vespa crabro* и муравьев. Часть самок этой группы склонны к более позднему гнездованию и закладывают семьи на периферии скоплений или поодиночке. Их семьи нападению энтомофагов подвергаются реже и в более поздние сроки.

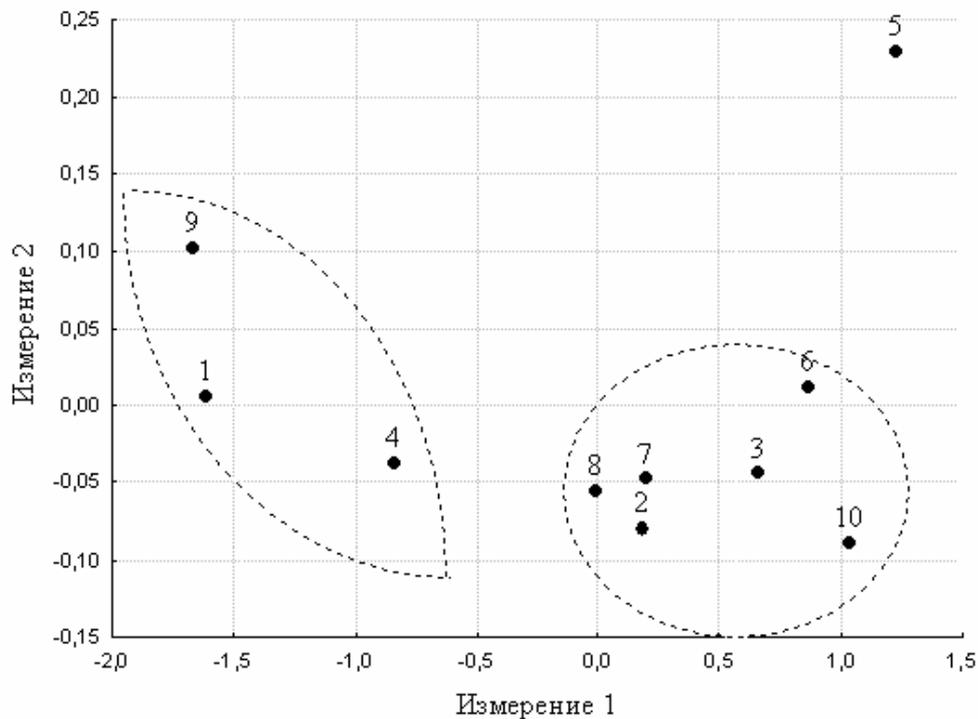


Рисунок 5.1 — Фенотипические различия между выборками ос *Polistes nimpha* (Christ) по встречаемости вариантов рисунка 4-го стернита метасомы.

Выборки самок: 1, 4 – раногнездящиеся; 2, 5 – гнездящиеся в средние сроки; 3, 6 – позднегнездящиеся самки-основательницы; 1, 2, 3 – самки-основательницы с холмов; 4, 5, 6 – самки-основательницы из долины; 7 – самки-основательницы, гнездящиеся в скоплениях; 8 – будущие самки-основательницы (общая выборка); 9 – незараженные будущие основательницы; 10 – будущие основательницы, зараженные клещом *Sphexicozela connivens*.

Другая группа самок, «специалисты», предпочитают основывать гнезда вблизи уже заложенных, формируя поселения со специфическим фенообликом, например, на холмах, или подселаться в семьи основательниц первой группы, занимая там подчиненное положение, хотя доля плеометроза на Вакаловщине в целом невелика – 6.3 % [Русина и др., 2010]. Более мелкие размеры и особенности меланинового рисунка позволяет отождествить таких самок с зараженными особями, а также с самками, которые были выращены в условиях недостаточного питания (последнее предположение требует проведения дополнительных экспериментов) [Русина, Орлова, 2010].

5.2.1.4 Polistes dominula в Черноморском биосферном заповеднике Херсонской обл.

Сопоставление численности, биотопического и пространственного размещения гнезд *P. dominula*, а также фенотипических особенностей самок-основательниц и их зараженности клещом *S. connivens* было проведено на основании данных, собранных в первой половине мая 2003–2008 гг. совместно с Л. А. Фирман, О. В. Скороход, М. П. Богуцким, Е. А. Приваловой, Е. С. Орловой [Русина и др., 2007б; Русина, 2009; Русина и др., 2009а; Русина, Орлова, 2009; Орлова и др., 2011]. Зараженность паразитоидами низкая: каждый из двух видов паразитоидов обнаружен в менее 10 % семей [Русина, 2008]. Клещ *S. connivens* обнаружен на 25.8 % зимовавших основательницах (60 из 233) [Орлова и др., 2011]. Интенсивность клещевой инвазии основательниц в среднем составила 2 клеща/самку.

Одиночные гнезда и скопления гнезд, насчитывающие в среднем по 5 гнезд, размещались друг от друга на расстоянии от 50 м и более. Скопления встречались не только в неоднородных, но и однородных биотопах, таких, как пырейники, расположенные вокруг озер или в центре колка, вдоль границы тростниковых зарослей и разнотравного луга, а также вдоль Ягорлыцкого залива Черного моря, и т.д. Как правило, такие скопления

формировались неподалеку от прошлогодних успешных гнезд, в то время, как большинство одиночных гнезд были найдены в новых местообитаниях. Весной 2003 г., после холодной и продолжительной зимы, доля одиночных гнезд была меньше, чем в 2004 и 2005 гг.: 3.6 % против 10.8 % и 8.5 % соответственно.

По результатам анализа коэффициента агрегации R [Clark, Evans, 1954] можно отметить тенденцию самок-основательниц распределяться в начале периода гнездования в радиусе до 15 м от старого гнезда случайным образом. (В силу динамичного характера процесса гнездования удается получить лишь косвенные данные о сроках основания гнезд: по числу ячей и яиц). Однако уже через несколько дней вокруг этих ранних гнезд начинали формироваться агрегации. Часть самок к строительству не приступали, а днем кормились падью тлей, подсекаясь на уже заложенные гнезда. Одиночные самки, гнездившиеся на значительном удалении от скоплений, приступали к строительству намного позже.

Если число самок в скоплении в исследуемые годы не менялось, то число гнезд и среднее расстояние между ближайшими гнездами оказывалось разным как в целом по годам (тест Краскела–Уоллиса), так и при попарном сравнении между годами (тест Данна) (табл. Д 5 Приложения Д). На пике численности популяции (2004 г.) в скоплении было меньше гнезд и они размещались ближе друг к другу, чем в 2003 и 2005 гг. (табл. Д 5 Приложения Д).

Варианты рисунка клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы 967 самок-основательниц в 2004–2005 гг. приведены в (табл. Д 6 Приложения Д).

Самки из одиночно расположенных гнезд в поселении чаще, чем самки из скоплений, имели светлые варианты рисунка мезоскутума Ms3.1 и Ms3.2 и реже темный вариант M3.4 (табл. Д 7 Приложения Д).

По данным, собранным в начале мая 2007–2008 гг., чем светлее мезоскутум самок, тем меньше по размерам их гнезда (пырейники в центре колка – $r_s = 0.57$; $N = 32$; $p = 0.012$) или тем меньше яиц в гнезде (полыньники

– $r_s = 0.43$; $N = 41$; $p = 0.033$). Следовательно, самки темных вариантов мезоскутума гнездились в более ранние сроки, чем самки со светлыми вариантами рисунка. В последней декаде мая во многих гнездах этого вида имеются личинки IV–V возрастов и куколки; и в поселениях найдены корреляции между рисунком клипеуса и демографическими характеристиками семьи (табл. Д 8 Приложения Д). При этом в поселениях с клещами коэффициент корреляции между рисунком клипеуса и размерами семей имеет отрицательные значения, т.е. самки со светлыми вариантами клипеуса либо закладывали гнезда раньше, либо имели какие-то преимущества в развитии репродуктивной системы. И наоборот: там, где клещи не отмечены или встречались редко, коэффициент корреляции положителен, и, следовательно, обсуждаемые особенности в сроках гнездования имели темные морфотипы. Кроме того, обнаружены корреляции между демографическими показателями семей, характером рисунка основательниц и пространственными характеристиками их семей (высотой прикрепления гнезда и расстоянием до ближайшего соседа) (табл. Д 8 Приложения Д).

Таким образом, характер рисунка мезоскутума и клипеуса на разных этапах сезонного развития семей маркирует процессы, которые происходят в поселении. При этом, если мезоскутум связан с временными характеристиками гнездования, то клипеус отражает состояние репродуктивной системы самки.

В связи с этим представляет интерес экспериментальное моделирование ситуации выхода самок *P. dominula* разных морфотипов из зимнего оцепенения и анализ сезонного развития репродуктивной системы [Русина, 2009].

Для наблюдения за активностью самок при выходе из оцепенения поздней осенью 2005 г. на территории ЧБЗ под корой старых дубов нами были собраны самки двух зимовочных скоплений (62 и 28 особей). После индивидуальной маркировки и описания характера меланиновых рисунков на

разных частях тела самок поместили в коробки, заполненные фильтровальной бумагой (каждое скопление отдельно), и выдержали до весны в холодильнике при $t = +2$ °С.

Эксперимент проводили 28 и 29 марта 2006 г. К этому времени в каждой из коробок выжило 41 и 14 особей соответственно. Ос доставали из коробки и раскладывали на поверхности стола при комнатной температуре (+18 °С). Вначале осы шевелили усиками, сгибали и разгибали конечности, поднимали и опускали брюшко. Затем некоторые из них чистились или сразу же начинали ползать. По временному параметру активности были выделены 3 группы. Наиболее активные особи ($N = 35$) уже в первые две минуты начинали ползать, а позже – летать. Клещей на активных самках (по результатам анализа спиртового материала) не обнаружено [Русина, 2009; Орлова и др., 2011]. Менее активные ($N = 15$) начинали ползать спустя 2–5 минут; наименее активным ($N = 5$) потребовалось более 5 минут. Летную активность проявляли лишь отдельные самки из последних двух групп. Экстенсивность клещевой инвазии у этой группы самок высока – 71.4% (10 из 14). В среднем на зараженных самках (интенсивность клещевой инвазии) обнаружено 15 клещей (минимально – 1, максимально – 43 клеща).

Самки из разных групп не различались между собой по рисунку клипеуса и метасомы. Однако следует отметить, что среди зимовавших самок не оказалось ни одной особи с вариантом С5 и только одна с С4. Вместе с тем, чем светлее был рисунок мезоскутума у самки, тем позже наблюдалась двигательная активность ($r_s = 0.43$; $N = 55$; $p < 0.001$).

Как видно на рис. 5.2, у самок первой группы в три раза чаще встречался вариант рисунка Ms3.4, а у остальных (объединили самок 2-й и 3-й групп в общую совокупность) повышена доля Ms3.2 и Ms3.3.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что рисунок мезоскутума может маркировать разный характер активности самок при выходе из оцепенения, что согласуется с имеющимися у нас наблюдениями. Так, более ранняя активность самок с Ms3.4 может благоприятствовать и

более раннему началу гнездования этого морфотипа (см. также ниже гл. 5.2.). Загнездившись, эти самки могут привлекать к гнездованию других, что и приводит к формированию скоплений. Позже выходящие из оцепенения самки с Ms3.2 гнездятся на периферии скоплений или в одиночку.

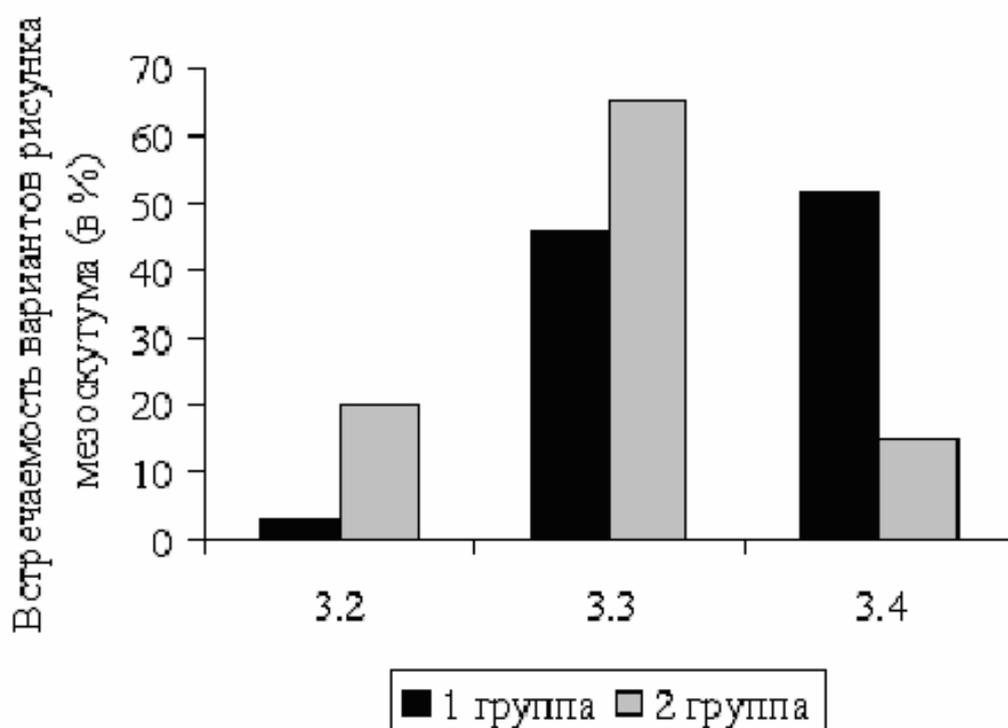


Рисунок 5.2 — Выход из зимнего оцепенения самок *Polistes dominula* (Christ) разных морфотипов (различия между 1-й и 2-й выборками: $\chi^2 = 9.43$; $df = 2$; $p < 0.01$).

Данные по активности самок при выходе из оцепенения были сопоставлены с их размерами и состоянием репродуктивной системы. Связи между активностью самок и характером рисунка мезоскутума, с одной стороны, и шириной головы и размерами обеих пар крыльев, с другой, выявить не удалось.

Исследование анатомических особенностей яичников показало, что самки с разными вариантами рисунка клипеуса и мезоскутума не различались ни по числу оформленных, ни по числу развивающихся ооцитов.

Следовательно, в момент выхода из оцепенения самки разных морф еще не дифференцированы по состоянию репродуктивной системы, но различаются по уровню двигательной активности. Такие различия могут

привести к тому, что более активные самки с Ms3.4 раньше прилетят в места гнездования и первыми заложат гнезда. Неодновременный прилет самок-основательниц этого вида к местам гнездования был отмечен в исследованиях П.-Ф. Резелера [Röseler, 1985], однако связь временных параметров формирования поселения с морфотипом самки и характером ее зараженности клещом прослежена не была. Вместе с тем у самок, загнездившихся первыми, резко возрастает гормональная активность и повышается агрессивность, что позволяет им в случае подселения в гнездо других самок становиться доминантами.

Помимо связи характера рисунка со сроками начала гнездования и способом основания семьи представляет интерес также число основательниц в семье и формирование доминантной иерархии.

Доля плеометроза при гнездовании на растениях в 2003–2008 гг. была невысока и составила в среднем 8.7 %. В год спада численности (2005–2006 гг.) групповые объединения основательниц (в основном, по две самки) встречались редко, а относительно часто – в 2003, 2004 и 2008 гг. На пике численности (2004 г.) были отмечены семьи с более чем пятью основательницами.

Разница между годами по числу самок-основательниц при плеометрозе статистически значима ($\chi^2 = 31.54$; $df = 5$; $p < 0.01$).

Доля субординат при плеометрозе отрицательно коррелировала с числом гнезд в скоплении ($r_s = -0.5$; $p = 0.023$) [Русина и др., 2007б].

Варианты рисунка самок-основательниц *P. dominula* в разные годы представлены в таблице 5.1.

Обнаружены различия по частотам вариантов рисунков между выборками самок-основательниц с разным способом основания семьи. В целом самки *P. dominula*, основывающие гнезда в одиночку, чаще, чем плеометротичные самки, имели темный вариант мезоскутума Ms3.4, но реже вариант Ms3.2 ($\chi^2 = 111.58$; $df = 4$; $p < 0.001$). У гаплотротичных самок, по сравнению с плеометротичными, чаще встречались более светлые варианты

рисунка клипеуса ($\chi^2 = 10,57$; $df = 4$; $p < 0,05$). По частотам рисунка 1-го тергита метасомы самки этих выборок значимо не различались.

Таблица 5.1 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самок-основательниц *Polistes dominula* (2003–2008 гг.)

Клипеус					Мезоскутум					1-й тергит брюшка			
C1	C2	C3	C4	C5	Ms3.1	Ms3.2	Ms3.3	Ms3.4	Ms3.5	1T1	1T2	1T3	1T4
Общая выборка, 2003 – 2008 гг. (N = 1742)													
14.1	18.8	48.2	9.2	9.7	0.2	16.6	70.1	13.0	0.1	0.4	7.6	86.5	5.5
Рост численности, 2007 – 2008 гг. (N = 535)													
13.6	21.7	42.8	7.9	14.0	0.6	7.9	69.5	21.7	0.4	0	3.3	90.7	6.0
Пик численности, 2004 г. (N = 715)													
14.0	18.5	50.5	9.2	7.8	0.3	32.3	58.7	8.7	0.0	0.3	6.9	87.7	5.1
Спад численности 2003, 2005, 2006 гг. (N = 492)													
14.6	16.3	50.8	10,6	7.7	0.0	2.8	87.4	9.8	0.0	1.0	13.2	80.3	5.5

В фазе роста численности при гаплетрозе, как видно на Рисунке 5.3 А, доля массового варианта С3 снижена, но при этом несколько повышена, по сравнению с другими фазами, доля светлых вариантов фенотипа. От роста к спаду на фоне повышения доли массового С3 происходит снижение частот как светлых, так и темных вариантов рисунка. При плеометрозе рост и пик численности сопровождается повышением долей темных вариантов С3-С5 (78.3 и 65.2 %), а на спаде численности повышается доля светлых вариантов С1-С2 (53.4 %) (Рисунок 5.3 А).

По рисунку мезоскутума (Рисунок 5.3 Б) на пике численности по сравнению с ростом и спадом повышена доля светлых вариантов Ms3.1–3.2 (прежде всего за счет Ms3.2), но снижена доля массового фенотипа Ms3.3. В этой фазе проявляются существенные различия между гапло- и плеометрозом. Среди плеометротичных самок статистически значимо повышена, по сравнению с гаплетрозом, доля светлого Ms3.2 и практически не встречается темный вариант рисунка Ms3.4. На спаде численности доля массового Ms3.3 достигает максимума (87,4 %), а на ее росте повышается доля Ms4 и появляется, хотя и в незначительном количестве, самый темный вариант Ms3.5 (табл. 5.1).

Как видно на Рисунке 5.3 В, у ос в фазе роста численности чаще бывает более интенсивно меланизирован 1-й тергит метасомы. От фазы роста к фазе

спада численности осы по рисунку метасомы становятся светлее: отчетливо снижается доля меланизированного варианта 1Т3, но повышается доля более светлого 1Т2. На спаде численности при плеометрозе появляется редкий вариант метасомы, самый светлый, – 1Т1. В фазе роста численности доля массового, более меланизированного варианта рисунка метасомы 1Т3 достигает максимума (90.6 %), однако снижен соответствующий показатель 1Т2 (3.4 %) (табл. 5.1). Самки самого светлого варианта 1Т1 вообще не встречались.

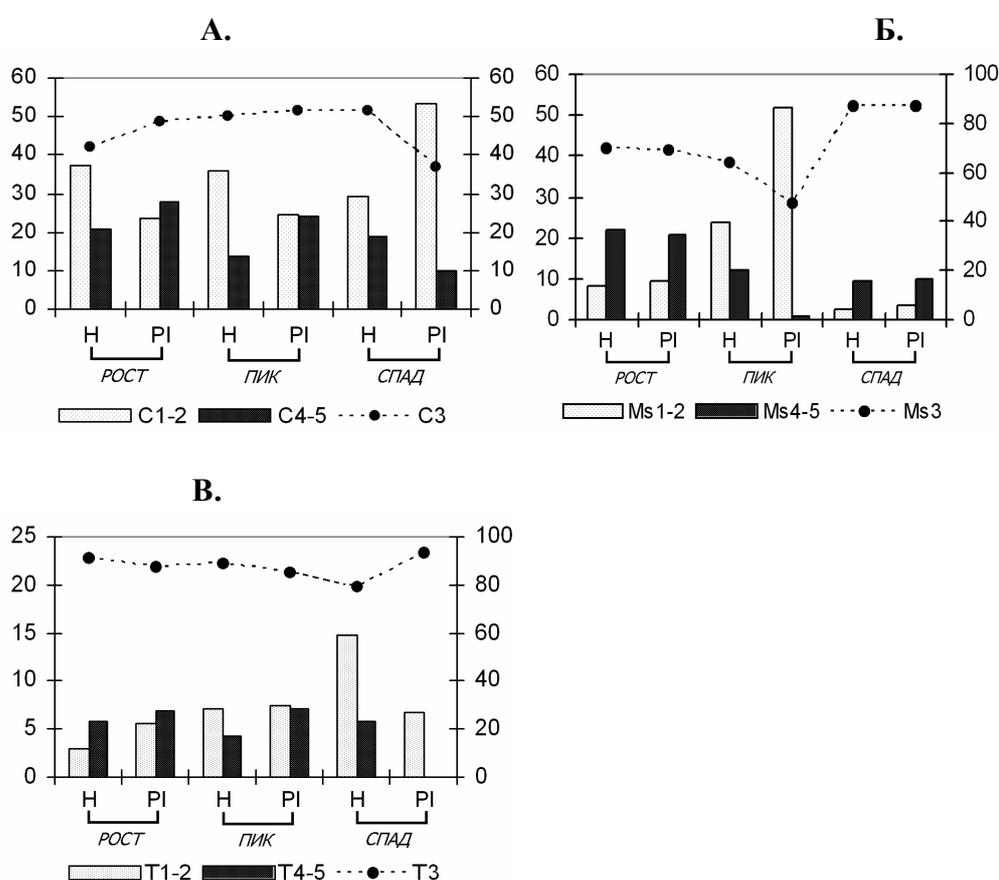


Рисунок 5.3 — Динамика фенотипической структуры популяции *Polistes dominula* по клипеусу (А), мезоскутуму (Б) и 1-му тергиту метасомы (В) на разных фазах динамики численности при гапло- (Н) и плеометрозе (PI) [по: Русина, Орлова, 2009].

Проанализируем изменение структуры разнообразия [Животовский, 1991] на разных фазах динамики численности. В целом от фазы спада к фазе пика увеличивается среднее число фенотипов (μ), в основном за счет плеометроза (Рисунок 5.4, А).

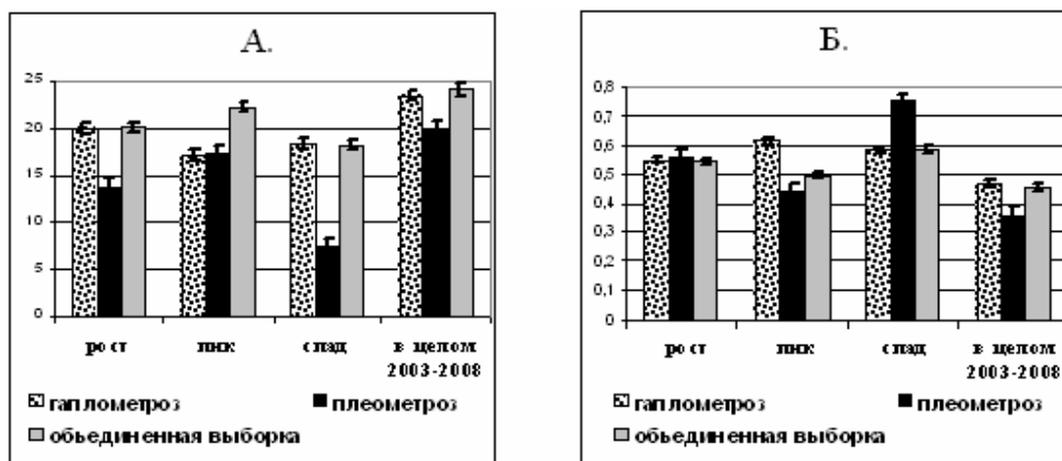


Рисунок 5.4 — Показатели среднего числа фенотипов (μ) (А) и доли редких морф (h) (Б) на разных фазах динамики численности популяции *Polistes dominula*

Доля редких морф (h) среди самок при гаплометрозе повышается в фазе пика численности, а при плеометрозе – в фазе спада (Рисунок 5.4, Б).

Как показал анализ мер расстояний Кавалли–Сфорцы (Рисунок 5.5), в разных фазах динамики численности различия между гапло- и плеометрозом затрагивают разные признаки рисунка тела. Так, в фазе роста численности выборки гапло- и плеометротичных самок различаются по соотношениям частот вариантов рисунка клипеуса (Рисунок 5.5, А), на пике численности – по частотам вариантов рисунка мезоскутума (Рисунок 5.5, Б), а на спаде численности – по частотам вариантов рисунка 1-го тергита брюшка (Рисунок 5.5, В).

В 2004 г. (пик численности) самки из малочисленных групп основательниц (2–4 особи) статистически значимо отличались от гаплометротичных самок по рисунку как мезоскутума, так и 1-го тергита метасомы (табл. Д 9 Приложения Д). У них несколько чаще встречались темные варианты Ms3.4 и 1Т4, но реже – светлый вариант метасомы 1Т2. Преобладающий вариант рисунка 1-го тергита метасомы у обеих групп – 1Т3. Самки из семей с большим числом (5–9) особей не отличались от гаплометротичных самок по встречаемости рисунков груди и метасомы, но статистически значимо отличались по рисункам клипеуса (табл. Д 9 Приложения Д).

Среди таких самок относительно реже встречались темные варианты С4 и С5, но чаще – светлые С1 и С2. Преобладающий вариант рисунка клипеуса у обеих групп – С3. Самки из малочисленных семей, по сравнению с самками из больших семей, чаще имели варианты клипеуса С4 и С5 и метасомы 1Т4, а по встречаемости вариантов мезоскутума различий между самками этих групп не найдено (табл. Д 9 Приложения Д).

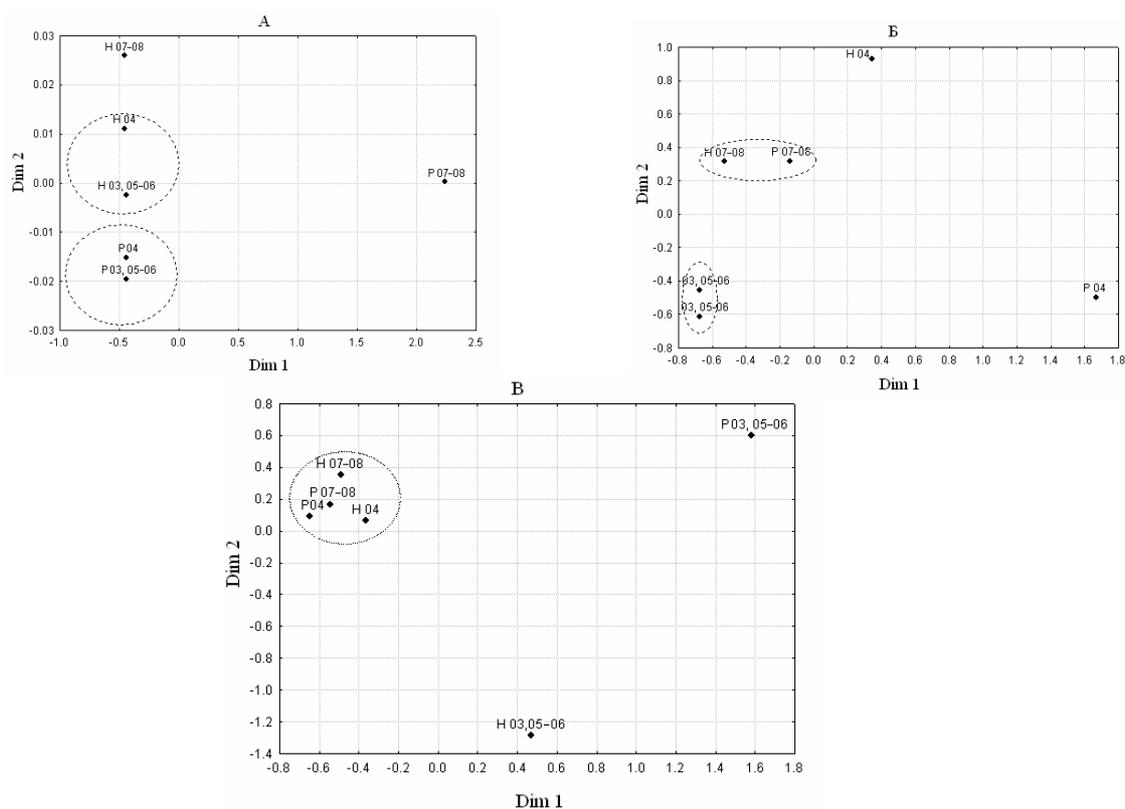


Рисунок 5.5 — Фенотипические различия между выборками ГАПЛО- (H) и плеометротичных (P) самок-основательниц 2003–2008 гг. по признакам рисунка клипеуса (А), мезоскутума (Б) и 1-го тергита брюшка (В) на разных фазах динамики численности популяции. 07–08 – рост; 04 – пик; 03, 05–06 – спад.

Ранг самок-основательниц не зависел от характера рисунка: особь низкого ранга из одной семьи могла иметь такой же вариант рисунка, как α -самка из другой. Однако в каждой конкретной семье характер меланиновых пятен 1-го тергита метасомы самки, а в малочисленных семьях – и клипеуса, соотносились с ее позицией в доминантной иерархии.

Анализ связи индекса относительной пигментации клипеуса с социальным статусом особи и числом самок-основательниц в плеометротичных семьях показал, что объединение особей в группы, как можно заключить из рисунка 5.6, происходит не случайно. С увеличением числа самок-основательниц индекс пигментации в среднем снижался, то есть в большие семьи объединялись более светлые, а в небольшие – более темные особи. В малочисленных семьях (2–4 самки) клипеус у α -особи чаще был более меланизирован, чем у подчиненных, а в больших семьях (5–9 самок) этого не наблюдалось ($\chi^2 = 3.87$; $p = 0.049$). Самки высоких рангов (α и β) не отличались от гаплOMETротичных самок (табл. Д 10 Приложения Д). У самок низких рангов (γ и ниже) в сравнении с гаплOMETротичными достоверно реже встречался вариант рисунка мезоскутума Ms3.3, но чаще – Ms3.4 и, кроме того, появлялся вариант Ms3.5, хотя и в незначительном количестве.

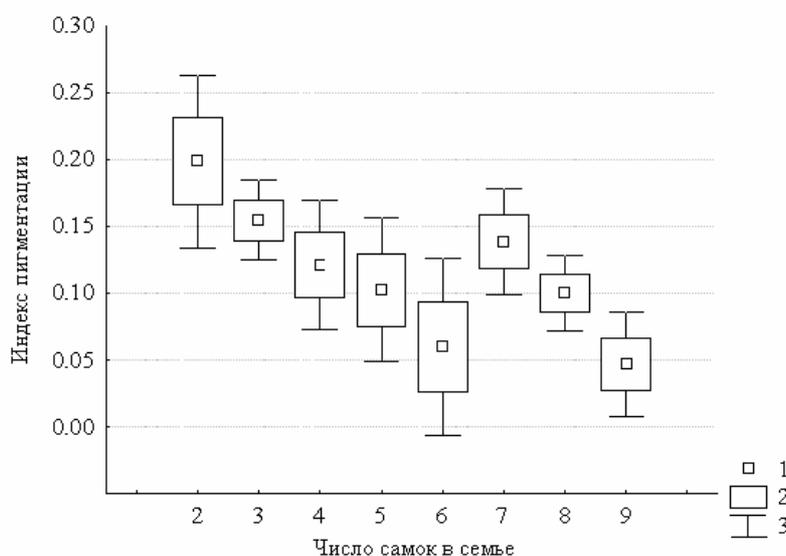


Рисунок 5.6 — Связь степени пигментации клипеуса и числа самок-основательниц в плеометротичной семье *Polistes dominula* (Christ). Обозначения: 1 – среднее; 2 – ошибка среднего; 3 – доверительный интервал [по: Русина и др., 2007б].

Как показали наблюдения и учеты, в 2004 и 2005 гг. в некоторых семьях появлялись чужие самки-основательницы, чьи гнезда были разорены хищниками.

Часть из них заняла доминантные позиции в семейной иерархии.

Сравнительный анализ фенооблика самок-резидентов и вселяющихся самок по данным этих лет показал, что захватчицы имели более темные варианты клипеуса ($\chi^2 = 11.4$; $df = 4$; $p < 0.05$). По рисунку мезоскутума и 1-го тергита метасомы различия между двумя категориями самок статистически не значимы (для мезоскутума: $\chi^2 = 0.19$; $df = 1$; $p > 0.05$ и для 1-го тергита метасомы: $\chi^2 = 1.6$; $df = 2$; $p > 0.05$). Изгнанные самки-основательницы в три раза чаще имели более светлые варианты клипеуса, чем остальные самки в поселении, однако эти различия не достоверны ($\chi^2 = 8.3$; $df = 4$; $p > 0.05$). В трех гнездах (0.8 %) в 2004 г. и в трех (1.1 %) в 2005 г. отмечено подселение чужой самки к одиночной самке с гнездом без узурпации и дальнейшее миролюбивое совместное обитание (доминантный статус принадлежал самке-хозяйке, и выедания расплода не наблюдалось). В трех случаях чужая самка имела такой же вариант рисунка клипеуса, как и самка-резидент, в двух она была светлее, а в одном – темнее. По частотам вариантов рисунка самок-узурпаторов и подселившихся самок значимых различий не найдено ($\chi^2 = 0.5$; $df = 2$; $p > 0.05$). Таким образом, самки-основательницы с темными вариантами рисунка клипеуса в отдельные годы оказываются более агрессивными по сравнению с обладательницами светлых вариантов и сравнительно легко узурпируют гнезда последних. Однако в этих исследованиях, выполненными на живых осах, не были учтены некоторые важные морфометрические показатели, в частности, размеры тела и степень развития репродуктивной системы самок.

Поэтому нами была смоделирована встреча чужих гаплометротичных самок *P. dominula* на разных этапах сезонного развития их семей и изучено определение ими своего социального статуса [Русина и др., 2009а]. Гнезда первой выборки, собранные 10 мая 2008 г., невелики по размерам, в среднем 25 ± 9 ячеек ($N = 26$). В центральных ячейках находились яйца, а некоторые периферические ячейки оставались пустыми. Число яиц в гнезде в среднем 13 ± 6 ; наполняемость гнезда яйцами составила 49.9 ± 9.3 %.

Из 25 обследованных основательниц только четыре были заражены

клетом (экстенсивность инвазии составила 16 %). На одной самке было найдено четыре клеща, а на остальных трех – по одному. В этой выборке гнезда самок, маркированных признаками рисунка мезоскутума Ms3.5, больше по размерам, чем гнезда самок Ms3.4 (33 ± 6 против 24 ± 9 – тест Манна–Уитни: $p < 0.05$). Размеры гнезд у самок с разными вариантами рисунка клипеуса сходны. Вместе с тем у самок светлых вариантов рисунка клипеуса C1–C2 выше наполняемость гнезда яйцами, чем у C3 (медиана 54 [46; 59] против 49 [42; 55] – тест Манна–Уитни: $p < 0.05$).

В гнездах второй выборки, собранных 25 мая 2008 г. ($N = 30$), было в среднем 55 ± 9 яиц, имелись все категории расплода: яйца (16 ± 5), личинки I–III возрастов (5 ± 3), IV–V возрастов (6 ± 3), куколки (1.7 [0; 3]), часть яиц оставались пустыми (26 ± 8). Зараженных клещом основательниц в этой группе не обнаружено.

У самок с разными рисунками мезоскутума размеры гнезд и характер расплода (число и доля разных категорий) были сходными.

Однако обнаружена корреляция между размерами гнезда, числом личинок IV–V возрастов, с одной стороны, и вариантами рисунка клипеуса самок-основательниц, с другой ($r_s = 0.38$; $N = 30$; $p < 0.05$ и $r_s = 0.40$; $N = 30$; $p < 0.05$ соответственно). Самки с темным вариантом клипеуса C5 имели более крупные гнезда, чем самки со светлым вариантом C2 (тест Манна–Уитни: $p < 0.05$). В гнездах самок C5 было больше личинок IV–V возрастов, чем у C1 (тест Манна–Уитни: $p < 0.05$).

Эксперимент по определению социальных рангов самок-основательниц проводили в лабораторных условиях.

Из общего числа протестированных самок доминанты составили по мезоскутуму: Ms3.5 – 44.2 %, Ms3.4 – 55.8 %, а по клипеусу: C1 – 22.2 %, C2 – 25.6 %, C3 – 22.2 %, C4 – 2.2 %, C5 – 27.8 %. Подчиненные по мезоскутуму: Ms3.5 – 55.8 %; Ms3.4 – 44.2 %; по клипеусу – C1 – 17.8 %, C2 – 50 %, C3 – 13.3 %, C4 – 2.2 %, C5 – 16.7 % соответственно. Эти значения были использованы как ожидаемые распределения.

При ссаживании самок, различающихся по рисунку мезоскутума, распределение социальных рангов оказалось сдвинутым по сравнению с ожидаемым. В начале мая подчиненными особями чаще становились самки со светлым вариантом мезоскутума ($\chi^2 = 7.38$; $df = 1$; $p < 0.01$), а в конце мая тенденцию занимать подчиненный статус имели самки с темным вариантом мезоскутума ($\chi^2 = 29.37$; $df = 1$; $p < 0.001$). Распределение социальных рангов у самок с разными вариантами рисунка клипеуса в обеих выборках не отличалось от ожидаемого.

Доминантные и подчиненные самки не различались по размерам и по уровню развития репродуктивной системы (тест Уилкоксона: все $p > 0.05$).

Однако при углубленном анализе обнаруживается более сложная картина. В парах, где доминантами выступали С5, а подчиненными С2, доминанты имели более развитые яичники, чем подчиненные (тест Уилкоксона: для числа яиц, готовых к откладке, и числа сформировавшихся ооцитов – все $p < 0.05$). Но в тех случаях, когда доминантами оказались С2, а подчиненными С5, более развитые яичники имели подчиненные, т.е. опять же самки С5 (тест Уилкоксона: для числа яиц, готовых к откладке, и числа сформировавшихся ооцитов – все $p < 0.05$). По размерам самки этих выборок не различались (тест Уилкоксона: все $p > 0.05$), т.е. вне зависимости от социального статуса самки С5 всегда имели более развитые яичники, чем самки С2.

При анализе связи вариантов рисунка и размеров оказалось, что самки с разными вариантами рисунка мезоскутума не различались между собой по размерам. Однако самки С4–С5 были крупнее, чем самки С1–С2, по ширине головы и длине крыльев (тест Данна: по HW и по WgII – оба $p < 0.01$, по WgIII – $p < 0.05$). Самки С3 уступали С4–С5 по длине крыла WgII (тест Данна: $p < 0.05$) (табл. Д 11 Приложения Д). Самки С1–С2 и С3 по размерам не различались.

Исследование анатомических особенностей яичников самок проводили сразу после экспериментов по ссаживанию. В каждой из 6 овариол

определяли число готовых к откладке яиц, число развивающихся яиц, в также число оформленных ооцитов.

Самки с разными вариантами рисунка мезоскутума из обеих выборок оказались сходны между собой по состоянию репродуктивной системы.

Особенности развития репродуктивной системы у самок, маркированных разными вариантами рисунка клипеуса, приведены в табл. Д 12 Приложения Д.

Обработка с помощью однофакторного анализа (критерий Краскела–Уоллиса) данных по числу яиц, готовых к откладке, числу развивающихся яиц, а также оформленных ооцитов, у самок с разными вариантами рисунка клипеуса показала, что самки первой выборки (10 мая) различались по числу оформленных ооцитов. Самки с вариантами рисунка клипеуса С4–С5 имели больше готовых к откладке яиц, чем самки светлых вариантов рисунка С1–С2 (табл. Д 12 Приложения Д).

У самок С3 развивающихся яиц было меньше, чем у самок С1–С2. Самки С3 уступали по числу оформленных ооцитов самкам С1–С2 и С4–С5.

Во второй выборке самки С3 имели меньше готовых к откладке яиц, чем самки С4–С5, а самки С4–С5 – больше развивающихся ооцитов, чем самки С1–С2.

Результаты проведенного исследования позволяют предположить, как проходил процесс формирования поселений в 2008 г. Среди самок-основательниц выделяется группа раногнездящихся особей, маркированная рисунком мезоскутума Ms3.5: у них к 10 мая были наиболее крупные гнезда. (Поскольку при выходе из зимнего оцепенения самки разных морфотипов сходны по числу оформленных ооцитов и развивающихся яиц, и, кроме того, у самок на ранних этапах гнездования в общем одинакова ежедневная скорость постройки ячей и откладки яиц, то именно самки Ms3.5 должны были загнездиться раньше, чем самки Ms3.4.). Сроки гнездования, как известно, положительно коррелируют с гормональной активностью и агрессивностью [Röseler et al., 1986]. Следовательно, наши

экспериментальные данные по ссаживанию самок косвенно свидетельствуют о более раннем гнездовании Ms3.5: в начале мая подчиненными особями чаще становились самки Ms3.4. Об этом же свидетельствуют наблюдения в природе. Так, в плеометротичных семьях у α -особей встречаемость мезоскутума Ms3.5 в 2 раза оказалась выше, чем у подчиненных.

К концу мая у самок с разными вариантами рисунка мезоскутума оказываются сходными размеры гнезд и степень развития яичников. Сходны самки и по агрессивности, поскольку в эксперименте по ссаживанию увеличивается доля подчиненных среди Ms3.5. Есть основания полагать, что рисунок мезоскутума может маркировать агрессивное поведение особей только на ранних этапах гнездования.

Что касается рисунка клипеуса, то в начале мая рано гнездятся самки C1–C2 и C4–C5, а поздно – самки C3 (у этой группы слабо развиты яичники и самая низкая наполняемость гнезд яйцами). Самки C3 составили в 2008 г. среди гаплометротичных самок 32 %, а среди низкоранговых особей при плеометрозе около 60 %. Вместе с тем самки C4–C5 имеют на ранних этапах развития семьи наибольшие значения числа сформировавшихся ооцитов. Последнее, по-видимому, обеспечивает им преимущества в развитии семьи и позволяет иметь в третьей декаде мая более крупные гнезда и большее число личинок.

В эксперименте самки разных рангов оказались сходными по размерам тела и по уровню развития яичников. Это позволяет предположить, что в ситуации узурпации гаплометротичной самкой чужого гнезда ни один, ни другой признак не определяет напрямую социальный статус самки. Полученные нами данные сопоставимы с более ранними результатами, полученными П.–Ф. Резелером [Röseler et al., 1980, 1984, 1985, 1986; Röseler, 1991] на этом же виде: самки разных рангов не различались по размерам тела, а отличались только степенью развития яичников и эндокринной активностью. При удалении яичников α -самки не теряли своего доминирующего статуса. По мнению Резелера, решающим фактором в

отношении статуса является концентрация ювенильного гормона в гемолимфе насекомых, т.е. активность прилежащих тел.

В целом не удается проследить устойчивой связи агрессивности самок с определенными вариантами рисунка, поскольку на разных этапах жизненного цикла склонность к подчиненному статусу проявляли самки различного фенотипа. Полученная картина свидетельствует о сложности системы полиморфизма у полистов. Такие факторы, как рисунок и размеры, а также концентрация ЮГ в гемолимфе и развитие яичников, несомненно, влияют на агрессивность самок, но на это влияние накладывается множество других факторов, среди которых можно назвать специфику пищевых ресурсов семьи, в которой выращивались самки [Hunt, 2007; Русина, Орлова, 2010], зараженность семей паразитами [Cervo et al., 2008; Русина, Орлова, 2011, Орлова и др., 2011], условия зимовки самок, погодные условия начальных этапов гнездования [Русина, 2009] и многое другое. Сложный динамичный характер этой системы может объяснять тот факт, что в разные периоды сезонного развития семьи и на разных фазах динамики численности, а также в разных точках ареала, роль этих отдельно взятых признаков проявляется в разной мере. Этим же, по-видимому, можно объяснить и разноречивый характер данных, полученных разными исследователями.

Ниже будут рассмотрены результаты аналогичных исследований ос-полистов из укрытий.

5.2.2 Формирование поселений самками-основательницами в укрытиях

Определенный интерес представляет анализ формирования поселений в укрытиях, поскольку гибель семей от хищников невысока, а зараженность паразитоидами первой генерации, напротив, может быть значительна и достигает в отдельных поселениях более 80 % [Русина, 2012].

5.2.2.1 *Polistes dominula* в Крыму

Период сбора семей *P. dominula* и проведения наблюдений в пос. Курортное Феодосийского района (Крым) 29–30 апреля 2006 г. пришелся на момент начала гнездования [Русина и др., 2007в]. Зараженность прошлогодних гнезд паразитоидами *L. argiolus* 1-ой генерации составила 16.7 % (из 12 гнезд). Доля самок-основательниц, зараженных клещом *S. connivens*, составила 63.5 % (40 из 63). Интенсивность инвазии основательниц *S. connivens* в среднем составила 7 клещей/самку. Веерокрылка *Xenos vesparum* не отмечена [Орлова и др., 2011].

Было обнаружено 57 недавно заложенных гнезд в укрытиях и одно на растении. Чаще всего осы гнездились в металлических каркасных трубах заборов и оград; только 8 гнезд (8 из 57; 14%) найдено под навесами крыш. Характер пространственного расположения гнезд определялся местом нахождения укрытия: в вертикальных трубах, затененных деревьями, и в горизонтальных трубах северной экспозиции гнезд не обнаружено.

Доля плеометроза составила 31.6 % (18 из 57). Некоторые самки (18 из 122, 14.8 %) к гнездованию не приступали, а лишь располагались неподалеку от самок, строящих гнезда. Максимальное число самок в семье при плеометрозе составило 10. Доля крупных семей с пятью и более самками – 11.1 % (2 из 18). Размеры гнезд варьировали от 2 до 13 ячеек, в составе расплода имелись яйца.

В укрытиях, как и на растениях, обнаруживаются различия по частотам вариантов рисунка между самками из семей, основанных разным способом. Самки *P. dominula*, основывающие гнезда в одиночку, имели вариант рисунка груди Ms3.4 чаще, чем самки из плеометротичных семей (табл. Д 13 Приложения Д).

Эта особенность усиливалась при сравнении самок из малочисленных (2–3 особи) и больших (более трех) семей (табл. Д 14 Приложения Д). Самки из малочисленных семей (2–3 самки) статистически значимо отличались по частотам рисунков от гаплометротичных самок.

Самки-основательницы высоких (α и β) и низких рангов (γ и ниже) не отличались по частотам вариантов рисунка от гаплометротичных самок. У самок высоких рангов по сравнению с низкоранговыми особями статистически значимо чаще встречался вариант метасомы 1Т3, а реже 1Т4 (табл. Д 17 Приложения Д).

Незагнездившиеся самки были сходны по частотам признаков рисунка с гаплометротичными, значимо отличаясь от плеометротичных самок более высокой долей признака метасомы 1Т4, но по встречаемости этого признака были сходны с низкоранговыми особями (табл. Д 14 Приложения Д).

По размерам самки-основательницы *P. dominula* разных фенотипов (измерено 88 особей) в исследуемых поселениях не различались. Однако в выборке самок этого вида при плеометрозе, в отличие от гаплометроза, такие различия найдены (табл. Д 15 Приложения Д). Самки со светлыми вариантами рисунка клипеуса (С1 и С2) были меньше по размерам крыльев и головы, чем самки с более темными вариантами (С3, С4 и С5). Найдены корреляции между вариантами рисунка мезоскутума и размерами крыльев и голов (для WgII – $r_s = 0.55$; $N = 47$; $p < 0.05$; для WgIII – $r_s = 0.64$; $N = 47$; $p < 0.01$; для HW – $r_s = -0.55$; $N = 47$; $p < 0.05$). Особи с вариантом рисунка мезоскутума Ms3.4 были меньше Ms3.2 по ширине клипеуса и головы, а также по длине и ширине обеих пар крыльев.

Гапло- и плеометротичные самки *P. dominula* различались по размерам (табл. Д 16 Приложения Д). Гаплометротичные самки *P. dominula* уступали в размерах головы (HW) самкам из плеометротичных семей (тест Манна–Уитни: по HW – $p < 0.05$). Однако статистически значимые корреляции между способом основания семьи и размерами тела самок-основательниц *P. dominula* не обнаружены.

При плеометрозе у *P. dominula* статистически значимые корреляции между рангом и рисунком, а также между рангом и размерами особи не обнаружены. Самки-основательницы разных рангов из семей *P. dominula*, состоящих из двух самок (12 семей), не различались по размерам. В семьях,

состоящих из нескольких основательниц (6 семей), α - и β - самки, а также α - и γ -самки не различались по размерам (табл. Д 18 Приложения Д).

Таким образом, в укрытиях Крыма самки *P. dominula* с вариантами клипеуса С3 и С5, мезоскутума Ms3.3 и Ms3.4, метасомы 1Т3 гнездятся в одиночку. Крупные основательницы привлекают самок более редкого варианта метасомы (1Т4) и занимают доминантные позиции в иерархии семьи.

Не загнездившиеся к моменту проведения наблюдений особи *P. dominula*, по всей видимости, состоят как из потенциально гаплометротичных самок, так и низкоранговых особей.

Отличие полученных в этом исследовании результатов морфометрического анализа семей *P. dominula* от данных, приводимых в литературе [Turillazzi, Pardi, 1977; Русина и др., 2007в], может быть объяснено как тем, что процесс формирования поселения к моменту наших наблюдений еще не закончился, так и существованием зависимых от фаз цикла численности различий в размерах, фенотипическом разнообразии и репродуктивном успехе между самками разных морфотипов.

Для сравнения приводим данные по состоянию популяций этого вида на пике численности в Херсонской обл. [Русина, 2006а]: (1) доля плеометроза изучаемой популяции из пос. Курортное – 31.6 % против 48.9 % в 1991 г. на чердаках в г. Херсоне и 14.6 % в 2004 г. на растениях в ЧБЗ; (2) доля больших семей, основанных пятью и более самками, – 11.1 % против 18.2 % и 24.2 % соответственно. Показано, что при увеличении плотности популяции *P. dominula* в Нижнем Приднепровье (на пике численности или в защищенных местах гнездования) возрастает не только количество крупных плеометротичных семей, но и их фенотипическое разнообразие, а следовательно, и доля специалистов [Русина и др., 2007б].

5.2.2.2 *Polistes nimpha* в Крыму и в Воронежской обл.

Зараженность поселений паразитоидами 1-ой генерации в Крыму (Ялта, 2005 г.) составила 47.6 %, а в Воронежской обл. (биостационар «Веневитиново» ВГУ, 2007 г.) – 17.2 % [Русина, 2011б]. Ни клещ *S. connivens*, ни веерокрылка *Xenos vesparum* в ялтинском поселении этого вида не были отмечены; данные по встречаемости клеща или веерокрылки в воронежском поселении *P. nimpha* у нас отсутствуют.

При сходных параметрах плотности гнездования (около 1.2 гнезда/м², при среднем расстоянии между ближайшими гнездами около 14 см), в Веневитиново число гнездящихся самок было в 2 раза ниже, чем в Ялте (1.6 против 3.4 самки/м²). Соответственно и доля плеометроза в «Веневитиново» была ниже, чем в Ялте, и составила 9.6 % (5/52) против 27.1 % (23/85) [Русина, Лопатин, 2009]. Максимальное число самок в семье при плеометрозе в Крыму было больше, чем в Воронежской обл.: 10 против 3. Отметим, что 8 из 23 плеометротичных ялтинских семей гнездились на прошлогодних гнездах.

Различия по частотам морф между самками из семей *P. nimpha*, основанных разными способами, обнаружены только в Ялте, где гаплометротичные самки статистически значимо чаще, чем самки при плеометрозе, имели наиболее меланизированный вариант клипеуса С5 и более светлый вариант мезоскутума Ms 3.4 (табл. Д 19, Д 20 Приложения Д).

Самки из малочисленных семей (2–3 особи) не отличались от гаплометротичных самок. Однако при большом (4–10) числе особей картина иная: самки в таких семьях отличались от гаплометротичных по встречаемости рисунков клипеуса и мезосомы: у них существенно преобладал вариант клипеуса С3, относительно реже встречался вариант мезосомы Ms3.4, но чаще – Ms3.5 (табл. Д 19, Д 20 Приложения Д). Самки из малочисленных семей чаще имели варианты клипеуса С5, но, по сравнению с самками из больших семей, у них реже встречался С3; по частотам рисунков мезосомы и 1-го тергита метасомы различий не найдено

(табл. Д 19, Д 20 Приложения Д).

На чердаках биостационара «Веневитиново» у самок из плеометротичных семей в два раза чаще встречались Ms1.5 и Ms3.5 и не отмечен Ms3.3. Однако в имеющихся выборках различия между гапло- и плеометрозом статистически не значимы. Не обнаружено также различий между рано- и поздногнездившимися самками.

Выборки самок из Ялты и «Веневитиново» различались между собой по рисункам клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы. У самок из «Веневитиново» чаще, чем в Ялте, встречались более темные варианты клипеуса и брюшка, а реже – мезоскутума. Так, в Ялте, в отличие от «Веневитиново», отмечен вариант клипеуса С3, мезоскутума Ms3.5. Эти варианты рисунка, как мы уже упоминали, характеризуют группу подчиненных самок из семей с большим числом основательниц. При попарном сравнении как гапло-, так и плеометротичных самок из Крыма и Воронежской обл. обнаружены существенные различия только по характеру рисунка мезоскутума (табл. Д 20 Приложения Д).

Самки-основательницы *P. nimpha* разных морф (измерено 95 особей) в исследуемых поселениях не различались по размерам. Однако при плеометрозе самки с вариантами рисунка 1-го тергита метасомы 1Т1 и 1Т2 уступали 1Т3 в размерах крыльев, но были больше их по размерам клипеуса и головы (табл. Д 21 Приложения Д). При плеометрозе обнаружены также статистически значимые корреляции между размерами крыльев (длиной и шириной 1-й пары; длиной 2-й пары) и вариантами рисунка 1-го тергита метасомы (для WgII – $r_s = 0.37$, $N = 42$, $p < 0.01$; для WgIW – $r_s = 0.33$, $N = 42$, $p < 0.01$; для WgIII – $r_s = 0.26$, $N = 42$, $p < 0.05$), а также между длиной клипеуса и шириной головы, с одной стороны, и вариантами рисунка мезоскутума, с другой (для CL – $r_s = -0.33$, $N = 42$, $p < 0.05$; для HW – $r_s = -0.31$, $N = 42$, $p < 0.05$).

При гаплометрозе самки с вариантами рисунка 1-го тергита метасомы 1Т1 были больше 1Т3 по ширине второй пары крыльев и ширине головы

(тест Манна–Уитни: по WgIIW – $p = 0.036$; по HW – $p = 0.036$).

Гапло- и плеометротичные самки *P. nimpha* различались по размерам (табл. Д 22 Приложения Д). Первые превосходили вторых по размерам крыльев, но уступали по размерам головы (тест Манна–Уитни: по WgIW – $p < 0.01$; по HW – $p < 0.01$; по CW – $p < 0.04$).

В поселении *P. nimpha*, в отличие от *P. dominula*, обнаружены статистически значимые корреляции между способом основания семьи и размерами тела самок-основательниц (для WgIW – $r_s = 0.29$; $N = 95$; $p < 0.01$; для CW – $r_s = -0.38$; $N = 95$; $p < 0.05$; для HL – $r_s = -0.38$; $N = 95$; $p < 0.01$).

У изучаемого вида в Крыму обнаружена связь между рангом самок-основательниц и их размерами, а также характером рисунка.

Самки *P. nimpha* как высоких (α и β), так и низких рангов (γ и ниже) отличались от гаплометротичных самок частотами вариантов рисунка клипеуса и груди: у них были ниже частоты вариантов рисунка клипеуса С5 и мезоскутума Ms3.4, но выше соответствующие показатели рисунка С3 и Ms3.5. Однако α -самки *P. nimpha* были схожи по рисунку с гаплометротичными самками, но существенно отличались по рисунку клипеуса и мезоскутума от низкоранговых особей (табл. Д 23 Приложения Д).

Ранг особи коррелировал с рисунком мезоскутума: $r_s = -0.41$, $N = 42$, $p < 0.05$ и с шириной клипеуса: $r_s = -0.46$, $N = 42$, $p < 0.05$. Кроме того, в каждой конкретной семье *P. nimpha* относительная интенсивность меланизации 1-го тергита метасомы самки соотносилась с ее позицией в доминантной иерархии: $\chi^2 = 7.54$, $df = 2$, $p = 0.021$.

Самки-основательницы разных рангов из семей *P. nimpha*, состоящих из двух самок (14 семей), не различались по размерам.

У *P. nimpha* (9 семей), имеющих нескольких основательниц, особи разных рангов отличались по размерам (табл. Д 24 Приложения Д): γ -самки (а по некоторым признакам и β -особи) уступали α -самке в размерах головы.

Крылья гаплометротичных самок *P. nimpha* были шире и длиннее, чем у

подчиненных особей плеометротичных семей (β -, γ - и ниже) (тест Данна: по WgIL – гапло- и α -самки: $p > 0.05$, гапло- и β -самки: $p = 0.05$, гапло- и γ - (и ниже по рангу) самки: $p = 0.02$; по WgIW – гапло- и α -самки: $p > 0.05$, гапло- и β -самки: $p < 0.01$, гапло- и γ - (и ниже по рангу) самки: $p < 0.01$; по WgIIW – гапло- и α -самки: $p > 0.05$, гапло- и β -самки: $p = 0.03$, гапло- и γ - (и ниже по рангу) самки: $p = 0.02$).

Таким образом, организация поселений *P. nimpha* в Крыму представляется следующей: крупные самки с массовыми вариантами клипеуса C5, мезоскутума Ms3.5 и Ms3.4 и 1-го тергита метасомы 1T1–1T3 гнездятся в одиночку. Доминантные самки из плеометротичных семей сходны по характеру рисунков с гаплометротичными самками, из чего можно заключить, что именно они и были основательницами гнезда. К плеометрозу тяготеют самки с более крупной головой массовых фенотипов C3 и C5 для клипеуса, преимущественно Ms3.5 для мезоскутума, а также мелкие самки с редкими вариантами рисунка. При этом последние формируют группу подчиненных особей.

В Воронежской обл., где условия зимовки более суровые, выживают меланизированные особи, которые предпочитают гнездиться в одиночку.

Таким образом, у *P. nimpha* в Крыму на фоне высокой зараженности семей 1-ой генерацией паразитоидов, в отличие от более северных популяций Воронежской обл., в два раза выше доля плеометротичных семей, а самки-основательницы характеризуются иным фенотипическим разнообразием. В этих условиях удастся лучше проследить процессы формирования поселений. Однако невыясненным остается, различаются ли выборки будущих основательниц, выращиваемых в их семьях в конце жизненного цикла. Можно предположить, что такие различия имеются уже из-за того, что большая часть крымских основательниц выращивается в условиях пищевого дефицита, поскольку их семьи сильно заражены *L. argiolus* и *E. schmitti* [Русина, 2011б]. Определенный интерес вызывают имеющиеся у нас сведения по зимовке основательниц. Так, в Ялте самки остаются зимовать в

гнездах [Фатерыга, 2003]. Осенью более 80 % гнезд, по нашим данным, имеют там значительные запасы меда, который, по-видимому, потребляется зимующими самками. Лучшая выживаемость в этих условиях мелких и менее меланизированных особей и высокая их социальная активность в гнездах может способствовать увеличению плотности гнездящихся самок, а в дальнейшем – групповой закладке семей и дифференциации самок по агрессивности.

5.2.2.3 *Polistes lanio* на острове Тринидад

Способ основания семьи и характер гнездования *P. lanio* изучали на острове Тринидад в г. Сент-Августин и его окрестностях, в пос. Лопино и Кора, а также на сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета в октябре 2004 г. – январе 2005 г. Клещей на основательницах и будущих основательницах не обнаружено.

Вариации рисунка мезосомы (функциональной груди) и метасомы (функционального брюшка) описаны у 58 самок *P. lanio* (Рисунок 5.7).

Анализ способа основания включал определение количества самок в семье и числа гнезд, принадлежавших этой семье. Выделялись следующие варианты: гаплометроз (одиночная самка строит одно гнездо); плеометроз (группа самок закладывает одно гнездо); поликалия (группа самок строит несколько гнезд).

В укрытиях антропогенного происхождения было обнаружено 80 гнезд, на растениях – 3. Семьи находились на разных этапах развития: 42 семьи – до выхода рабочих и 41 – после выхода рабочих (табл. Д 25 Приложения Д). На сельскохозяйственной станции университета массовое начало гнездования было отмечено во второй декаде ноября. Осы гнездились под навесами крыш, в хозяйственных помещениях и под настилом пола зданий, стоящих на сваях. В гнездах имелись яйца и личинки младших возрастов. Наибольшее число самок в семье при плеометрозе составило 6, а при поликалии – 8. В последней категории семей было отмечено по 2–3 гнезда.

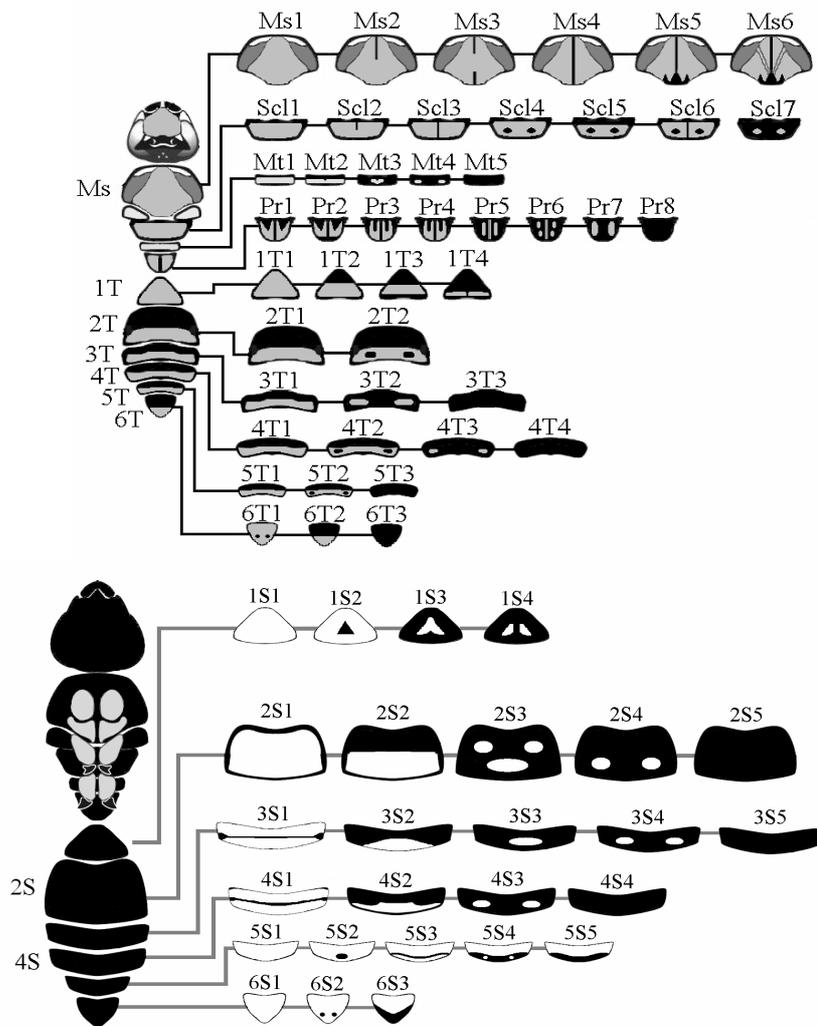


Рисунок 5.7 — Варианты рисунков самки *Polistes lanio* (F.). Ms – мезоскутум, Scl – скутеллум, Mt – метанотум, Pr – пропodeум, 1Т – 6Т – тергиты метасомы; 1S – 6S – стерниты метасомы [по: Русина и др., 2007в]

Самки *P. lanio* из плеометротичных семей и самки, основывающие поликалическую семью, собранные на территории сельскохозяйственной станции университета, различались по частотам рисунков мезоскутума ($\chi^2 = 7.73$; $df = 1$; $p < 0.01$), пропodeума ($\chi^2 = 9.29$; $df = 2$; $p < 0.05$) и 2-го тергита метасомы ($\chi^2 = 13.31$; $df = 3$; $p < 0.01$) (табл. Д 26 Приложения Д). У самок из поликалических семей чаще встречались варианты рисунка скутума Ms5, пропodeума Pr2, 2-го тергита метасомы 2Т1 и реже – соответствующие варианты скутума Ms6, пропodeума Pr3 и 2-го тергита метасомы 2Т2.

Изучение доминантной иерархии проводили путем наблюдений в лаборатории за поведением самок из 9 плеометротичных семей *P. lanio*.

Связи доминантного ранга самки с характером рисунка тела не выявлено (все $p > 0.05$). В шести семьях *P. lanio*, имеющих нескольких основательниц, особи разных рангов различались по размерам (табл. Д 27 Приложения Д): γ -самки уступали α -самке в размерах крыльев (по WgIL и WgIW) и головы (HW).

Как видно из данных этого исследования, самки *P. lanio* с некоторыми вариантами рисунка мезоскутума (Ms5), пропodeума (Pr2) и 2-го тергита метасомы 2T1 проявляют предпочтение к групповому основанию семьи, закладке и выращиванию расплода в нескольких гнездах.

По данным Жианнотти и Мачадо [Giannotti, Machado, 1994], у этого вида на юго-востоке Бразилии 60.3 % семей развиваются в 2–16 гнездах. Роль поликалии не была исследована в названной работе, однако на основании косвенных данных можно предположить, что она связана с защитой семьи от паразитоидов. Об этом свидетельствует тот факт, что все брошенные гнезда, принадлежавшие поликалическим семьям, имели следы заражения паразитоидами.

Таким образом, изучение пространственно–временных процессов в популяции обеспечивается использованием фенотипа как маркера социальных ролей особей, поскольку обнаружены корреляции характера рисунка и размеров, с одной стороны, с их трофическим режимом и характером зараженности паразитами на преимагинальных стадиях (глава 3), а с другой – и с их физиологическими и поведенческими особенностями.

5.3 Репродуктивные тактики самцов

Общественные перепончатокрылые насекомые известны разнообразием полового поведения особей в популяции [Hölldobler, 1976; Брайен, 1986; Helms, 1994; Beani, 1996; Yamauchi et al., 2001; Boomsma et al., 2005]. Системы спаривания у этих насекомых обычно сводятся к полигамии, основанной на конкуренции самцов за самок либо за территорию [Thornhill, Alcock, 1983]. Первый тип полигамии характерен для видов, у которых самки

появляются одновременно и массово [Alcock, Smith, 1987; Beani et al., 1992]. Полигамия, основанная на конкуренции самцов за территорию, типична для видов, у которых самки выходят из гнезд асинхронно и до закладки новых гнезд или ухода на зимовку некоторое время (дни или недели) живут одиночно. Такая система спаривания обычно связана с брачными роями на приметных элементах ландшафта и присуща многим шмелям и общественным осам, самцы которых патрулируют места фуражировки или летные коридоры самок [Alford, 1975; Ross, Carpenter, 1991; Beani, 1996].

У общественных перепончатокрылых выделяют два типа брачных роев: воздушные и рои на субстрате [Sivinski, Petersson, 1997].

Полиморфизм самцов обсуждался у разных групп общественных насекомых [Alcock, 1987; Stubblefield, Seger, 1994; Beani, 1996; Heinze, 1999; Boomsma et al., 2005]. У муравьев это обнаруживается в наличии существенных морфологических различий между разными группами самцов. Так, например, у муравьев родов *Hypoponera* Santschi и *Cardiocondyla* Emery в популяции сосуществуют агрессивные бескрылые эргатоидные самцы, вступающие в смертельные схватки за право спаривания с самкой, и мирные крылатые самцы-расселители [Hamilton, 1979; Kinomura, Yamauchi, 1987; Stuart et al., 1987; Yamauchi et al., 1996; Heinze et al., 1998; Foitzik et al., 2002]. У муравьев некоторых видов рода *Cardiocondyla* (*C. obscurior* (Wheeler), *C. wroughtoni* Forel, *C. emeryi* Forel и *C. minutior* Forel) эргатоидные самцы имеют крепкие мандибулы, с помощью которых они ранят и убивают незрелых соперников [Cremer, Heinze, 2003]. Однако при неблагоприятных условиях в семьях *C. wroughtoni* выращиваются крылатые самцы, которые расселяются, после чего спариваются с девственными самками в меньших по размерам семьях, оказавшихся без эргатоидных самцов [Kinomura, Yamauchi, 1987]. Сперматогенез у эргатоидных самцов муравьев рода *Cardiocondyla* может длиться в течение всей взрослой жизни, поэтому количество их спариваний не ограничено [Heinze, Hölldobler, 1993], тогда как производство спермы у крылатых самцов многих других видов муравьев прекращается уже

в конце стадии куколки [Dumser, 1980].

В семьях тонкоголовых муравьев *Formica exsecta* Nyl. есть мелкие (микранеры) и крупные (макранеры) самцы [Fortelius et al., 1987]. Микранеры преобладают в крупных поликалических семьях с сильным смещением соотношения полов в сторону самцов, они позже достигают половой зрелости и наиболее активны днем. Макранеры же, напротив, отмечены в монокалических популяциях с равным соотношением полов. Фортелиус и соавторы [Fortelius et al., 1987] полагают, что макранеры придерживаются тактики спаривания, связанной с ограниченным расселением, включая инбридинг, что может иметь место на ранней стадии развития семей, а микранеры придерживаются аутбридинговой стратегии размножения, связанной со снижением ресурсных возможностей.

У многих перепончатокрылых самцы в пределах вида и популяции различаются главным образом по поведению. Репродуктивные стратегии самцов шмелей и ос включают поиск, охрану и патрулирование специфичных участков: входов в гнезда, летных коридоров (маршрутов полета) и мест фуражировки самок [Радченко, Песенко, 1994; Beani, 1996].

Важнейшей из сигнальных систем, способствующей распознаванию самками самцов своего вида и определения среди них лучшего, является ольфакторная [Downing, 1991; Turillazzi, 1991; Jeanne, 1996]. При этом степень выраженности маркировочного поведения самцов может играть важную роль при выборе самкой брачного партнера.

Известно, что самки шмелей довольно разборчивы и отклоняют ухаживания многих самцов как в лабораторных условиях [Djegham et al., 1994; Duvoisin et al., 1999], так и в природе [Kindl et al., 1999], иногда даже убивая чрезмерно настойчивых самцов [Duvoisin et al., 1999].

Разнообразие репродуктивных тактик обнаружено у морфологически и поведенчески различающихся самцов ос полистов: *P. gallicus* [Beani, Turillazzi, 1988b, 1990a; Русина и др., 2009в], *P. biglumis bimaculatus* (Geoffroy) [Turillazzi, Cervo, 1982], *P. nimpha* [Turillazzi, Cervo, 1982; Русина

и др., 2008б, 2009в], *P. semenowi* Morawitz [Beani, Lorenzi, 1992; Beani et al., 1992] и *P. dominula* [Turillazzi, Beani, 1985; Beani et al., 1992; Фирман и др., 2007; Русина, 2009]. Более крупные территориальные самцы *P. dominula* («residents») охраняют свои участки и проявляют бо́льшую активность во взаимодействиях с самками, нежели мигрирующие самцы («transients»), перелетающие с одного участка на другой [Beani, Turillazzi, 1990b]. В лабораторных условиях территориальные самцы достоверно чаще спаривались с самками, чем самцы-мигранты [Beani, Turillazzi, 1990b].

Токующие самцы *P. jadvigae* Dalla Torre [Kasuya, 1981], *P. fuscatus* [Post, Jeanne, 1983], *P. dominula* [Beani et al., 1992; Фирман и др., 2007], располагаясь на охраняемых ими участках, маркируют их выделениями стернальных желез. Самцы *P. major* Palisot de Beauvois, кроме стернальных, используют и мандибулярные железы [Wenzel, 1987].

Известно, что у некоторых видов ос-стеногастрин в этом процессе задействована также система визуальных стимулов [Turillazzi, Francescato, 1990; Turillazzi, 1991]. Патрулирующие свои территории самцы некоторых видов *Parischnogaster* при виде других самцов, а также самок, растягивают брюшко, демонстрируя пятна на тергитах [Turillazzi, 1982, 1983]. При этом ольфакторными маркерами могут быть феромоны, выделяемые стернальными железами самцов, а визуальными – характер рисунка.

По-видимому, такие характеристики самцов детерминированы не только генетически, но и особенностями семей, в которых они были выращены.

Представлялось интересным исследовать связь характера рисунка и размеров самцов поллистов с особенностями их репродуктивных тактик.

5.3.1 Прекопулятивное поведение самцов ос-поллистов в Нижнем Приднепровье

Самцы и будущие основательницы у *P. dominula* спариваются в августе, а у *P. nitpha* – с середины августа до начала сентября. По нашим данным [Русина, 2006а], основной поставщик полового поколения (выращиваются

оба пола) у *P. dominula* в антропогенных местообитаниях – плеометротичные семьи, а в степных ценозах – гаплометротичные; у *P. nimpha* – гаплометротичные.

Позже всего в сезоне спаривание происходит у *P. gallicus*: токование самцов начинается в августе, когда множество первичных семей гибнет от хищников, и продолжается до конца сентября. Самцы находятся неподалеку как от первичного, так и от перезаложенного гнезда. По-видимому, рабочие могут спариваться с самцами, поскольку в части вторичных семей, наблюдаемых в конце сентября – октябре, среди выращенного имагинального населения были и самцы, и самки. В октябре самцы встречаются только на нектароносах. В лабораторных условиях (август – первая декада сентября) будущие основательницы *P. gallicus*, собранные в первичных семьях, а также на нектароносных растениях, с самцами не спаривались. Самки были крайне агрессивны по отношению к самцам и не подпускали их к себе. Скорее всего, спаривание у этого вида осуществляется поздней осенью. Так же ведут себя самки этого вида в других частях ареала [Beani, 1996]. Спаривание поздней осенью отмечается в популяциях целого ряда гаплометротичных видов полистов, населяющих Японию [Suzuki, 1985; Kojima, Suzuki, 1986]. В такой отсрочке размножения Л. Беани [Beani, 1996] усматривает существование в популяции отбора на лучшего самца, так называемого «марафонца».

Самцы во вторичных гнездах изучаемых нами видов появляются существенно позже, чем в первичных семьях, – с конца августа и до середины осени – и, следовательно, могут пополнять численность самцов и конкурировать со старыми «марафонцами», дожившими до периода спаривания.

В процессе наших исследований, проведенных совместно с Л. А. Фирман и Е. А. Приваловой, было выявлено несколько форм пространственно – временной активности самцов, связанной с прекопулятивным поведением [Русина и др., 2008б, 2009в; Русина, 2009].

P. dominula. Самцы *P. dominula* из семей, селящихся на чердаках жилых и хозяйственных зданий Ивано–Рыбальчанского участка ЧБЗ, были отловлены на металлических ограждениях и деревянном заборе, на соцветиях лианы *Campsis radicans* (L.) Seem. и на листьях грецкого ореха *Juglans regia* L.

На лесостепных участках ЧБЗ самцы *P. dominula* были собраны на нектароносных растениях: синеголовнике приморском *Eryngium maritimum* L., моркови дикой *Daucus carota* L., доннике белом *Melilotus albus*, – а также в колках на стволах березы днепровской *Betula borysthena* Klok., дуба обыкновенного *Quercus robur* L. и тростнике.

По специфике прекопулятивного поведения среди самцов *P. dominula* были выделены следующие группы. Часть самцов проявляли привязанность к определенным участкам, сохраняя ее в течение нескольких дней (до 10 дней, а в одном случае более 3-х недель). Места локализации самцов включали некий элемент ландшафта, хорошо прогреваемый солнцем. Каждый самец этой группы имел индивидуальный охраняемый участок. Активность самцов выражалась в повторяющихся облетах участка. В промежутках между облетами самцы садились на достаточно четко локализованный участок приметного объекта (например, на металлической ограде кордона Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ его площадь составляла около 20 см²), активно ползали и маркировали его, натирая поверхность субстрата секретом желез метасомы. Зарегистрированы случаи, когда некоторые самцы охраняли по 2–3 участка, например, на стволах двух берез или на березе и на ветке дуба (расстояние между ними около 1.5–4 м).

На одном приметном элементе ландшафта (старые дубы, березы, груши) обычно располагались индивидуальные участки нескольких самцов. Так, на уже упоминавшейся металлической ограде периметром 186 м находились участки 36 самцов в 2006 г; 11 – в 2008 г. и 8 – в 2013 г. У 45 самцов (2008 г.) в качестве охраняемого участка служили цветы *C. radicans*, у 30 – стволы дуба, 8 самцов охраняли участки ствола или ветки березы. Все они были

отмечены на одних и тех же местах в течение 2–3-х последующих дней. Заметим, что скопления охраняемых участков самцов (токовищ) были привязаны к скоплениям гнезд. Периодически самцы залетали на чужие участки. В этом случае самец-резидент прогонял чужого самца простым броском в его сторону; наблюдались и схватки между самцами. Самки изредка посещали эти участки; отмечались попытки спаривания. В двух случаях, судя по продолжительному генитальному контакту, имело место и настоящее спаривание. Появление самцов на охраняемых участках отмечено с 8:30–9:00 и сопряжено с утренним повышением температуры воздуха до 32°C, пик их активности приходился на 10:00–12:00, отлет с участка – с 13:30–14:00 (Рисунок 5.8).

Ко второй группе относятся самцы, не проявляющие вышеописанного поведения, т.е. нетокующие (нетерриториальные, или самцы-мигранты, по терминологии других авторов). Нетокующие самцы в течение дневной активности не были привязаны к какому-либо определенному месту, а перемещались от одного цветущего растения к другому. На цветках они кормились или какое-то время находились в покое. При посещении цветков самками эти самцы пытались спариваться с ними. Отмечалось посещение ими токовищ. В отсутствие резидентного самца они могли занимать его участок. По возвращении хозяин участка прогонял чужого самца. Своих участков нетокующие самцы так и не обрели, несмотря на наличие незанятых территорий.

Отмечены самцы *P. dominula* с некоторыми другими особенностями репродуктивного поведения. Часть из них держались в непосредственной близости от чужой семьи и спаривались с самками, которые прилетали к ним с гнезда [Русина, 2006а]. Иные самцы подсеялись в чужие сиротские семьи и во вторично заложенные гнезда с рабочими, в которых не было самки-основательницы. Регистрировались попытки спаривания самцов с рабочими. Наконец, были обнаружены скопления репродуктивных особей на растениях. Скопления состояли преимущественно из самок, но обычно включали и

одного самца. Так, на Соленоозерном участке в 2006 г. было найдено два таких скопления, а в 2008 г. – 8. Местами локализации ос служили галлы на растениях или широкие листья тростника. Дважды (в 2008 и 2010 гг.) был отмечен весьма специфичный способ токования: лист тростника патрулировала и маркировала группа самцов («рой», по терминологии Беани [Beani, 1996]).

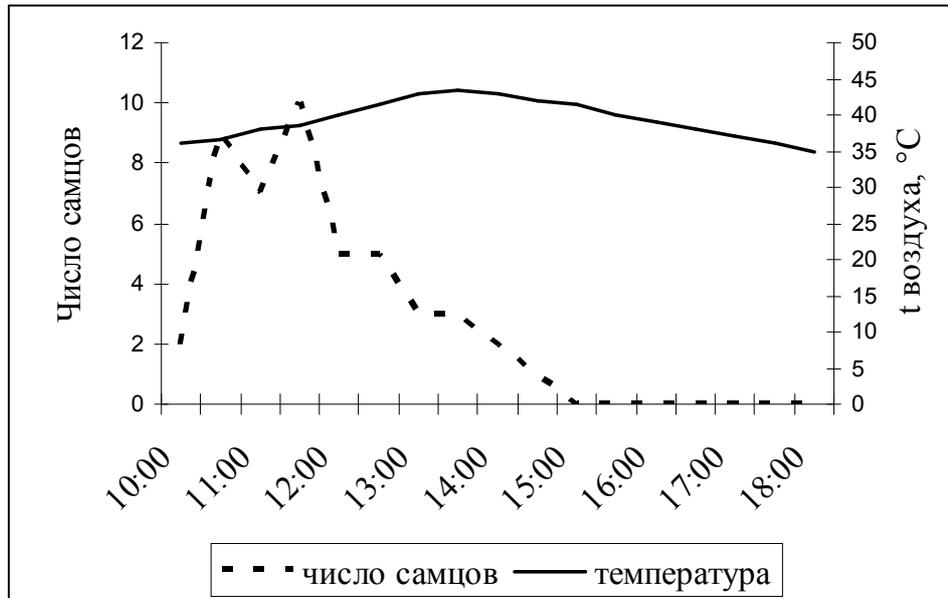


Рисунок 5.8 — Динамика суточной активности самцов *Polistes dominula*, токующих на металлических ограждениях 3 августа 2006 г

У *P. dominula*, как в укрытиях, так и на растениях, токующие самцы раньше всего в сезоне появляются в плеометротичных семьях, а также в гаплометротичных семьях, основанных высокоплодовитыми самками-основательницами [Русина, 2006а; Фирман, Русина, 2011; Фирман и др., 2011]. Эти самцы выращены в условиях хорошей обеспеченности пищей (на одну личинку в период выращивания самцов в среднем приходится свыше 4–10 рабочих). В таких семьях также высок уровень вибрационной активности самок-основательниц, который может достигать 40 виляний брюшком/ч. Поздние самцы из этих семей склонны к миграциям.

Самцы из сиротских, узурпированных и зараженных 1-й генерацией паразитоидов семей выращены в условиях недостатка корма (менее четырех

рабочих на одну личинку) и низкой (или при полном отсутствии) вибрационной активности основательниц. Именно эти самцы (поздние) склонны к миграциям [Фирман, Русина, 2011].

Отметим, что последние категории семей отмечаются в крайне неблагоприятных местообитаниях и в них выращивается мало будущих основательниц. Отлет самцов из таких мест обитания может быть сигналом его неблагополучия.

Обнаружено, что самцы *P. dominula* с разными репродуктивными тактиками из исследуемого нами поселения на территории ЧБЗ в разные годы не различаются как по экстенсивности, так и по интенсивности заражения клещом *S. connivens* (табл. Д 28 Приложения Д) [Русина и др., 2013]. Можно предположить, что зараженность этим паразитом не является фактором, обуславливающим выбор самцами репродуктивной тактики. Однако интенсивность клещевой инвазии коррелирует с расстояниями между токовищами территориальных самцов.

Так, в 2010 г. расстояние между токовищами слабозараженных самцов (до 5 клещей/особь, интенсивность инвазии в среднем два), токующих на метелках тростника, было существенно бóльшим, чем между токовищами сильнозараженных (до 43 клещей/особь, интенсивность инвазии в среднем 20) самцов, токующих на грушах: 12 [6.5; 10.5] [5; 18] м против 1.2 [0.5; 9.5] [0.2; 2.3] м (тест Манна–Уитни $p < 0.001$).

Специфика прекопулятивного поведения самцов *P. dominula*, по-видимому, не может быть обусловлена и генетически, поскольку по нашим наблюдениям, в одной и той же гаплотропичной семье выращиваются самцы с разнообразными меланиновыми рисунками и стратегиями [Фирман, Русина, 2011].

По всей видимости, репродуктивные стратегии самцов *P. dominula* связаны с характером их трофического и вибрационного режима на личиночных стадиях, который зависит от особенностей социальной организации семьи.

P. nimpha. Группы самцов с разными стратегиями выявлены также у *P. nimpha*, гнездящегося в укрытиях на кордоне Ивано-Рыбальчанского участка ЧБЗ [Русина и др., 2008б]. Нетокующие самцы *P. nimpha* были обнаружены на кампсисе и на персике *Prunus persica* (L.) Batsch. В первом случае они перелетали с цветка на цветок, а во втором посещали листья, загрязненные падью тли *Myzodes persicae* Sulz (Homoptera, Aphididae).

Поведение токующих самцов у этого вида имело свои особенности. В 2006 г. (год низкой численности вида) 6 токующих самцов располагали свои токовища на тех же объектах (заборе, например), что и самцы *P. dominula*, но заметно ниже, ближе к земле. В 2007 г. на кампсисе было поймано 12 самцов, 4 из которых в качестве места «саморекламиривания» выбрали нераспустившие бутоны этого растения.

В 2008 г. (рост численности) численность самцов этого вида была высока (успешные семьи были основаны более плодовитыми, чем в 2006–2007 гг., основательницами с повышенной вибрационной активностью: свыше 200 виляний брюшка/ч. Токующие самцы (всего 63), помимо упомянутого забора и лианы кампсиса, встречались в других местах, в частности, на проволоке, натянутой в качестве опоры для виноградной лозы, и на металлических стойках для этой проволоки, а также на листьях кукурузы.

У некоторых самцов этого вида было отмечено роевое токование. Такие рои располагались на высоко расположенных побегах лианы. Всего обнаружено 9 роев, включавших 34 самца. В каждом из роев в среднем было 4 ± 2 самца. Самцы лояльно относились друг к другу; агрессивных выпадов и преследований не наблюдалось.

Удаление части токующих самцов *P. nimpha* привело к тому, что на их участках появились самцы *P. dominula*.

Появление токующих самцов *P. nimpha* отмечено с 8:30–9:00 и имело на разных охраняемых участках свои особенности. Так, токование на кампсисе начиналось раньше и продолжалось дольше, чем на заборе (Рисунок 5.9).

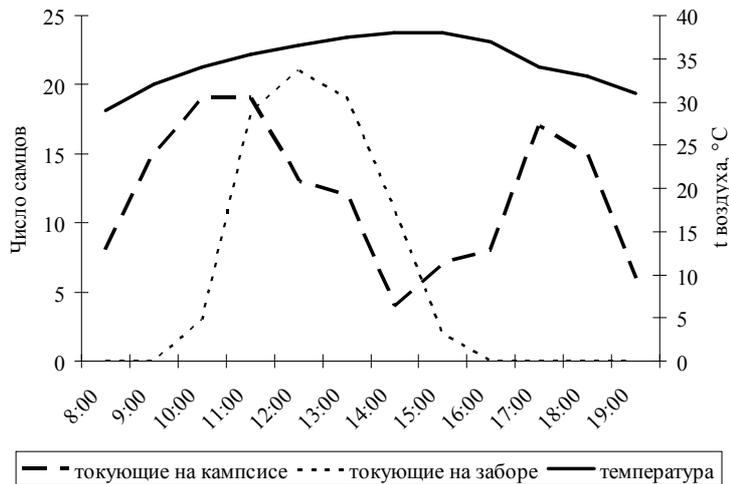


Рисунок 5.9 — Динамика суточной активности токующих самцов *Polistes nimpha* (Christ) 15 августа 2008 г. [по: Русина и др., 2008б].

Клещей на самцах этого вида, также как у рассматриваемого ниже *P. gallicus*, не обнаружено.

***P. gallicus*.** У этого вида в Нижнем Приднепровье токуют все самцы [Русина и др., 2008б]. Часть из них формируют рои, как и у *P. nimpha*. Отметим, что у этого вида виляют брюшком не только самки-основательницы, но и рабочие (суммарная вибрационная активность может достигать около 250 актов/ч., из которых более 150 актов/ч. приходится на основательницу). В 2006–2008 гг. 69 самцов, токующих поодиночке (67 %, 69 из 103), и 14 скоплений самцов *P. gallicus* было собрано на злаке вейнике наземном *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. В 2006 и 2007 г. небольшие по числу особей рои *P. gallicus* (всего 5 роев по 2–3 особи) располагались на моркови дикой *Daucus carota*. В 2008 г. два роя (4 и 13 самцов) располагались на золотарнике золотой розге *Solidago virgaurea* L. Крупные агрегации самцов (всего 5) располагались неподалеку от крупных гнезд, по-видимому материнских, с высоким и продолжительным уровнем вибрационного режима.

Следует отметить, что самцы продолжительный период находятся на выбранном месте токования, не покидая своего поста и ночью. В дневное время они отлетают на кормежку к нектароносным растениям. В июле–августе самцы этого вида кормятся на *D. carota*, *Melilotus albus*, *Eryngium*

maritimum, а в сентябре – на жабрице тендровской *Seseli tenderiense* Kotov и кермеке Мейера *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze.

Роение самцов у *P. gallicus* описано также в Италии [Beani, 1996].

«Токовая» территориальность и роение самцов описаны еще у трех североамериканских видов (*P. bellicosus* Cresson, *P. dorsalis* (F.) и *P. metricus*) и совершаются вокруг башен (колокольни, пожарные каланчи), где зимуют самки. К промежуточной категории, вероятно, можно отнести самцов *P. fuscatus*, которые собираются на высоких, освещенных солнцем постройках, используемых и для гнездования, и для зимовки. У *P. erythrocephalus* из Коста-Рики [West-Eberhard, 1969], а по нашим наблюдениям, также у *P. lanio* и *P. versicolor* на о. Тринидад самцы спариваются на сотах с самками-основательницами, уже заложившими гнезда.

Самцы *Mischocyttarus injucundus* и *M. surinamensis*, по нашим наблюдениям, посещают сиротские семьи с рабочими. Некоторые исследования указывают на то, что самки разных видов используют, хотя бы косвенно, продолжительность брачных демонстраций самца и его присутствия на брачной арене для отбора самцов. В территориальных взаимодействиях обычно выигрывают хозяева участка [Lin, 1972; Kasuya, 1981; Post, Jeanne, 1983 a; Matthes-Sears, Alcock, 1986]. Структура токовища сама по себе, по-видимому, препятствует вторжениям чужих самцов. Так, на токовищах *P. dominula*, *P. nimpha* и *P. biglumis bimaculatus* соседние территориальные самцы чаще, чем мигранты, замещали экспериментально устраненных с участков территориальных самцов [Beani, 1996].

Препятствием для позднего вселения на токовище может быть индивидуальное распознавание самками хозяев участков. Так, М. Ллойд [Lloyd, 1981], рассматривавший эту возможность в статье, посвященной распознаванию и половому отбору у шмелей и других насекомых, упоминает систему доминирования у *Polistes* как пример сложного распознавания и подчеркивает значение «выносливости» самца для полового отбора.

Пластичность поведения самцов в отношении выбора мест спаривания – характерный признак бумажных ос. У *P. fuscatus* [Post, Jeanne, 1983 a], *P. dominula*, *P. semenowi* [Beani, Turillazzi, 1988a], *P. canadensis* и, возможно, *P. exclamans* [Polak, 1993a,b] территориальность, связанная с токованием, сочетается с патрульными полетами в широких пределах. У некоторых видов территориальность связана с размерами особей, и при этом самец может менять тактику.

5.3.2 Связь рисунка и размеров тела самцов с их репродуктивными тактиками

Полученные нами данные показывают, что у изучаемых видов самцы, различные по рисунку и размерам, распределены на исследуемой территории неслучайным образом.

В таблице Д 29 Приложения Д приведены частоты встречаемости разных вариантов рисунка у токующих и нетокующих самцов *P. dominula* 2006–2008 гг. Выборки этих двух групп самцов, взятые из антропогенных местообитаний, были сходны по частотам вариантов рисунка 1-го и 2-го тергитов метасомы, а также по рисунку тазиков 3-й пары ног (табл. Д 30 Приложения Д).

Во все годы токующие самцы чаще, чем нетокующие, имели более светлые варианты рисунка мезоплевр и двух тазиков. В 2007 и 2008 гг. у них также чаще встречались более светлые варианты рисунка стернитов и только в 2008 г. – первых тазиков. По рисунку мезоскутума в 2007 г. эти самцы были темнее, а в 2008 г. – светлее.

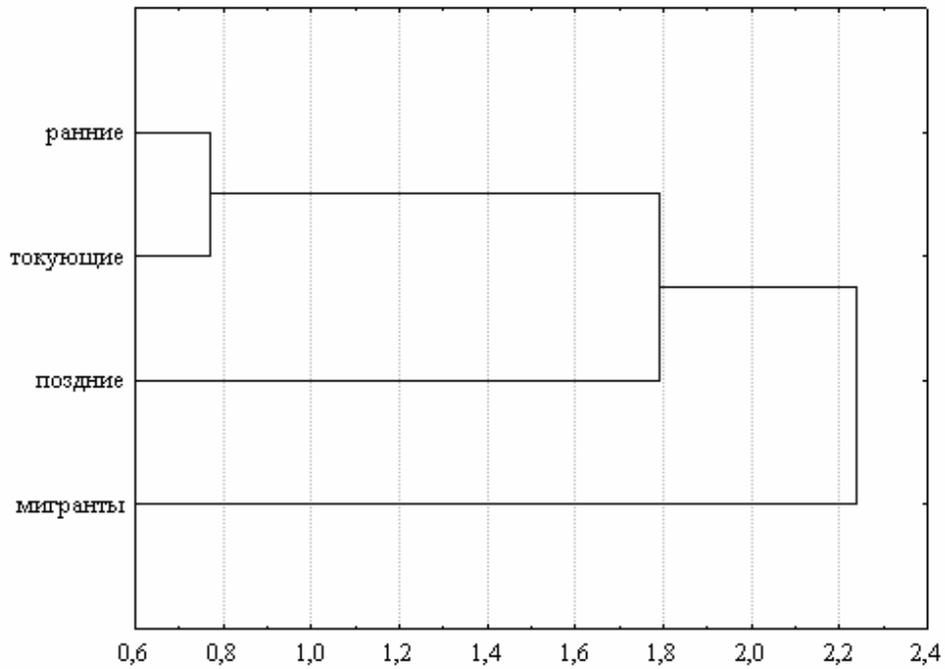
Обнаружены различия по частотам вариантов рисунка между токующими и нетокующими самцами, собранными на Ивано–Рыбальчанском участке в 2008 г. У самцов, токующих в колках, чаще, чем у мигрантов, встречались более светлые варианты рисунка тазиков 1-й и 2-й пар конечностей. Распределение самцов на 2 группы возможно и по следующему признаку. У всех самцов *P. dominula*, пойманных в степи на синеголовнике

(предположительно нетокующих), светлоокрашенной была только одна пара тазиков, в то время как среди токующих встречались и другие варианты (две или три пары тазиков светлых).

В 2008 г. самцы из укрытий были чаще светлее самцов, собранных на лесостепных участках.

По частотам вариантов рисунка 2-го стернита метасомы обнаружено сходство выборок токующих и ранопоявляющихся в семьях самцов; сходны мигранты и поздновыходящие в семьях самцы (Рисунок 5.10 А). Сходны также выборки токующих самцов и самцов, выращенных в не зараженных паразитоидом семьях, и выборки мигрантов и самцов из зараженных паразитоидом семей (Рисунок 5.10 Б). По-видимому, такое сходство по частотам встречаемости вариантов рисунка указывает на связь прекопулятивного поведения самцов с характером условий их выращивания в семье. Таким образом, ранние самцы проявляют склонность к территориальности, а самцы, выходящие позднее, – к миграции. К последней стратегии тяготеют самцы из семей, зараженных паразитоидами, сиротских семей и из семей, узупрированных чужой самкой [Фирман, Русина, 2011]. По размерам крыльев и ширине головы токующие самцы *P. dominula* уступали нетокующим (для укрытий – данные 2007 г., а для открыто гнездящихся – 2008 г.) (Рисунок 5.11, 5.12). При сравнении частот встречаемости вариантов рисунка токующих и нетокующих самцов *P. nimpha* (табл. Д 31, Д 32 Приложения Д) различий между ними выявлено не было. Однако внутри группы токующих особей на территории ЧБЗ территориальные одиночные самцы на кампсисе чаще, чем разместившиеся на том же кусте лианы роевые, имели темные варианты рисунка мезоскутума.

А.



Б.

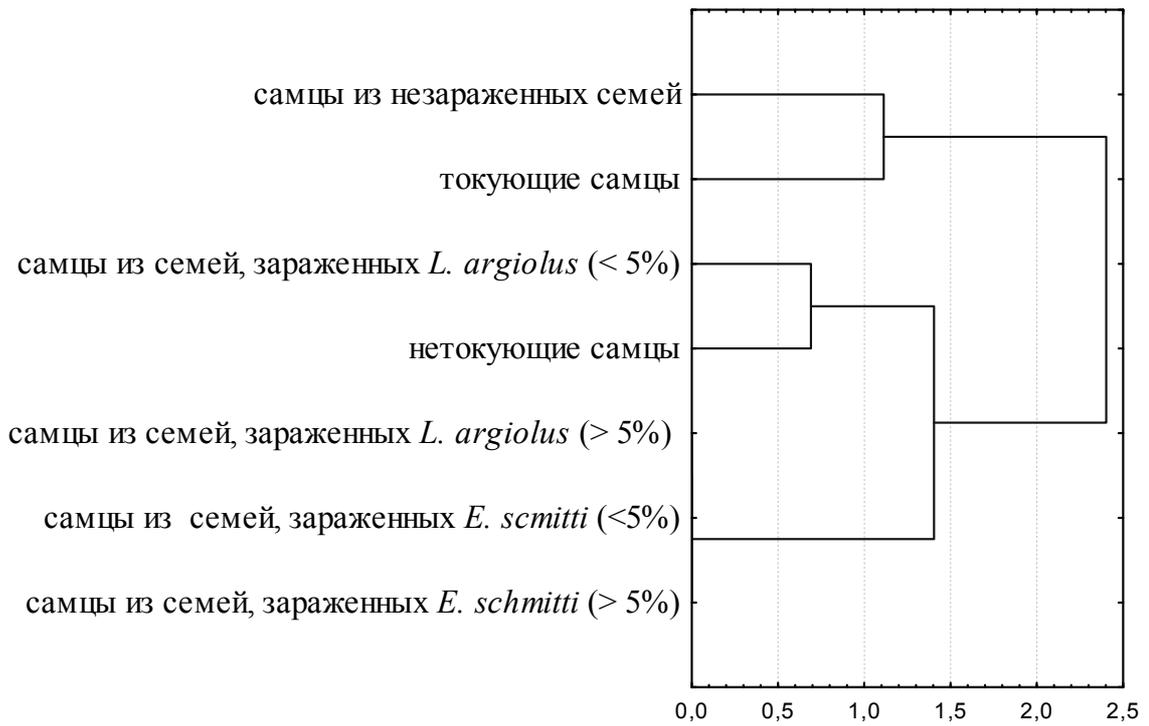


Рисунок 5.10 — Дендрограмма сходства выборок самцов *Polistes dominula* (Christ) разных стратегий с (А) ранними и поздними самцами и (Б) с самцами из зараженных и незараженных семей [по: Русина, 2009].

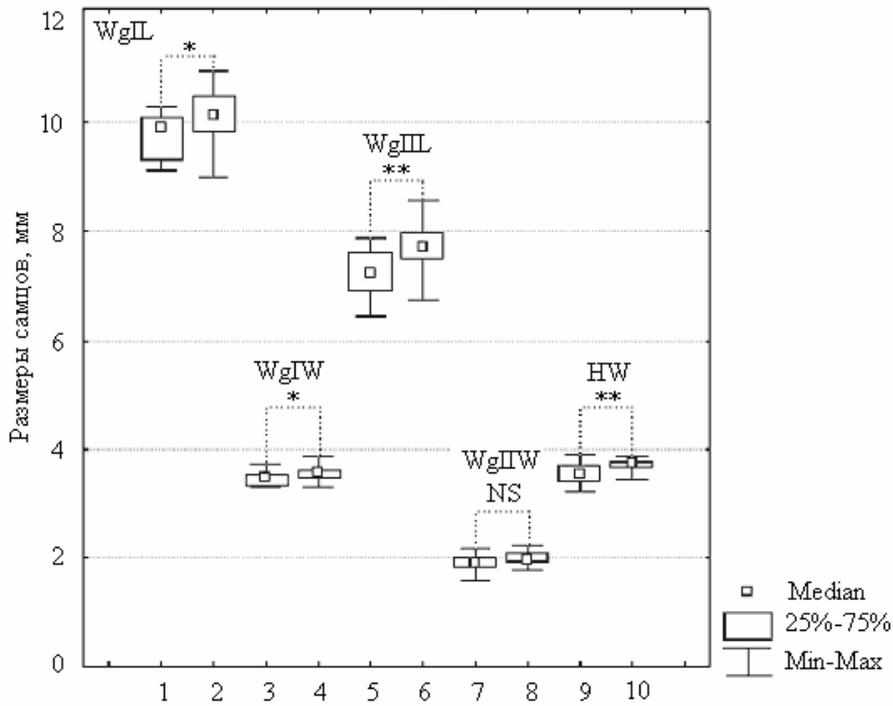


Рисунок 5.11 — Размеры крыльев и головы самцов *Polistes dominula*, собранных на *Campsis radicans* в 2007 г.: 1, 3, 5, 7, 9 – токующие самцы, 2, 4, 6, 8, 10 – самцы-мигранты. Тест Манна-Уитни: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; NS – статистически незначимые различия.

[по: Русина, 2009].

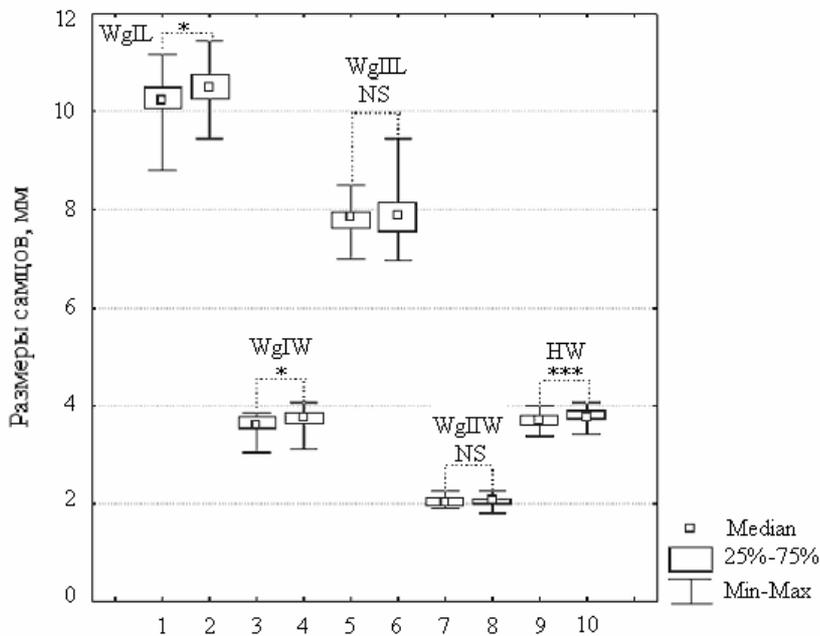


Рисунок 5.12 — Размеры крыльев и головы самцов *Polistes dominula*, собранных в лесостепных участках ЧБЗ в 2008 г.: 1, 3, 5, 7, 9 – токующие самцы на березе и дубе, 2, 4, 6, 8, 10 – самцы-мигранты. Тест Манна-Уитни * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$;

NS – статистически незначимые различия [по: Русина, 2009].

Самцы, токующие на заборе, чаще, чем самцы-мигранты, имели более темные варианты мезоскутума (табл. Д 31, Д 32 Приложения Д). Мигрирующие самцы чаще имели более светлые варианты рисунка 1-го тергита метасомы, чем токующие на кампсисе.

Самцы, токующие в рое, уступали по размерам самцам-мигрантам (Рисунок 5.13). Приведенные данные в целом указывают на существование пространственной дифференциации самцов разных морфотипов даже в пределах 50 м².

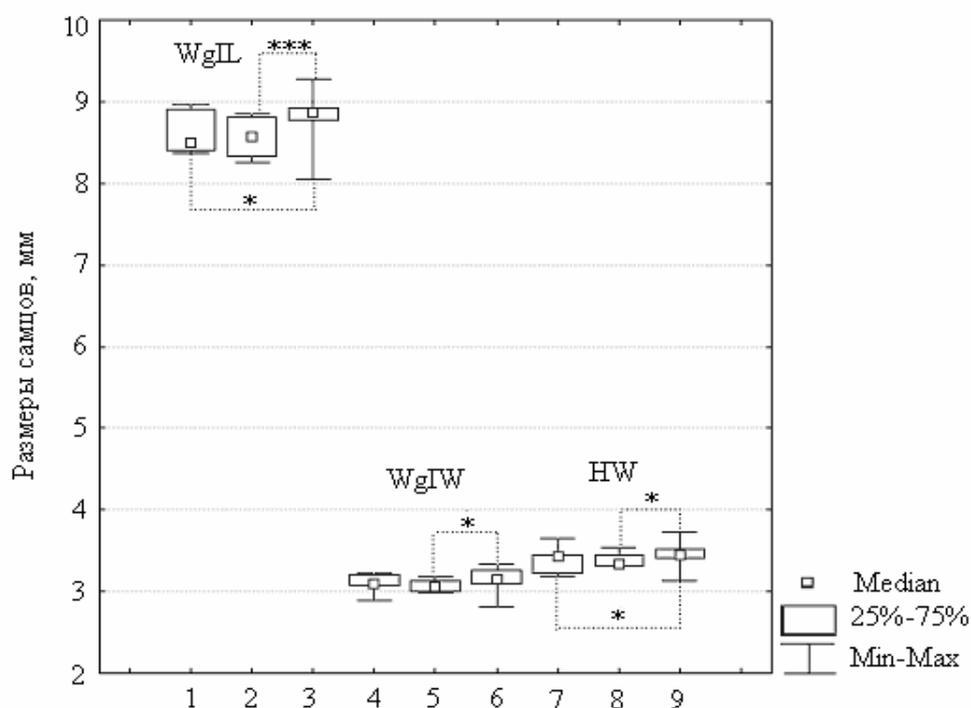


Рисунок 5.13 — Размеры крыльев и головы самцов *Polistes nimpha*. 1, 4, 7 – токующие поодиночке; 2, 5, 8 – роевые; 3, 6, 9 – самцы-мигранты. Множественное сравнение по критерию Данна: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$ [по: Русина, 2009].

У *P. gallicus* различия между самцами выявлены только по встречаемости рисунков 1-го тергита метасомы (Рисунок 5.14). При этом картина очень неоднозначна, что может объясняться динамичным характером самих скоплений: в небольших скоплениях светлые варианты рисунка встречаются чаще, чем среди одиночных самцов, и чаще, чем среди самцов из больших роев.

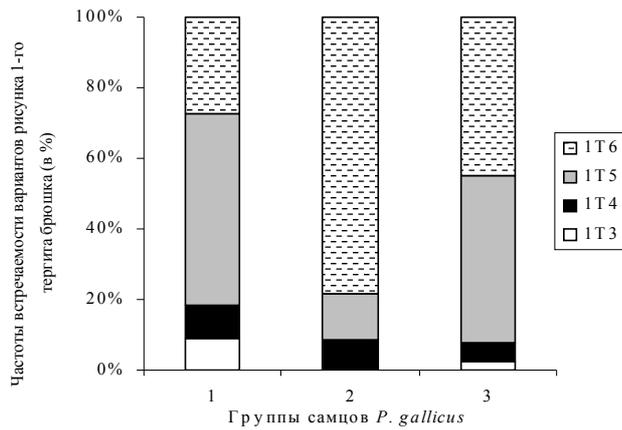


Рисунок 5.14 — Варианты рисунка 1-го tergита метасомы самцов *Polistes gallicus*, токующих поодиночке (1), в небольших группах (2) и в больших роях (3) [по: Русина и др., 2008б].

По длине первой пары крыльев роевые самцы этого вида уступали самцам, токующим поодиночке (Рисунок 5.15).

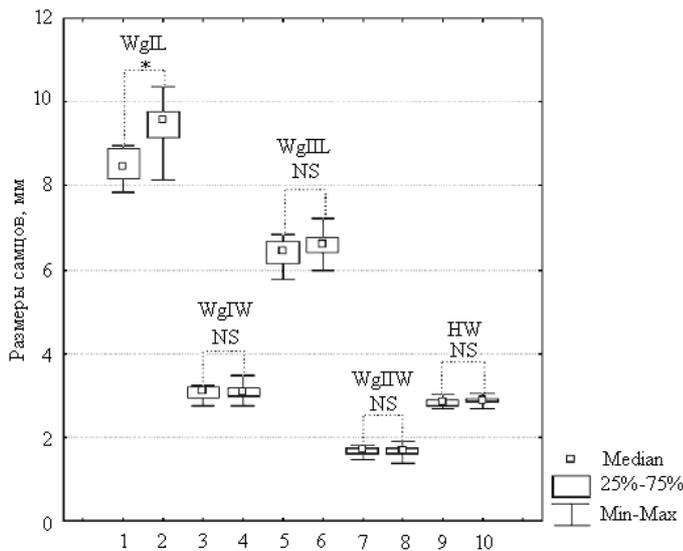


Рисунок 5.15 — Размеры крыльев и головы самцов *Polistes gallicus*: 1, 3, 5, 7, 9 – роевые самцы, 2, 4, 6, 8 – токующие в одиночку. Тест Манна-Уитни * – $p < 0.05$, NS – статистически незначимые различия [по: Русина и др., 2008б].

Таким образом, различные формы прекопулятивного поведения у самцов ос-полистов коррелируют с рисунком и размерами. Например, мелкие и светлоокрашенные самцы *P. dominula* (низкий уровень меланина в кутикуле) склонны к территориальности, а крупные и темноокрашенные

(высокий уровень меланина) – к миграциям. Однако, характер этой корреляции достаточно сложен и динамичен.

В частности, в разные годы у токующих самцов степень меланизации тела и характер распределения пигмента различны. Раскрытие механизмов распределения меланина в кутикуле и выявление факторов, влияющих на него, отчасти могли бы прояснить этот вопрос.

Системы спаривания общественных ос подвержены географической изменчивости. Так, самцы *P. canadensis* в восточной Колумбии проявляют территориальность в гнездах (West-Eberhard, 1983), в то время как в Коста-Рике они демонстрируют ее вне гнезда, патрулируя заметные элементы ландшафта (Polak, 1992; 1993a,b).

У целого ряда видов перепончатокрылых репродуктивные тактики самцов коррелируют с их размерами. Полученные нами результаты в целом согласуются с данными по репродуктивным тактикам самцов в других частях ареалов исследуемых видов, однако, по данным Л. Беани и С. Туриллаци [Beani, Turillazzi, 1988a], территориальные самцы *P. dominula* крупнее, чем самцы-мигранты; по нашим же данным, последние, напротив, имеют большие по размерам крылья. Одинокое токование у этого вида мы наблюдали в Киевской обл. (2002 г.) и Луганской обл. (2009 г.).

Территориальные самцы *P. nimpha* как в Италии, так и на юге Украины, охраняют свои участки в одиночку или скоплениями (роями), периодически патрулируя и используя их для привлечения самок. Однако в Италии среди самцов *P. nimpha* не отмечалось мигрантов [Beani et al., 1992], в то время как нами они выявлены. Мигрирующие самцы этого вида, не привязанные к определенному месту ландшафта, посещают нектароносные растения и перемещаются по территории, пытаясь спариваться с подлетающими самками. В северных и восточных регионах Украины отмечены как роевые скопления, так и одиночные токования: собственные наблюдения в Киевской (2002 и 2013 гг.) и Луганской обл. (2007 и 2009 гг.); наблюдения М. П. Богуцкого (личное сообщение – Луганская обл., 2008 г.). М. Е. Сергеев

отметил в г. Донецке (личное сообщение, 2008 г.) до 10 самцов (предположительно *P. dominula* или *P. nimpha*), поодиночке токующих на ограде моста через балку.

У *P. gallicus* нами обнаружены территориальные самцы, токующие поодиночке, не отмеченные в Италии [Beani, Turillazzi, 1990a]. Групповое токование у *P. gallicus* наблюдал А. В. Амолин (личное сообщение) 2 октября 2005 г. в окрестностях г. Донецка. Самцы (около 40 особей) летали среди рудерально-степной растительности, над глыбами шахтной породы на небольшой территории у подножия террикона угольной шахты, которая примыкала к обширному степному участку. Гнезда этого вида были отмечены на прилегающем к террикону степном участке на стеблях караганы и травянистых растений. Некоторые самцы *P. gallicus* сидели на камнях небольшими группами (по 2–3 особи), другие располагались на стеблях травянистых растений.

Сезонные и межсезонные изменения в репродуктивных стратегиях предполагают наличие «адаптивной пластичности поведения (...) как реакции на действие факторов среды» [West-Eberhard, 1989b, 253 p.] и на сильную конкуренцию за брачного партнера. Так, описанные выше особенности поведения самцов *P. nimpha* в разных частях ареала могут быть объяснены тем, что наши наблюдения пришлось на рост численности южноукраинской популяции. В годы депрессии численности в той же популяции *P. nimpha* отмечались только одиночно токующие самцы.

Таким образом, указанные факты свидетельствуют о наличии у самцов ос полистов дифференциации по специфике прекопулятивного поведения. Обнаруженная связь характера рисунка и размеров самцов с их тактиками позволяет представить организацию популяции в репродуктивный период. Самцы *P. dominula* распределяются, как правило, на токующих и нетокующих. Самцы *P. gallicus* формируют рои, небольшие или крупные. У *P. nimpha* в фазу роста численности популяции выявлены все виды репродуктивных тактик.

5.3.3 Структура скрещиваний у ос-полистов

На многих видах животных показано, что система скрещиваний обеспечивает целостность популяции и ее устойчивость [Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Гриценко и др., 1983; Креславский, Соломатин, 1985; Фролов, 1994]. При панмиксии родительские пары формируются случайно, независимо от их генотипов или фенотипов. Селективное скрещивание обеспечивает накопление генетической изменчивости в популяциях и способствует поддержанию стабильного полиморфизма. Положительное ассортативное скрещивание, когда предпочтение при выборе партнера оказывается особям сходного фенотипа, ведет к увеличению в популяции доли особей с родительским генотипом. При отрицательном ассортативном скрещивании в генотипе потомства будут представлены новые сочетания аллелей; соответственно в популяции появятся особи либо промежуточного фенотипа, либо фенотипа, резко отличающегося от фенотипа родителей [Гриценко и др., 1983]. Инбридинг характеризуется большей частотой близкородственных скрещиваний по сравнению с панмиксией.

Чтобы избежать инбридинга и отдаленной гибридизации, как было показано в некоторых экспериментах, в качестве брачных партнеров выбираются не слишком близкие, но и не слишком дальние родственники [Марков, Куликов, 2006а, б]. В литературе многочисленны примеры того, что у насекомых в половом поведении и механизмах брачных предпочтений задействованы разнообразные типы химических (запахи, феромоны и специфические молекулы, несущие видовую или персональную информацию), поведенческих (позы и танцы), звуковых (песни) и зрительных (окраска и рисунки) сигналов. Показаны также сдвиги брачных предпочтений в ответ на изменения внешних условий. Так, условия, в которых развивались личинки бабочки *Bicyclus anynana* (Butler) (Lepidoptera, Nymphalidae) (сезон дождей или сухой сезон) влияют на окраску и брачное поведение самцов и самок [Prudic et al., 2011; Everett et al., 2012]. Если в сезон дождей (при высоких температурах) избирательность проявляют

самки, выбирая активного самца с ярким ультрафиолетовым узором на крыльях, то в сухой сезон, напротив, выбирают самцы, а самки становятся неразборчивыми. Эксперименты на мухах *Drosophila* показали, что стресс (пища, зараженность вольбахией) приводит к сдвигу брачных предпочтений в сторону «своих», то есть повышает вероятность близкородственных скрещиваний [Dodd, 1989; Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Rosenberg et al., 2009; Markov et al., 2009]. Было показано, как состав микрофлоры питательной среды и кишечника мух влияет на состав и количество углеводородных феромонов кутикулы [Sharon et al., 2010]. Предполагается, что самки мухи могут определять присутствие бактерий или продуктов их жизнедеятельности на теле партнера.

Этот механизм может способствовать относительно быстрому формированию репродуктивной изоляции между особями, попавшими в необычные условия, и остальными представителями данной популяции или вида в целом [Markov et al., 2009].

В формировании брачных пар у ос-полистов существенную роль играет половая активность самцов и восприимчивость самок. Самцы полистов конкурируют за доступ к самкам и тем самым дифференцируются по успеху в размножении и по вкладу в следующее поколение. Самки же выбирают наилучшего полового партнера, что, по-видимому, обусловлено большей энергоемкостью их размножения. Такая форма полового отбора определяет развитие у самок систем распознавания ключевых фенотипических особенностей самцов, указывающих на «качество» последних [Andersson, 1994]. Существование подобных сигнальных систем может способствовать возрастанию предсказуемости как конкурентных, так и половых взаимоотношений особей.

Представлялось интересным проанализировать структуру скрещиваний полистов (в качестве модельного вида был взят *P. dominula*) в годы, различающиеся по клещевой инвазии.

В годы низкой клещевой инвазии (2006 и 2008 гг.) частота брачных пар,

в которых оба партнера сильно заражены, повышена, по сравнению с теоретической (табл. Д 38 А Приложения Д).

Высокая интенсивность клещевой инвазии была отмечена в 2011 г. [Русина и др., 2013]. В этом году незараженные самки предпочитали спаривание с самцами того же фенотипического класса и отвергали ухаживания сильно зараженных самцов (табл. Д 33 Б Приложения Д).

Анализ данных, взятых в общей совокупности, указывает на положительную ассортативность при спаривании как незараженных, так и сильнозараженных самок (табл. Д 38 В Приложения Д). Слабозараженные самки избирательности в спаривании не проявляют.

На основании представленных данных затруднительно говорить о том, какие механизмы влияют на предпочтение брачного партнера у самок этого вида. Необходимы дополнительные исследования. Можно лишь предположить, что самки осы способны определять присутствие клещей или продуктов их жизнедеятельности на теле партнера и что запечатление образа брачного партнера происходит в те же сроки (в первые – вторые сутки), когда запоминается запах гнезда и членов семьи [Русина и др., 2007].

О способности ос полистов к распознаванию сородичей и брачных партнеров своего вида известно давно [Ross, Gamboa, 1981; Post, Jeanne, 1982b; 1984a,b; Shellman, Gamboa, 1982; Shellman-Reeve, Gamboa, 1985; Ryan, Gamboa, 1986; Gamboa, 1996]. Узнавание сородичей формируется благодаря обучению. Насекомые запоминают опознавательные сигналы, формируя шаблоны для распознавания, которые затем сравниваются с сигналами встречаемых особей своего вида [Резникова, 2004]. Обучение напоминает импринтинг: молодые особи запоминают сигналы быстро и сохраняют их в памяти долгое время [Klahn, 1979; Gamboa et al. 1986; Gamboa, 1996]. Поскольку для обучения необходимы родное гнездо и/или расплод, эти сигналы имеют химическую природу и не являются визуальными, тактильными или звуковыми характеристиками взрослых ос [Klahn, Gamboa, 1983; Pfennig et al. 1983a,b; Ferguson et al., 1987]. В экспериментах с недавно

отродившимися самками *P. metricus* показано, что осы вначале научаются распознавать по запаху гнездо, а затем – других членов семьи (Singer, Espelie, 1992). Такая схема онтогенеза распознавания в имагинальный период была выявлена у нескольких видов ос [Pfennig, 1990; Gamboa, 1996; Русина и др., 2007г]. Осы, которым предварительно предъявили необработанное контрольное гнездо, могли затем узнавать своих родственников, а те, которым предъявляли гнездо, лишенное углеводов, не могли [Singer, Espelie, 1992; Singer et al., 1992a,b]. Эти и другие результаты показывают, что углеводороды кутикулы служат в качестве опознавательных феромонов [Lorenzi, 1990, 1994]. По химическому составу наборы углеводов поверхности гнезда *P. annularis* и *P. metricus* и покровов тела его обитателей сходны [Espelie, Hermann, 1990]. У разных видов полистов описаны сходные стереотипы маркировочного поведения, благодаря которому на гнездо наносятся секреты желез. Имеются некоторые данные о том, что самка-основательница у ос-полистов является первичным источником семейного запаха. Двигаясь по соту, она прижимает брюшко к его поверхности и наносит секрет железы Дюфура [Dani et al., 1992a,b]. Предполагают, что именно этот секрет задействован в механизме распознавания членов своей семьи. При узурпации чужого гнезда самки-основательницы увеличивают частоту маркировки [Cervo, Turillazzi, 1989; Cervo et al., 1990], возможно, пытаясь заменить прежний запах гнезда своим [Dani et al. 1996a,b]. Вероятно, благодаря этому рабочие, выходящие позже, усваивают запах чужой самки и принимают ее [Lorenzi, 2003]. Маркировка гнезда секретом дюфуровой железы на ранних стадиях развития расплода [Dani et al., 1992a; Русина, 2006а,б; Фирман и др., 2006] может свидетельствовать о том, что запах гнезда рабочие запоминают еще на стадии личинки. Способность к обучению и запоминанию запаха гнезда сохраняется у молодых самок в течение 48 – 72 часов [Gamboa et al., 1986; Русина и др., 2007г]. Показано, что только у некоторых видов спаривание половых особей происходит случайно. Неслучайно спаривающиеся самки у одних видов оказывают предпочтение

родственным, а у других, напротив, неродственным самцам [Larch, Gamboa, 1981; Shilpa et al., 2010]. Можно предположить, что обитание клещей в гнезде и на теле ос *P. dominula* влияет на состав и количество углеводородных феромонов гнезда и кутикулы, а в дальнейшем также на их брачные предпочтения.

Данные 2006 г. были обработаны по-иному (совместно с Л. А. Фирман) [Фирман, Русина, 2009]. Из отобранных 153 будущих основательниц и 227 самцов спаривались 77 самцов и 103 самки. Всего зарегистрировано 125 спариваний.

Самки и самцы были разделены по размерам головы и крыльев на крупных, средних и мелких. Анализ данных указывает на отсутствие при спаривании предпочтения особей определенных размеров (табл. Д 34 А, Б Приложения Д).

Для решения вопроса о том, отклоняется ли наблюдаемое распределение частот спаривавшихся особей от теоретического (случайного), в расчетах были использованы у самок частоты вариантов рисунка клипеуса и мезоскутума, а у самцов – мезоскутума, мезоплевр, средних тазиков, а также 2-го стернита метасомы, поскольку для этих частей тела выборки оказались репрезентативными (табл. Д 35, 36 Приложения Д).

В табл. Д 37 Приложения Д представлены частоты скрещивания особей с разным рисунком. Некоторые из этих данных свидетельствуют о неслучайном характере скрещивания самок как массовых, так и более редких фенотипов. Светлые по клипеусу и мезоскутуму самки С1–Ms3.4 предпочитали самцов со светлоокрашенным 2-м стернитом метасомы 2S3 (табл. Д 37 А). Самки С5–Ms3.4 предпочитали самцов со светлыми вариантами мезоплевр Mr6, а самки С3(С4)–Ms3.4 – темных самцов по мезоплеврам Mr8–Mr9 (табл. Д 37 Б Приложения Д) и светлых по мезоскутуму Ms3.3 (табл. Д 37 В Приложения Д). Самки со светлым вариантом рисунка клипеуса и темным мезоскутумом С2–Ms3.5 преимущественно спаривались с самцами светлыми по мезоскутуму Ms3.1

(табл. Д 37 В Приложения Д) и 2-му стерниту метасомы 2S4 (табл. Д 37 А Приложения Д), но имевшими темные мезоплевры Mr8 (табл. Д 37 Б).

Самцы, участвовавшие в копуляции, по сравнению с некопулировавшими особями, оказались светлее по рисунку мезоскутума, 2-го тергита метасомы, тазиков 1-й и 2-й пар ног (табл. Д 38 Приложения Д). Самцы с самыми светлыми вариантами рисунка мезоплевр (Mr1, Mr3), копулировавшие несколько раз, проявляли агрессивность по отношению к самцам с другими вариантами рисунка.

Копулировавшие самцы не отличались по рисунку и размерам от токующих самцов в 2006 г. [Фирман и др., 2007]. У территориальных самцов по сравнению с самцами, не копулировавшими в эксперименте, чаще отмечались светлые варианты мезоплевр и 2-го стернита метасомы.

По нашим наблюдениям, наиболее активными в спаривании оказались самцы с более светлыми вариантами рисунка стернитов и мезоплевр, а также тазиков 1-й и 2-й пар ног. По этим параметрам они сходны с отловленными в природе токующими самцами [Фирман и др., 2007]. Самки, маркированные признаками рисунка C1–Ms3.4–1T3, C2–Ms3.5–1T3 и C5–Ms3.4–1T3, предпочитали спариваться с самцами именно этой группы. Отметим, что рисунок 2-го тергита метасомы самцов практически мономорфен: активные и неактивные самцы сходны между собой по этому признаку. В то же время, по данным американских исследователей, форма депигментированного пятна и его размеры у самцов этого вида с территории США изменчивы и могут выполнять сигнальную функцию [Izzo, Tibbetts, 2012].

Вместе с тем самые многочисленные будущие основательницы 2006 г. C3–Ms3.4–1T3 и C3–Ms3.5–1T3 предпочитали менее агрессивных и менее активных самцов с темными мезоплевами и темным стернитом. Эта группа самцов, а также те самцы, которые не спаривались в эксперименте, с менее ярким рисунком, по-видимому, принадлежат к группе мигрантов.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о наличии у *P. dominula* разных типов организации скрещивания.

В отношении размеров можно говорить о случайном скрещивании, а в отношении рисунка и инвазийности особей – об избирательном скрещивании. Поскольку при этом отмечаются корреляции между степенью зараженности осы и характером рисунка, можно полагать, что наблюдаемый неслучайный выбор самками самцов по рисунку связан в некоторой мере с влиянием клеща на характер меланизации кутикулы. Но можно предположить также, что перечисленные признаки рисунка играют роль визуальных стимулов свойств самцов, а в основе выбора полового партнера у самок *P. dominula* лежат признаки, маркирующие конкурентоспособность самцов в репродуктивном отношении. Однако для таких заключений нужны дополнительные исследования.

5.4 Организация популяций: дифференцированный выбор среды обитания и способа функционирования

Известно, что у многих животных регуляция постоянных взаимодействий в системе «популяция – среда» поддерживается благодаря фенотипической изменчивости [Креславский, 1984; Сергиевский, 1987; West-Eberhard, 1987a, b, 2003; Stearns, 1989; Nijhout, 2003; Laforsch, Tollrian, 2004; Хлебович, Дегтярев, 2005а,б; Suzuki, Nijhout, 2006; Brakefield, Frankino, 2007; Moczek, 2010; Rajakumar et al., 2012 и др.]. Популяции состоят из нескольких групп особей, которые не только различаются морфологически, но и нередко придерживаются разных поведенческих стратегий, т.е. по-разному реагируют на условия внешней среды, в частности, на разную плотность популяции [Wall, Begon, 1987; Krebs, Davies, 1993]. Это явление имеет, по-видимому, приспособительное значение, позволяя выживать в окружении хищников, паразитоидов и паразитов или удерживать численность популяции при ограниченных ресурсах среды.

Предположение о том, что существование в популяциях ос-полистов самок с разными стратегиями основания семей связано с

морфофизиологической изменчивостью, было высказано еще М. Дж. Вест-Эберхард [West, 1967, West-Eberhard, 1969], которая, однако, относила эту изменчивость только к размерам и плодовитости (гипотеза субфертильности). Согласно этой гипотезе, мелкие самки с низкой плодовитостью предпочитают присоединяться к более плодovитой самке.

Гипотеза подвергалась критике, поскольку на ранних этапах формирования семьи самки разных рангов могли быть сходны по размерам, степени развития яичников и уровню гормональной активности либо могли различаться по одному из параметров, или же взаимосвязи между параметрами имели нелинейный характер [Turillazzi, Pardi, 1977; Röseler et al., 1984; Sullivan, Strassmann, 1984; Tibbetts, Reeve, 2000, 2003, 2008; Tibbetts et al., 2011a,b]. Например, в исследованиях П.-Ф. Резелера с соавторами [Röseler et al., 1984] не было выявлено взаимосвязи между размерами самок разных рангов и развитием их яичников, а также с активностью *Corpora allata* СА. Однако чем больше α -самки превышают по размерам β -самок, тем сильнее выражена зависимость между активностью их яичников и СА. Доминантные позиции занимают те самки, которые первыми прилетают к местам гнездования после зимовки, поскольку гормональная активность их яичников и СА зависит от сроков выхода из оцепенения [Röseler et al., 1986]. Различия в плодовитости самок разных рангов обнаруживаются позже и зависят от позиции самки в иерархии семьи и от размеров семьи [Strassmann, 1981a; Turillazzi et al., 1982; Röseler, 1991]. Как нам кажется, следует отдать должное самой идее Вест-Эберхард о существовании у полистов разнокачественных самок. Вместе с тем акцент при изучении полиморфизма следовало бы сместить с уровня семьи на уровень популяции.

Структура и организация фенотипической изменчивости самок-основательниц весной, как показано в этой главе, находится в зависимости от ценотического окружения семей, в которых они были выращены предыдущим летом, а также от погодных условий зимовки и начала гнездования. Приведенные нами данные позволяют высказать

предположение, что система полиморфизма у ресоциальных насекомых участвует в обеспечении популяционных адаптаций, в частности стратегий гнездования. При этом в структуре популяций полистов могут быть выделены (1) основательницы массовых фенотипов с широкой нормой поведения («генералисты») и (2) основательницы, маркированные более редкими признаками с низкой пластичностью («специалисты»). Первые, раногнездящиеся и агрессивные, осуществляют закладку гнезда как в одиночку, так и группой, занимая в ней доминантные позиции. В популяции ос Нижнего Приднепровья 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, 2006а, 2008]. Вторые, более миролюбивые и мелкие, 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 (γ и ниже).

По фенотипу можно отождествить генералистов с не зараженными (или слабозараженными) клещом особями, выращенными в благоприятных условиях. Самые мелкие самки-специалисты в популяциях *P. dominula* и *P. nimpha* заражены клещом *Sphexicozela connivens* либо веерокрылкой *Xenos vesparum*, или же они бывают выращены в условиях недостаточного кормления [Hughes et al., 2003, 2004; Beani, 2006; Cervo et al., 2008; Kathirithamby, 2009; Русина, Орлова, 2010, 2011]. Стилопизированные самки имеют небольшой объем *corpora allata* (CA) и неагрессивны [Röseler et al., 1984]. 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.

Как показано А.А. Захаровым [1991] на примере охранного поведения у рыжих лесных муравьев, в условиях постоянного обитания разнокачественных особей на общей территории конвенциональное распределение пространства трансформируется в конвенциональное распределение социальных ролей. Оказывается, при переходе сообщества на более высокий уровень организации охранное поведение переносится с уровня семьи на уровень колонии, а затем и на уровень федерации. В последнем случае территории отдельных семей из колоний обобщаются, и муравьями охраняется вся территория федерации в целом (конвенциональный изоморфизм).

Рассмотренные в этой главе типы организации локальных весенних поселений ресоциальных ос-полистов, как и у муравьев, основываются на морфофизиологической, пространственно-временной и ролевой неоднородности самок-основательниц. Наблюдаемые изменения в организации локальных поселений от эквипотенциальных самок-основательниц к существенно разнокачественным по морфофизиологическому облику и по поведению особей сопровождаются рядом фазовых трансформаций. Временная разнокачественность относительно сходных в морфологическом отношении особей переходит в пространственную (при этом особи разных морф начинают различаться между собой по пространственно-временным характеристикам), а затем и в их ролевую неоднородность.

Так, при наличии хищников и в отсутствие паразитов корреляцию между характером меланинового рисунка на теле самок-основательниц и сроками закладки их семей (косвенно определяемым 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 Херсона 2005–2009 гг. Снижение числа рабочих, а следовательно, недокорм будущих основательниц в значительной мере зараженных паразитоидами семей

приводит в этих условиях к возрастанию численности специфических фенотипов, что и позволяет проявиться корреляции. 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: *P. gallicus* из ЧБЗ в 2007–2009 гг.

Появление дополнительного фактора – клеща *Sphexicozela connivens* – при низком уровне зараженности им самок сопровождается неоднородным пространственным распределением разных морфотипов. Рисунок основательниц *P. nimpha* (ЛПЗ, 2007–2009 гг., и урочище Вакаловщина, Сумская область, 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 и 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 могло быть обусловлено высокой зараженностью веерокрылкой *Xenos vesparum* [Hughes et al., 2003, 2004; 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. Несмотря на то, что у самцов разных видов ос-полистов наблюдаются некоторые отличия в репродуктивном поведении, характер их репродуктивных тактик также коррелирует с их морфологическими особенностями. При том, что вопрос о природе фенотипических различий самцов остается открытым, можно предполагать влияние на размеры, рисунок и поведение самцов специфики условий их развития в личиночном состоянии (трофического режима и вибрации гнезда) [Фирман, Русина, 2013].

Поскольку самцы полистов развиваются в результате партеногенеза, их изменчивость в потомстве одной самки может быть рассмотрена как эпигенетическая, а также как результат рекомбинации генов в процессе кроссинговера. В основе эпигенетических процессов у клоновых и партеногенетических форм могут лежать альтернативно (дискретные адаптивные нормы – ДАН) или последовательно (онтогенез) активированные наследственные программы (гены, блоки генов) [Хлебович, 1999; 2006]. Начало процесса возникновения альтернативных наследственных программ, по мнению В. В. Хлебовича [2006], скорее всего, связано с дубликацией генов и с последующим расхождением признака, поскольку «вид (популяция, штамм), способный образовывать ДАН, имеет часто родственные наследственные формы, отвечающие ее зафиксированным морфам» [Хлебович, 1999].

Среди рассматриваемых полистов центральным видом, способным к образованию ДАН, выступает *P. nimpha*, у самцов которого мы находим все разнообразие репродуктивных тактик: индивидуальное токование, групповое токование, миграция с токованием и без него.

P. gallicus может рассматриваться как форма, имеющая наследственно

зафиксированные стратегии токования (индивидуального или группового) и у самцов-мигрантов, и у самцов-резидентов. У *P. dominula* наследственно закрепленными являются тактика индивидуального токования и миграции, групповое же токование встречается крайне редко.

У отдельно взятой особи характер тактики может определяться ее генотипом и/или особенностями индивидуального развития в семье.

Так, в успешных (с высоким уровнем трофики и вибрационного режима) гаплометротичных и некоторых плеометротичных семьях *P. dominula* в ЧБЗ среди первых самцов чаще развиваются светлые мелкие формы, впоследствии использующие территориальную тактику. Эти самцы появляются в последней декаде июня, но к токованию приступают с середины июля. Поздние самцы из этих семей (с умеренным уровнем трофики и низким уровнем вибрационного режима) – это меланизированные крупные самцы-мигранты [Русина, 2009; Фирман, Русина, 2011]. Сходные по фенотипу самцы выращиваются в сиротских, узурпированных или в сильно зараженных паразитоидами 1-й генерации семьях (с низким или умеренным уровнем трофики и вибрационного режима). Обнаружено также, что выбор самцами *P. dominula* репродуктивной тактики не связан с клещом *S. connivens*, широко распространенным паразитом исследуемой популяции: территориальные и мигрирующие самцы не различаются ни по экстенсивности, ни по интенсивности заражения клещом [Русина и др., 2013]. Обнаруженная ассортативность скрещивания особей имеет, по-видимому, адаптивный характер, поскольку, с одной стороны, поддерживает клещевую инвазию на некотором уровне (при этом создаются условия для автономного сосуществования ос-хозяев и их паразитоидов). С другой стороны, избирательное скрещивание способствует либо дальнейшему гнездованию полистов в защищенном от хищников месте, либо приводит к активному расселению и освоению новых мест гнездования. Можно предположить, что в популяциях *P. dominula* действие ассортативного скрещивания обеспечивает повышение фенотипической изменчивости в

популяции, а также играет важную роль в поддержании полиморфизма в целом.

Поддержание полиморфизма по рисунку у самок и самцов можно связать с влиянием семейных условий (трофического режима и вибрации гнезда) на характер меланизации в онтогенезе и на последующее репродуктивное поведение, в частности на агрессивность.

Имеющийся у нас материал по динамике фенотипической структуры популяции *P. dominula* может быть также рассмотрен с точки зрения гипотезы «эволюционно стабильных стратегий» Дж. Мэйнард Смита [1976], согласно которой в популяциях животных сохраняется динамическое равновесие между носителями разных стратегий. Распределение ролей основано на индивидуальных морфологических, физиологических и поведенческих различиях. Известны примеры крайней поведенческой и морфологической специализации самцов ящерицы *Zootoca vivipara* (Von Jacquin) (= *Lacerta vivipara*) (Squamata, Lacertidae), обитающей в Пиренеях, и игуаны *Uta stansburiana* Schmidt (Squamata, Phrynosomatidae), обитающей в Калифорнии [Vercken et al., 2007].

Самцы обоих видов различаются по своим репродуктивным стратегиям. Одни добиваются спаривания с самками силой, другие – обманом, а третьи – кооперацией. При этом носители первой стратегии крайне агрессивны, они проникают на территории других самцов, устраивая драки, и спариваются там с самками. У *Z. vivipara* эта категория самцов имеет оранжевое брюхо, а у *U. stansburiana* – оранжевое горло. Вторые – «обманщики»: у *L. vivipara* имеют желтое брюхо, а у *U. stansburiana* – желтое горло. Спариваются с самками при отсутствии территориальных самцов. У *U. stansburiana* такие самцы маскируются под самок, избегая агрессии территориальных самцов. Третьи, территориальные самцы, объединяются, чтобы отражать нападения «оранжевых». У *L. vivipara* имеют белое брюхо, а у *U. stansburiana* – голубое горло. Они никогда не покидают своих территорий, поэтому представляющие угрозу лишь в отсутствие хозяев «желтые» оказываются

неопасными. Поскольку носители определенных поведенческих стратегий отмечены морфологическими маркерами, то их взаимодействие, по мнению авторов публикации, напоминает игру «камень, ножницы и бумага». В зависимости от того, какая стратегия преобладает, выигрышными оказываются редкие стратегии, т.е. в популяции будет происходить так называемый частотно-зависимый отбор. Возникновение сопряженных колебаний численности самцов с разными стратегиями поведения (с периодом в несколько лет) может быть основано на различиях между особями в уровне стероидных гормонов [Vercken et al., 2007].

Тримодальное распределение отмечено и у самцов некоторых видов насекомых [Rowland, Emlen, 2009].

В модельных экспериментах В. И. Грабовского [2002] (на основе клеточных автоматов) показано, что три стратегии поведения (тримодальное распределение), возникают, если система обладает достаточным потенциалом изменчивости по уровню агрессивности (уровню гормональной активности) и если существует некая «плата за агрессивность». Достаточный потенциал изменчивости определяется: (1) размахом мутаций (дистанцией между родителем и мутантным потомком в пространстве рассматриваемого признака); (2) частотой мутаций; (3) скоростью эволюции (скоростью смещения моды) и (4) размером популяции. Автор модели приходит к заключению о том, что тримодальное распределение возникает в широком диапазоне «платы за агрессивность» как из первоначально равномерного распределения модусов поведения в популяции, так и из мономодального распределения с мутациями. Однако при низком или, напротив, высоком уровне «платы» распределение смещается в сторону высокоагрессивных или миролюбивых особей соответственно.

Эта модель может быть применима и к полистам. К факторам, влияющим на диапазон изменчивости поведенческих стратегий у этих ос, помимо указанных для описанной модели, следует отнести еще и особенности их семей (трофика и вибрационный режим). Цена агрессивности

может определяться вероятностью получения травм в схватках, что наблюдается и в популяции плеометротичного *P. dominula*.

Не исключено, что на пике его численности при повышении уровня воздействия хищников и паразитов, а также усилении процессов узурпации семей чужими самками, может возрасти сигнальная роль отдельных фенотипических признаков (рисунка, размеров, запаха), сообщающих об агрессивности особи, а также ее зараженности клещом или веерокрылкой [Roseler, 1991; Tibbetts, 2006, 2010; Tibbetts, Dale, 2007; Cervo et al., 2008; Tibbetts, Izzo, 2009, 2010; Tibbetts, Lindsay, 2008; Русина, 2009].

На разных фазах динамики численности существует определенное соотношение носителей разных стратегий поведения. У самок по способу основания семьи выделяется гаплотроз (А); плеотроз с частичной (Б) или полной (В) монополизацией репродукции доминантной самкой, а у самцов по способу организации предкопулятивного поведения – индивидуальное токование, групповое токование (роение) и миграция с токованием и без него. Поскольку возникновение стратегий происходит на достаточно широком интервале платы за агрессивность (плата за агрессивность может быть рассмотрена как метауровень управления адаптивным поведением [Турчин, 1993; Редько, 2005]), то последнее обстоятельство и объясняет причину широкого распространения этого феномена в природе. Отметим, что и в других моделях на основе представлений о функциональных системах обнаруживается процесс эволюционного формирования иерархической нейросетевой архитектуры управления поведением [Бурцев, 2002] или система управления целостным адаптивным поведением анимата [Анохин и др., 2003].

Существенно, что формирование стратегий – это проявление самоорганизации системы, поскольку ничто ни в начальных условиях, ни в правилах игры не давало преимущества сохранившимся стратегиям [Грабовский, 2002].

Таким образом, мы наблюдаем у полистов большое разнообразие

организации фенотипической изменчивости особей в популяциях.

Дифференцированный выбор среды обитания и полового партнера особями разных морфотипов влияет на пространственно–этологическую структуру популяции. Рассмотренные в главе примеры можно трактовать как варианты, специфичные для разных видов, и для различных биоценотических и погодных условий обитания. Тот или иной тип такой структуры, определяясь сбалансированным действием видоспецифических механизмов пространственной сегрегации и функциональной интеграции [Шилов, 1991а, б], сопряжен с механизмами поддержания внутривидового полиморфизма.

На примере ос полистов умеренных широт могут быть также выявлены общие принципы системогенеза [Анохин, 1978]: принцип синхронизации активности элементов (самок-основательниц, их семей и репродуктивных особей); принцип гетерохронии в развитии отдельных функциональных систем и их компонентов (в период до выхода рабочих, как правило, избирательно и ускоренно созревают ФС, которые обеспечивают рост и выживание семьи); принцип консолидации элементов в функциональных системах (изолированные семьи, развивающиеся в течение жизненного цикла, и репродуктивные особи объединяются в функциональные системы при достижении полезных для популяции приспособительных результатов); принцип минимального обеспечения функций (на ранних стадиях онтогенеза обеспечение функций осуществляется минимумом входящих в ФС элементов; число их может увеличиваться в течение ЖЦ, а также при изменении условий внешней среды, и снова уменьшаться при автоматизации их деятельности).

Адаптация в такой функциональной системе – это организация в специфические системные процессы (1) сезонного развития семей (синхронно в той или иной степени), (2) выращивания семьями полового поколения (гетерохронно в той или иной степени) и (3) формирования специфики прекопулятивных тактик, зимовки будущих основательниц и

начала их гнездования. Поведение особей детерминировано не только уровнем воздействия абиотических и биотических факторов (перекодированием стимулов в поведенческие программы), но и предыдущими адаптациями (хранящимися в «памяти» паттернами поведения, проявляющимися в случае изменения условий). В целом организация процессов активности семей и репродукции в ФС отражает параметры цели, т.е. будущего выживания, а не предшествующих явлений и событий.

Можно заключить, что популяционные системы полистов адаптируются к воздействиям внешней среды благодаря сложной структуре, наличию иерархических структур управления, способности к самоорганизации и опережающей обратной связи.

Выводы из главы 5

По результатам исследования организации локальных весенних поселений ресоциальных ос-полистов показан конвенциональный изоморфизм, который обусловлен морфофизиологической (размерами тела, характером рисунка, состоянием яичников), пространственно-временной (выбор места и сроков начала гнездования и токования) и ролевой неоднородностью самок-основательниц и самцов, а также процессами синхронизации их активности.

Поддержание полиморфизма у самок и самцов можно связать с влиянием семейных условий (трофического режима и вибрации гнезда) на характер меланизации в онтогенезе и на последующее репродуктивное поведение, в частности на агрессивность.

Обнаружено, что пространственно–временная организация фенотипической изменчивости самок-основательниц весной в поселении находится в зависимости от ценотического окружения семей, в которых они были выращены предыдущим летом.

При отсутствии паразитов (клеща и веерокрылки) и паразитоидов обнаружены корреляции размеров семей с их пространственными характеристиками (высотой прикрепления гнезда и расстоянием до

ближайшего гнезда). Такое состояние изменчивости указывает на различия между самками по срокам закладки гнезда и специфике его развития.

При низком уровне зараженности паразитами и паразитоидами в поселении формируется неоднородное пространственное распределение морфотипов. Рисунок самок-основательниц коррелирует с пространственными и демографическими параметрами их семей. По частотам фенотипов различаются самки, гнездящиеся в скоплениях или поодиночке. При высоком уровне заражения паразитами и паразитоидами рисунок и размеры основательниц коррелируют с социальным рангом особи. Среди самок-основательниц выделены «генералисты» и «специалисты».

Самцы-мигранты выращиваются в неблагополучных семьях (сильно зараженных паразитоидами, узурпированных и вторичных), а 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.

Между носителями разных стратегий в популяции сохраняется динамическое равновесие, т. е. ни одна из них не «захватывает» популяцию полностью (эволюционно стабильные стратегии, по Мэйнарду Смиуту [1976]).

Специфика происхождения самок-основательниц и самцов, а также их репродуктивные стратегии, – весьма сложная и динамичная составляющая «памяти» популяции о протекавших в ней процессах. Перезимовавшие самки-основательницы, их синхронно развивающиеся в популяции семьи, самцы и будущие основательницы, отражая процессы развития в предшествовавшем и текущем сезонах, специализированы относительно тех или иных функциональных систем и проявляют опережающую активность, определяемую не только стимулами, но и будущими результатами (целями выживания), эволюционно сложившимся паттерном адаптивного поведения.

ГЛАВА 6 ЦЕЛОСТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ ОС ПОЛИСТИН

6.1 Целостность популяционных систем

Биологические системы различаются по степени целостности, специфике состояний и связей между элементами [Шапошников, 1975]. К *квазисуммативным живым системам* относят надвидовые таксоны, а также многие системы в начальный период их становления или в период распада. Система такого типа обладает минимальной целостностью. Элементы системы начинают приобретать или уже почти полностью утратили способность к непосредственному взаимодействию; на воздействия среды система отвечает преимущественно как сумма сходно реагирующих элементов. *Потенциально целостная система* (вид) обладает сравнительно невысокой степенью целостности; ее элементы всегда сохраняют способность к взаимодействию, хотя и не обязательно ее проявляют. *Постоянно целостная система* (макромолекула, клетка, организм, популяция, биогеоценоз) обладает наибольшей целостностью. Системы этого типа благодаря взаимодействию элементов и саморегуляции постоянно или регулярно отвечают на воздействие среды как единое целое. Постоянно целостные биосистемы в свою очередь подразделяются на классы: статистически и динамически детерминированные системы, системы с централизованным управлением и системы, не имеющие специальных управляющих подсистем. Устойчивость постоянно целостной системы определяется взаимодействиями ее элементов, благодаря которым осуществляется саморегуляция и сохраняется динамическое равновесие как в период развития системы (гомеорезис), так и в ее стационарном состоянии (гомеостаз) [Шмальгаузен, 1961].

По мнению А. В. Ивашова [1987], популяционным системам, напротив, свойственна низкая степень целостности, что обусловлено вероятностным характером внутрипопуляционных связей (главным образом информационных). Такие системы имеют сравнительно низкий уровень организации,

несмотря на их большую сложность (принцип мозаичной структуры популяции как системы и иерархической соподчиненности группировок особей). Адаптация к ненаправленным изменениям условий внешней среды обеспечивается корпускулярной структурой и процессом естественного отбора среди особей-элементов. Как самоорганизующиеся и самоуправляющиеся системы, популяции способны восстанавливать свою структуру после сильных внешних возмущающих воздействий. При этом по истечении длительного периода организация популяции качественно меняется, т.е. популяция является элементарной эволюционирующей единицей надорганизменного уровня.

При анализе информационных процессов, происходящих внутри систем популяционного уровня (между мозаиками разного уровня), А. В. Ивашов [1987] использовал представления Л. Н. Серавина о трех основных формах передачи информации между системами: 1) переносе информации вместе с объектом-носителем; 2) передаче ее матричным способом и 3) передаче информации с помощью подвижных сигналов. Все три формы обмена информацией имеются в мозаиках первого уровня, которые представлены в популяции особями, клоном, семьей, стадом, ценойчейкой, связанными генетически, вещественно-энергетически и отношениями воспроизводства потомства. Информационный обмен между мозаиками второго (микрорпопуляция, дем, субпопуляция) и третьего (популяция, ценопопуляция, экологическая популяция) порядков происходит за счет переноса информации вместе с носителем (миграции и эмиграции) или с помощью сигнальных полей (особи передают друг другу информацию удаленно, сигналами или стимулами) [Наумов, 1977].

Однако процессы, обеспечивающие целостность в надорганизменных биологических системах, все еще остаются изученными недостаточно.

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:

$$u(x) \sim x^{-(1+\alpha)}, \quad (3)$$

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

Пер Бак с соавторами предложил модель возникновения целостности, в соответствии с которой в открытой нелинейной системе, сформированной взаимодействием множества элементов, спонтанно осуществляется самоорганизация к особой критической точке [Bak et al., 1987, 1988; Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et al., 1995]. Это свойство системы было названо ими *самоорганизованной критичностью (self-organized criticality)*. На примере модели клеточного автомата «куча песка» было показано, что многие нелинейные системы благодаря самоорганизации пребывают в устойчивой критической точке на границе хаоса и порядка [Bak et al., 1987; Бак, Чен, 1991; Подлазов, 2005]. При постоянном потоке песчинок в куче песка, достигшей самоорганизованной критичности, возникают лавины и флуктуации, которые поддерживают критическое состояние системы (угол наклона поверхности кучи) независимо от величины внешних воздействий. Чтобы система проявила присущую ей целостность, необходимо динамическое равновесие двух процессов: с одной стороны, естественного развития элементов системы (перемещения песчинок), а с другой – отбраковки (осыпания) тех из них, которые были относительно более продвинуты в развитии. Существенно, что скорость отбраковки намного больше скорости развития. Равновесие процессов развития и отбраковки достигается в так называемой критической точке («на кромке хаоса»), где изменений наклона практически не происходит и система приобретает целостность. В такой системе возможны катастрофы [Бак, Чен, 1991; Подлазов, 2005]. Была выдвинута гипотеза, что все живые системы находятся в состоянии саморганизованной критичности [Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et

al., 1995; Kauffman, 1995].

Возникновение масштабной инвариантности в изначально целостных системах описывается с помощью нескольких моделей: шоковой модели с когерентным шумом [Newman, Sneppen, 1996; Sneppen, Newman, 1997], линейного мультипликаторного процесса [Sornette, 1998], ветвящегося процесса с зависимыми частицами [Подлазов, 2002] и модели конкурентного роста [Newman, 2005; Подлазов, 2009]. Если первые три модели приводят к последовательности событий, распределенных степенным образом (масштабная инвариантность динамики), то последняя описывает появление объектов, распределенных степенным образом (масштабная инвариантность состояния).

К масштабной инвариантности в биологических сетях приводят также взаимодействия агентов (благодаря самоорганизации) [Ramasco et al., 2004].

В современной науке в связи с развитием моделирования особенно возросла роль аналогии как специфического метода научного познания. Уместно вспомнить известное выражение Николая Кузанского [1979, с. 50]: «...все исследователи судят о неизвестном путем соразмеряющего (proportionabiliter) сравнения с чем-то уже знакомым, так что все исследуется в сравнении и через посредство пропорции».

Удачным модельным объектом при изучении целостности и самоорганизации надорганизменных систем оказались общественные насекомые. Так, целостность надсемейных структур у рыжих лесных муравьев можно не только оценивать, но и непосредственно наблюдать [Семенов, Захаров, 1987]. Исследованию целостности популяции ос полистин, в частности ресоциальных видов и некоторых номосоциальных видов полибий и метаполибий, способствует целый ряд их особенностей, на которые уже указывалось выше.

В этой главе проводится анализ проявления свойств целостности локальных поселений ос-полистин с помощью модели конкурентного роста, гипотезы самоорганизованной критичности, в основном, на примерах

поселений *Polistes* с привлечением материалов по другим видам ос-полистин.

6.2 Масштабная инвариантность в популяционной организации

ос-полистин

Набор одновременно существующих объектов, описываемых степенным распределением каких-либо параметров, обнаружен как у ре-, так и у номосоциальных видов ос полистин.

6.2.1 Масштабная инвариантность в пространственной структуре

поселений ос-полистов

Весной самки-основательницы и их гнезда, а в конце жизненного цикла токовища самцов распределены в пространстве неоднородно, образуя агрегации различных размеров. Появление скоплений самок-основательниц и самцов *Polistes dominula* связано с социальными взаимодействиями особей, а не с факторами среды обитания, поскольку агрегации встречаются не только в неоднородных, но и в однородных биотопах, таких, как пырейники вдоль залива Черного моря, вокруг озер и в центре колков, тростниковые заросли и полынные. При этом число основательниц в скоплениях [Русина и др., 2007б] сходно с величиной кластеров ближайших соседей при случайном распределении объектов (3.30 ± 0.41), полученной В.И. Грабовским [1988] в компьютерной имитации. Это сходство дает основание полагать, что простейшие агрегации в популяциях являются производными структур, существующих в случайных распределениях объектов. В нашем случае наличие таких структур (небольших скоплений самок-основательниц и их гнезд) – проявление синхронной активности самок. Известно, что программа поведения особи изначально является интерактивной и включает реакции на сигналы и стимулы, внешние и внутренние [Плюснин, 1979]. Поведенческая активность отдельных особей, по-видимому тех, которые первыми начинают гнездиться или токовать, а также исходящие от них сигналы и создаваемые ими стимулы меняют среду для других членов сообщества и влияют на их

поведение. В результате поведение особей оказывается согласованным, а популяция в целом начинает вести себя «как целое». Первые самки-основательницы или токующие самцы, появляющиеся в биотопе в конце апреля или в последней декаде июля соответственно и характеризующиеся более высокой физиологической и поведенческой активностью по сравнению с другими особями, определяют и изменяют ритм жизнедеятельности всего локального поселения. Они не только привлекают к токовищам иных самцов и самок, но тем самым исполняют роль водителей ритма (регуляторов поведения), или пейсмекеров. Ю. М. Плюснин [1979] рассматривает особей-пейсмекеров в групповом поведении животных как центры возникновения и развития автоколебательных процессов в популяции. При этом считается, что чем выше уровень воздействия внешнего шума (в нашем случае – паразитов и энтомофагов) в популяции, тем более вероятно, что особи будут существенно различаться по морфологии, физиологии и поведению. Будут возникать центры повышенной поведенческой активности или центры первоначального возникновения той или иной формы поведения у особей-пейсмекеров, сходных в морфофизиологическом отношении.

Так, среди самок-основательниц выделяется группа генералистов, которая демонстрирует широкий спектр предпочтений в отношении сроков, мест и способов закладки гнезд. Их фенотип (размеры и меланиновый рисунок) позволяет предположить, что эти особи были выращены при относительно благоприятных условиях [Русина, Орлова, 2010]. В их числе имеются самки с темными вариантами рисунка мезоскутума, которые раньше других приступают к гнездованию неподалеку от прошлогоднего материнского гнезда. Об этом свидетельствуют результаты экспериментального моделирования выхода самок-основательниц из оцепенения и анализа демографических параметров развития семей [Русина, 2009]. У самок, 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 тли *Hyalopterus pruni* (Geoffroy) (Homoptera, Aphididae).

Другую группу основательниц составляют самки-специалисты, которые также начинают гнездование после периода дополнительного питания, но при этом предпочитают основывать гнезда вблизи уже заложенных или подселаться в семьи основательниц первой группы, занимая там подчиненное положение. Более мелкие размеры и характер меланинового рисунка позволяет считать, что они были выращены в условиях зараженности паразитами и/или пищевого дефицита, вызванного разными причинами [Русина, Орлова, 2010, 2011].

Разного рода самки-специалисты имитируют поведение и ритм пейсмекеров или склонны к подчинению им, гнездясь в пределах «сигнального поля» генералистов. В целом наблюдается синхронизация ритмов всех самок в поселении под воздействием внешней стимуляции, и, следовательно, развитие их поведения в сезоне происходит в виде «концентрационных» автоколебаний.

Механизм образования макроструктур (в том числе скоплений самок-основательниц и их гнезд) в неравновесной термодинамике получил название принципа усиления флуктуации, а система в целом, характеризующаяся возникающими структурами, является самоорганизующейся [Пригожин, Стенгерс, 1986].

Поскольку для установления масштабной инвариантности требуются большие выборки, А. В. Подлазовым [2009] был предложен несколько иной метод определения показателя распределения, выраженный в ранговом представлении. Доказано, что если плотность вероятности имеет степенной

вид, то зависимость ранг–размер также выражается степенной функцией.

Для анализа проводят ранжировку (по любому из параметров), располагая выборочные значения в порядке убывания. Ранг r_0 , приписываемый крупнейшему значению, называют величиной рангового искажения. С помощью специальной программы, разработанной А. В. Подлазовым для анализа зависимостей ранг – размер, был обработан имеющийся у нас материал по пространственному распределению самок-основательниц *P. dominula* в 2004–2007 гг., а также самцов в 2010 г. (Рисунок 6.1). Размером в этом случае выступило расстояние по отношению к ближайшему соседу.

Основная масса населения основательниц в 2004–2006 гг. была рассредоточена на относительно больших расстояниях друг от друга, поскольку значения $\alpha < 1$ (0.81, 0.59 и 0.41 по годам соответственно).

В 2007 г. при $\alpha = 0.99$ (≈ 1) отмечается баланс между распределением самок-основательниц как на больших, так и на малых расстояниях. Сходные зависимости (ранг – расстояние до соседа) обнаружены нами у самцов *P. dominula* на токовищах (Рисунок 6.1 Б), а также у основательниц этого вида, гнездящихся в укрытиях, а именно на чердаках жилых и хозяйственных зданий (Херсонская обл., 2006 г.), а у гнездящегося на растениях *P. nimpha* в двух его поселениях: ЛПР (Луганской обл., 2009 г.) и урочище Вакаловщина (Сумской обл., 2010) (Рисунок 6.2).

Какими свойствами должны характеризоваться перезимовавшие самки-основательницы, чтобы в результате могла сформироваться наблюдаемая картина распределения особей и их гнезд?

По предположению В. И. Грабовского [1990], к агрегации особей и к синхронизации их активности [рассмотрено на примере самцов певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Fuessly) (Orthoptera, Tettigoniidae)] могут приводить эндогенные колебания потребности во взаимодействии.

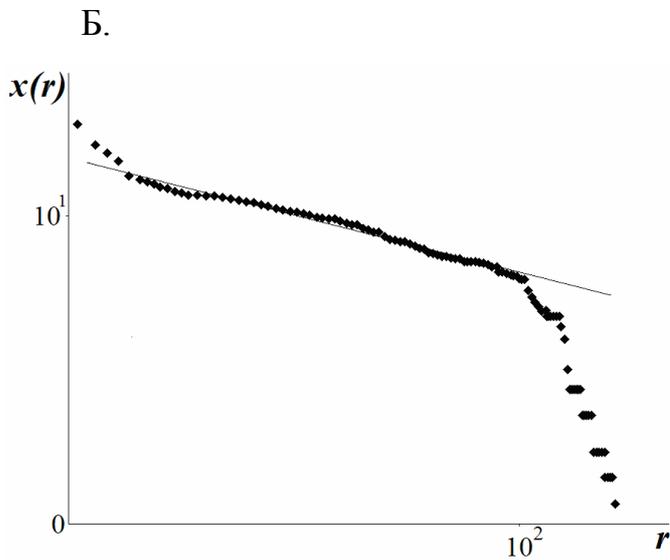
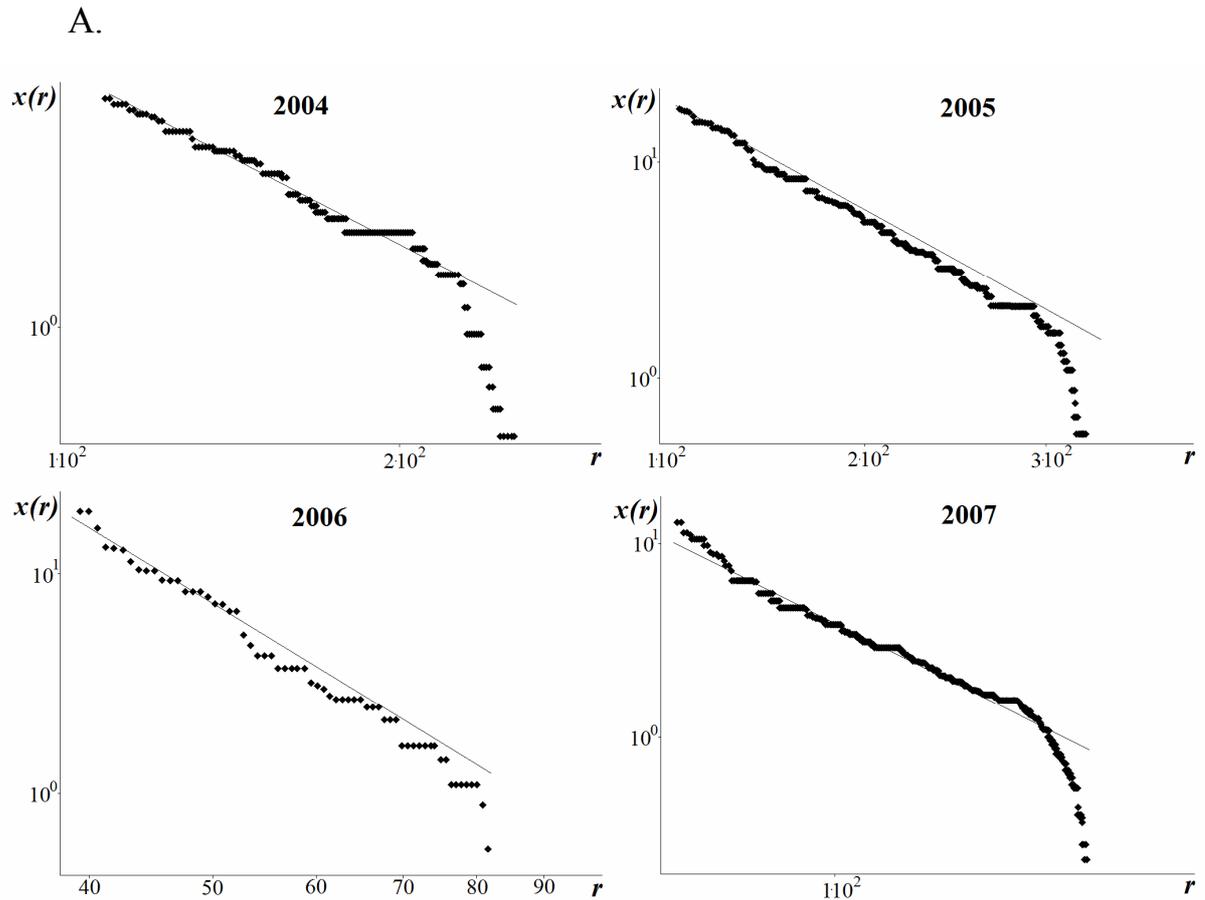


Рисунок 6.1 — Расстояние до ближайшего соседа в поселениях *Polistes dominula* (Christ) из Черноморского биосферного заповедника в 2004–2007 гг. По оси абсцисс r – ранг, по оси ординат $x(r)$ – расстояние. Примечание. А: самки-основательницы. 2004 г. – $r_0 = 100$, $\alpha = 0.81$; 2005 г. – $r_0 = 100$, $\alpha = 0.59$; 2006 г. – $r_0 = 38$, $\alpha = 0.41$ и 2007 г. – $r_0 = 27$, $\alpha = 0.99$.

Б: самцы. 2010 г. – $r_0 = 3$, $\alpha = 0.81$ [по Русина и др., 2013 с дополнениями].

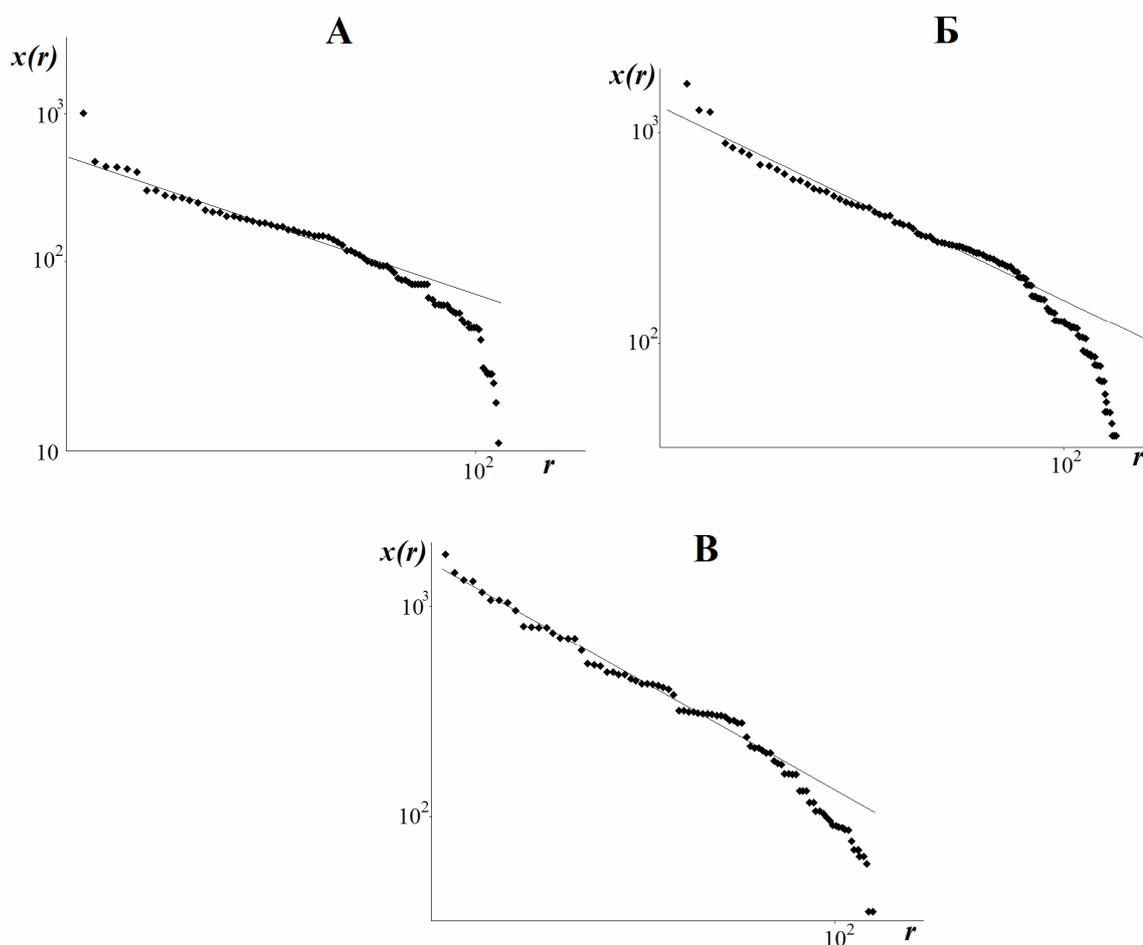


Рисунок 6.2 — Расстояние до ближайшего соседа в поселениях ос полистов: А: *Polistes dominula* Christ) (Херсонская обл, 2006 г., укрытия), Б и В: *P. nimpha* (Christ) из Луганского природного заповедника (Провальская степь, 2009 г.) и урочища Вакаловщина Сумского р-она Сумской обл. (2010 г.) соответственно.

По оси абсцисс r – ранг, по оси ординат $x(r)$ – расстояние. Примечание. А: $r_0 = 21$, $\alpha = 0.55$; Б: $r_0 = 18$, $\alpha = 0.89$ и В: $r_0 = 35$, $\alpha = 0.50$.

В случае ос-полистов в этом процессе может быть задействована и потребность в дополнительном питании. 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) выражена у самок в разной степени. При этом у части самок указанные потребности синхронизируются. Такие самки сходны между собой морфологически и, вероятно, физиологически. Таким образом, 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.

Показано, что наличие неоднородностей в системе ведет к спонтанной ее самоорганизации и к возникновению порядка через флуктуацию [Пригожин, Стенгерс, 1986]. Структура процессов, протекающих в популяциях ресоциальных видов ос, по-видимому, аналогична структуре процессов химических систем [Жаботинский, 1974], культур клеток [Гудвин, 1979] и модульных организмов [Марфенин, 2002]. Система обнаруживает целостные свойства и нецентрализованный тип регуляции, поскольку отмечается «внутреннее (программное) единообразие, параллелизм и синхронность процессов» [Марфенин, 2002].

Аналогично в моделях, разработанных на основе клеточных автоматов, показано наличие механизма самоорганизации волн возбуждения в больших популяциях этих структур на основе взаимодействия элементов системы [Грабовский, 1990, 2002]. В модели каждый источник возбуждения формирует активную область, из которой на всю популяцию распространяются волны постоянной частоты.

6.2.2 Степенные распределения в характере депигментации кутикулы самцов

При оценке степени демеланизации рисунков самцов (для каждой особи учитывались варианты рисунка мезоскутума, мезоплевры, 1-го тергита и 2-го стернита, а также тазиков 1-й и 2-й пар конечностей) использовали индекс относительной депигментации – отношение площади депигментированного участка к площади всей поверхности.

Рассмотрим специфику пространственно-этологической структуры

популяций и семей ос полистов *Polistes dominula* в ЧБЗ (2004–2005 гг.). Эти два года были выбраны из-за сходства погодных условий (за исключением периода основания гнезд). Однако весной 2004 г. на фоне высокой численности перезимовавших основательниц, в отличие от 2005 г. (умеренная численность), гнезда располагались ближе друг к другу и выше была их скученность [Русина, 2009]. В 2004 г., по сравнению с 2005 г., доля плеометротичных семей, основанных несколькими самками-основательницами, была более чем в 10 раз выше (14.6% из 424 семей и 1.1 % из 267 семей соответственно) [Русина, 2009].

Поселения существенно различались также по своей структуре к моменту выхода полового поколения. В 2004 г. чаще, чем в 2005 г., встречались плеометротичные и сиротские семьи, а реже гаплетротичные (Рисунок 6.3): $\chi^2 = 29.56$, $df = 6$, $p < 0.001$.

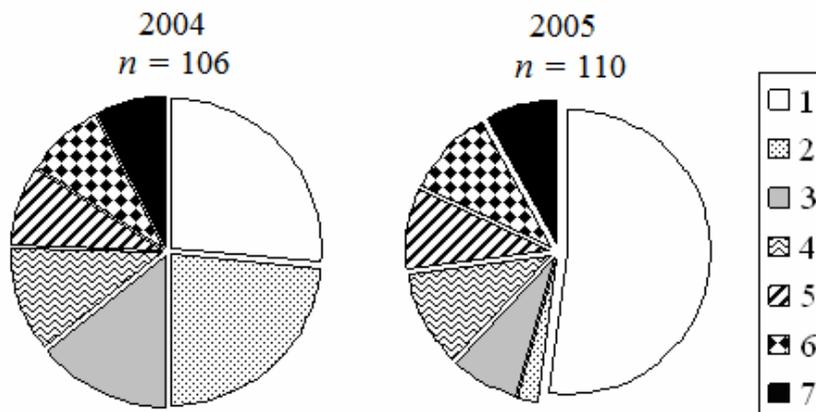


Рисунок 6.3 — Встречаемость разных категорий гнезд и семей в поселениях *Polistes dominula* (Christ) в 2004–2005 гг. из Черноморского биосферного заповедника. Категории семей: *I* – гаплетротоз; *2* – плеометротоз; *3* – сиротская семья; *4* – семья с чужой основательницей, узурпировавшей доминантный статус; *5* – семья с *Latibulus argiolus* (Rossi); *6* – семья с *Elasmus schmitti* Ruschka и *7* – семья на вторичном гнезде.

Семьи, вырастившие половое поколение, неоднородны по своему составу. Среди них: *I* – семьи на первичном гнезде и *II* – семьи на вторичном гнезде. Первая категория включает: успешные семьи с одной (1) или несколькими самками-основательницами (2); сиротские, относительно рано

утратившие самку-основательницу (3), семьи с чужой самкой, узурпировавшей статус резидентной основательницы (узурпированные семьи) (4), семьи, зараженные паразитоидами *Latibulus argiolus* (5) и *Elasmus schmitti* (6). Самцы и будущие основательницы были выращены в 98 (23.1 % из 424) и в 101 (37.8 % из 267) первичном гнезде соответственно. Остальные семьи были разрушены хищниками. Некоторые из разрушенных семей отстроили гнезда повторно (8 и 9 по годам соответственно) и вырастили половое поколение, преимущественно сильно меланизированных самцов (по косвенным признакам – мигрантов).

В успешных семьях, как правило, выращиваются самцы с депигментированными участками кутикулы на мета- и мезосоме (территориальные самцы, их токовища располагаются неподалеку от материнского гнезда) и рано гнездящиеся основательницы-генералисты [Русина, 2009; Русина и др., 2009б; Фирман, Русина, 2011]. Однако в части плеометротичных семей с нарушенными отношениями доминирования–подчинения и разделением репродуктивных функций выращиваются более меланизированные особи: самцы-мигранты и поздно гнездящиеся самки-генералисты, а также самки-специалисты, которые нуждаются в дополнительном питании. Кроме того, в условиях высокой скученности семей (2004 г.) в успешных семьях рабочие переключаются с охоты на строительство; некоторые из них начинают откладывать яйца, что приводит к дестабилизации семейных отношений и к ухудшению режима выкармливания личинок [Русина и др., 2011]. В этих семьях среди полового поколения возрастает доля более меланизированных особей. Последняя категория особей, в основном самцов, выращивается также в сиротских и в узурпированных семьях.

Следует отметить, что, несмотря на сходную встречаемость зараженных семей в поселениях, в 2004 г., по сравнению с 2005 г., чаще встречались семьи, сильно зараженные первой генерацией паразитоида *Elasmus schmitti* [Русина, 2008]. В таких семьях мало рабочих и выращиваются

преимущественно сильномеланизированные самцы.

При сравнении выборок самцов оказалось, что в 2005 г. индекс относительной депигментации у них был выше, чем в 2004 г.: 0.110 ± 0.0378 против 0.015 ± 0.0122 (тест Манна–Уитни, $p < 0.01$).

Распределение самцов *P. dominula*, выращенных в ЧБЗ в указанные годы (506 и 237 по годам соответственно), по индексу относительной депигментации имеет степенной характер (Рисунок 6. 4).

При этом качественные свойства распределения ранг – размер сходны в разные годы: $\alpha > 1$; это означает, что в эти годы основной вклад в распределение внесли особи с невысокими показателями индекса депигментации. Однако применимость степенных зависимостей в 2004 г. смещена в область более меланизированных самцов-мигрантов.

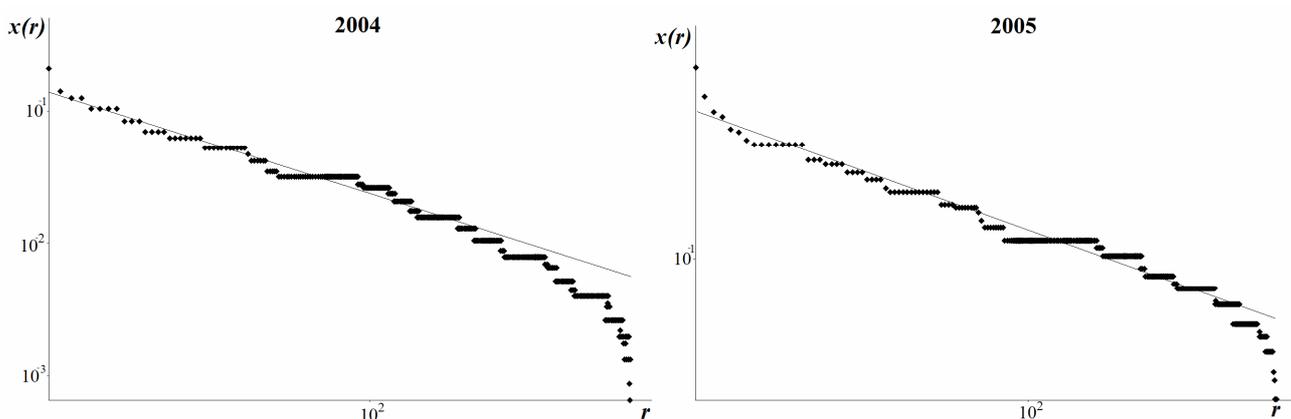


Рисунок 6.4 — Депигментированность самцов в поселениях *Polistes dominula* (Christ) в 2004–2005 гг. из Черноморского биосферного заповедника. По оси абсцисс r – ранг, по оси ординат $x(r)$ – индекс относительной депигментации кутикулы.

Примечание. 2004 г. – $r_0 = 13$, $\alpha = 1.14$; 2005 г. – $r_0 = 27$, $\alpha = 1.5$.

Половые особи перемещаются по участку обитания. В дальнейшем оплодотворенные самки гнездятся подчас на значительном удалении от мест прошлогоднего поселения. Таким образом происходят миграции и передислокации половых особей в пределах поселения и популяции, степень выраженности которых определяется давлением энтомофагов и внутривидовой конкуренцией.

6.2.3 Масштабная инвариантность в дальности миграций семей номосоциальных видов ос-полистин

Особой формой миграции является роение. У ресоциальных видов оно существует в виде перезакладки семей (самками с рабочими) гнезда после его разрушения хищниками. Расстояние миграции относительно невелико, от нескольких см до 15 м. Во вторичных гнездах в дальнейшем выращиваются, как правило, репродуктивные особи с миграционными стратегиями [Русина, 2009].

У номосоциальных видов ос роение является облигатной формой закладки новых семей. Выделяют несколько его форм; некоторые из них могут быть описаны в терминах, принятых для муравьев (бинарное деление и почкование) [Захаров, 1991; 2005a]. Имеются формы роения, связанные с сезонностью климата и спецификой жизненного цикла [Jeanne, 1991a; Bouwma et al., 2003a]. Однако чаще всего роение наблюдается при нападении хищников или при разрушении гнезд вследствие воздействия абиотических факторов (проливных дождей, сильных ветров, пожаров и др.). В Неотропиках в роли основных хищников выступают муравьи, а в Палеотропиках – шершни [Yamane, 1996]. При нападении хищников рой, состоящий из оплодотворенных самок и рабочих, покидает гнездо и мигрирует в другое место, где строит новое гнездо. При передвижении рабочие маркируют путь выделениями желез [Naumann, 1975; Jeanne, 1975 b, 1981 a; Smith et al., 2002; Mateus, 2011].

Расстояние, на которое передвигается рой, может составлять от 1 до 250 м [Chadab, 1979; Forsyth, 1981; West-Eberhard, 1982; Bouwma et al., 2003a]; при этом оно положительно коррелирует с размерами роя [Bouwma et al., 2003b] и отрицательно со степенью зараженности рабочих особей грегаринами [Bouwma et al., 2005], возможно, из-за влияния паразитов на морфофизиологическое состояние рабочих [Kudo et al., 2003] и на продолжительность их преимагинального развития [Howard, Jeanne, 2004].

Размеры роя влияют на дальнейшую судьбу семьи [Bouwma et al., 2003a,

b]. Выживание роевой семьи *Metapolybia cingulata* зависит также от наличия в ней молодых рабочих, способных продуцировать секрет для сооружения гнездовой оболочки [Русина и др., 2011].

Дальность миграций 102 семей *Polybia occidentalis*, по данным гистограммы, взятой из статьи Баумы с соавторами [Bouwma et al., 2003a], описывается, как показывает наш анализ, ранговой зависимостью с $\alpha \approx 1$.

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

6.3 Гипотеза самоорганизованной критичности

Уместно задаться вопросом: в какой мере гипотеза самоорганизованной критичности применима в популяционной экологии общественных ос, в частности, существуют ли здесь «отбраковка» относительно более развитых семей и наблюдаются ли катастрофы? «Отбраковка» семей ос-полистов, т.е. выбор наиболее крупных и продвинутых в развитии семей, обусловлена разнообразными факторами вне- (паразитоиды и хищники) и внутривидовой (узурпация семей чужой самкой) природы. Выбор паразитоидами более крупных семей у полистов разных видов показан нами в главе 3, а здесь мы рассмотрим другие примеры.

Хищники. Расплод в гнезде ос-полистов привлекает различных по систематическому положению хищников: птиц, млекопитающих и насекомых (муравьев, кузнечика *Decticus verrucivorus* и шершня *Vespa crabro* [Русина, 2006а, 2010б]). Наибольший ущерб семьям наносят птицы. Главными разорителями гнезд в ЧБЗ являются чернолобый и серый сорокопуть *Lanius minor* L. и *L. excubitor* L. (Passeriformes, Laniidae).

Только в 2003 г., когда численность семей *P. dominula* после суровой зимы была снижена, разоренные птицами семьи были крупнее, чем неразоренные. Следовательно, можно говорить о неслучайном выедании

(Рисунок 6.5). Доля разоренных семей в этом году составила (по данным первой декады июня) 25%. В годы относительного обилия полистов (2004 и 2005 гг.) сорокопуты разоряли гнезда чаще (43.5 и 41.2% соответственно), и тогда не наблюдалось избирательности в отношении размеров семей.

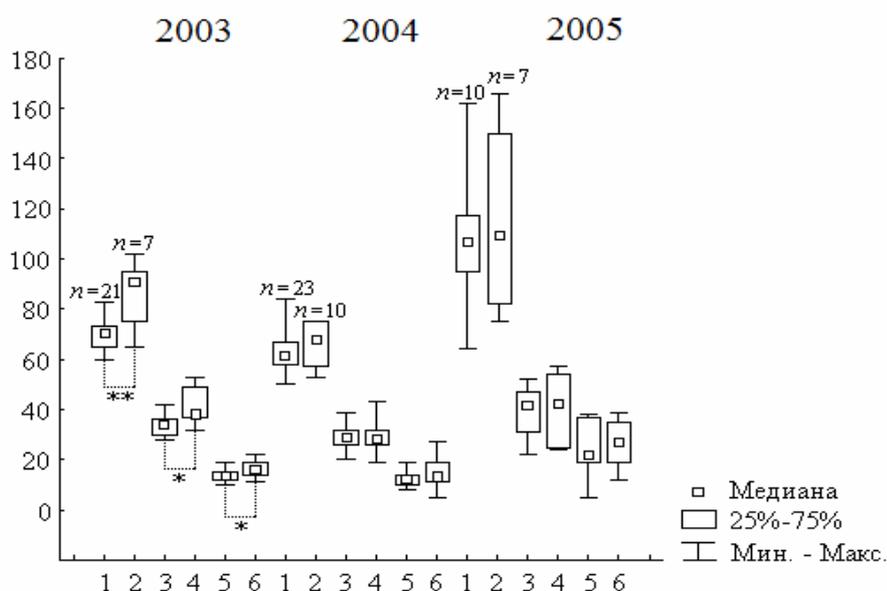


Рисунок 6.5 — Размеры intactных и разоренных птицами семей *Polistes dominula* (Christ) в Черноморском биосферном заповеднике в 2003–2005 гг. По оси абсцисс – категории семей: 1, 3, 5 – intactные семьи, 2, 4, 6 – разоренные семьи; по оси ординат – 1, 2 – число яиц, 3, 4 – число личинок IV–V возрастов, 5, 6 – число куколок.

Тест Манна-Уитни: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

Функциональную реакцию и разорение более крупных семей *P. nimpha* проявлял шершень *Vespa crabro* на Вакаловщине (Сумская обл.), по данным 2012 г. (Рисунок 6.6).

Белорудый еж *Erinaceus concolor* Martin (Insectivora, Erinaceidae) в ЧБЗ и барсук *Meles meles* L. (Carnivora, Mustelidae) в ЛПЗ начинают разорять гнезда (*P. dominula* и *P. nimpha* соответственно) с начала июля, когда сот содержит много личинок и куколок. Как правило, эти хищники случайно обнаруживают низко расположенные гнезда (разоренные и intactные семьи сходны по размерам).

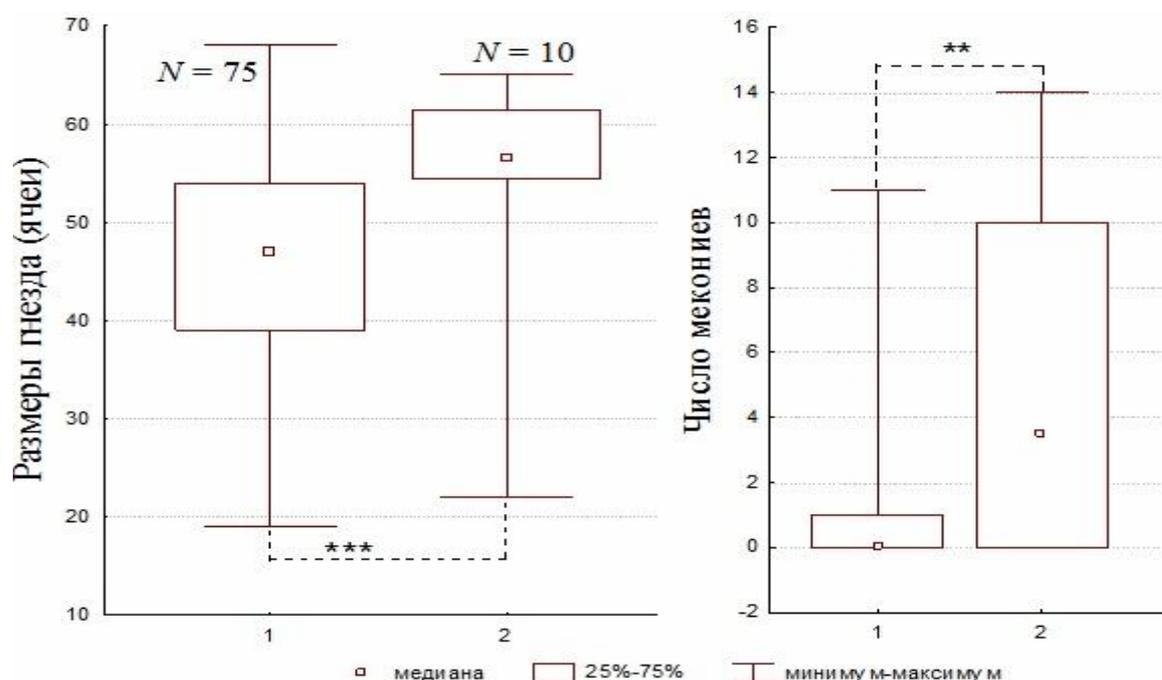


Рисунок 6.6 — Размеры intactных и разоренных шершнем *Vespa crabro* L. семей *Polistes nimpha* (Christ) на Вакаловщине Сумской обл. в 2012 г.

Тест Манна-Уитни: ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Узурпация семей. После разрушения или повреждения гнезда хищниками самки-основательницы в одиночку (до выхода рабочих) или вместе с рабочими основывают новое гнездо или подселяются в чужие семьи [Reeve, 1991; Русина, Гречка, 1993].

В популяции *P. dominula* из ЧБЗ у самок-основательниц, чьи гнезда были разрушены хищниками, преобладает стратегия вселения в чужие семьи. Успешная вторичная закладка гнезд у *P. dominula* наблюдается реже и отмечается только при наличии в семье рабочих [Русина, 2006а]. Как показывает анализ данных 2004 г., самки этого вида выбирают для вселения более крупные семьи, при этом подчас узурпируя доминантный статус (Рисунок 6.7). В целом среднегодовая доля семей с чужими самками в составе популяции составляет около 11%, однако в отдельных местообитаниях (в укрытиях) доля таких семей существенно возрастает, достигая четверти семей, производящих половое поколение [Русина, 2009].

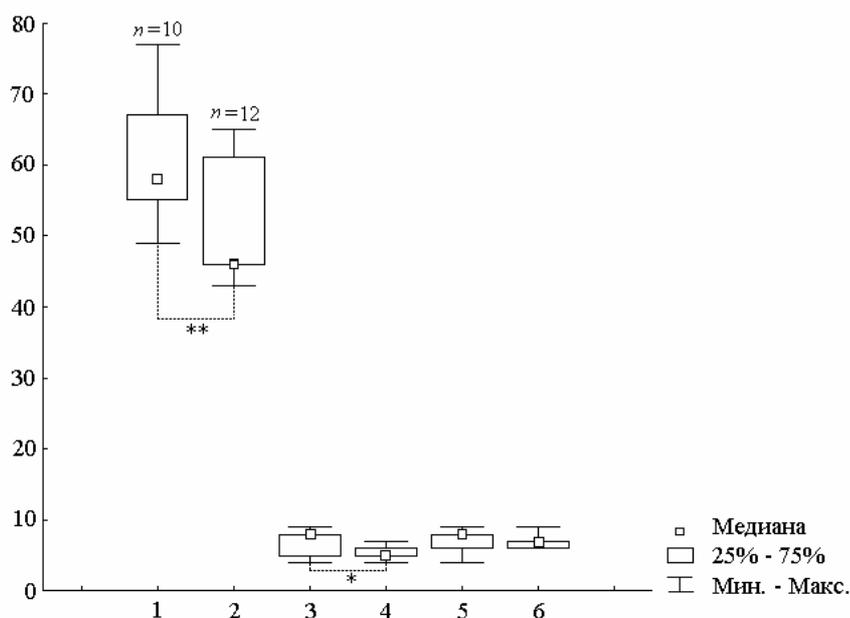


Рисунок 6.7 — Вселение самок *Polistes dominula* (Christ) в чужие семьи этого вида (Черноморский биосферный заповедник, середина июня 2004 г.). По оси абсцисс – категории семей: 1, 3, 5 – узурпированные семьи, 2, 4, 6 – интактные семьи; по оси ординат – 1, 2 – число яиц, 3, 4 – число личинок IV–V возрастов, 5, 6 – число куколок.

Тест Манна-Уитни: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$.

Таким образом, у ресоциальных видов ос полистин воздействие энтомофагов и внутривидовой конкуренции, сказываясь на морфологических и поведенческих особенностях выращиваемого в семьях потомства, обуславливают также степень выраженности миграции и передислокации половых особей в пределах поселения. Поэтому можно говорить о фазовом переходе в популяции как целостной системе, который выражается в изменении соотношения особей с разными репродуктивными стратегиями. 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.

В отличие от широко известной модели суперорганизма [Wilson, Sober, 1989], уже неоднократно подвергавшейся критике за редуционизм [Ломницкий, 1979; Гиляров, 1988; Захаров, 2005б], рассмотренные в этой

главе гипотезы и модели предлагают механизмы возникновения целостности системы.

У исходно целостных систем появление масштабно-инвариантных свойств может происходить по линейным правилам и без непосредственного взаимодействия частей системы друг с другом [Подлазов, 2009]. Вместе с тем при определенных условиях взаимодействия агентов в биологических сетях также приводят (благодаря самоорганизации) к масштабной инвариантности [Ramasco et al., 2004].

В результате нашей работы обнаруживаются масштабно-инвариантные состояния у загнездившихся весной самок-основательниц *P. dominula* и *P. nimpfa* (расстояние до ближайшего соседа), у самцов *P. dominula* (степень депигментации кутикулы), а также у *Polybia occidentalis* (расстояние, на которое мигрируют семьи после разрушения первичного гнезда). Степенные распределения самцов по степени депигментации кутикулы могут быть описаны с помощью модели конкурентного роста (закон Ципфа) и трактоваться как результат деления «целого на части» [Трубников, 1993, 1995; Подлазов, 2009]. У номосоциальных видов результатом деления «целого на части» выступают размеры семей в поселении и, как следствие, дальность миграции семей.

У ресоциальных видов различия взрослых самок-основательниц по фенотипическим показателям (размерам, характеру меланизации покровов, запасам жирового тела, поведению, плодовитости и др.) формируются в зависимости от трофического режима на личиночной стадии (количества и качества корма, а также зараженности паразитами) [Tibbetts, Curtis, 2007; Русина, 2009; Русина, Орлова, 2010, 2011]. В разной степени выражена у особей также потребность в дополнительном питании и в социальном взаимодействии, что сказывается в дальнейшем благодаря самоорганизации на их масштабно-инвариантном распределении в пространстве.

Можно ожидать, что масштабная инвариантность состояния широко распространена в природе, наблюдается в разных аспектах и может

рассматриваться как инвариант нелинейного мира [Gisiger, 2001, Попов, 2005]. С. Д. Хайтун [2005] приводит примеры ранговых распределений для муравьев по табличным данным Ж.И. Резниковой [1983]. Так, у *Formica pratensis* по закону Ципфа распределены: (1) процентные доли времени для поведенческого ансамбля «окологнездовые выходы» (учитывались прерывистый бег, ориентирование с обследованием возвышенностей, подробное обследование небольших участков почвы и т.д.) с $\alpha \approx 0.44$; (2) то же для поведенческого ансамбля «фуражирование» с $\alpha \approx 0.66$; (3) уровень исследовательской активности, определяемой по отношению времени, затрачиваемого муравьями на обследование экспериментальных моделей, реальных природных ситуаций (подземных ходов, расщелин между камнями, толщии травостоя), ко времени, расходуемому на пребывание на открытой поверхности арены, ≈ 0.78 .

Сосуществование в биогеоценозе ос-полистин, их энтомофагов и объектов питания возможно, если все эти виды обладают свойством пребывания «на кромке хаоса», которое выражается во внутрипопуляционных эффектах самоорганизации. Тогда изменения в приспособленности одного вида будут сказываться (в зависимости от степени связанности видов) на приспособленности других [Bak, Sneppen, 1993].

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 и их сезонное развитие обеспечивают целостность поселения как системы.

Чтобы система проявила присущую ей целостность, необходимо динамическое равновесие двух противоположно направленных процессов. Один из них – сезонное развитие семей, другой – возвращение (под воздействием хищников, паразитов или внутривидовой узурпации) на уже пройденные стадии более продвинутых в развитии семей. Если в нормально

развивающихся семьях выращиваются преимущественно территориальные самцы, то в узурпированных и зараженных – самцы-мигранты. Таким образом, самоорганизация популяции в критическое состояние основывается на воздействии различных биотических факторов на быстро развивающиеся семьи и переводе их на выращивание потомства с иными репродуктивными стратегиями. 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 обмена особями между муравейниками [Семенов, Захаров, 1987]. Их по праву считают ключевым эволюционным достижением муравьев, ведущим к формированию постоянных надсемейных структур и целостности поселений [Захаров, 2006].

Одним из свойств самоорганизованной критичности является катастрофичность. В условиях катастрофического режима отмечаются высокие показатели зараженности семей до выхода рабочих, при котором погибают как семьи хозяина, так и потомство паразитоидов.

Как тонко подмечено, «для биологии полезно дифференцировать, выделив в особый класс положительные обратные связи» [Малиновский, 2000, с. 126]. С этой точки зрения популяции отдельных видов полистин могут быть рассмотрены как триггерные природные системы. Такие системы устойчиво сохраняют свое состояние, пока внешние или внутренние воздействия не переведут их в другое состояние, где они также устойчивы. Этим 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 односторонне 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. М.С. Гиляров [1966, 1975, 1976; Ghilarov, 1969] показал, что сопряженная эволюция видов, сообществ и отдельных признаков происходит на основе принципа положительной обратной связи. Этот процесс позднее был назван автокаталитической эволюцией [Wilson, 1971].

С точки зрения интенсификации функций были рассмотрены эволюция родительского поведения перепончатокрылых [Малышев, 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 полистири 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.

Эволюционный процесс, по-видимому, также обладает признаками самоорганизованной критичности, поскольку ему присущи степенная статистика, фликкер-шум и катастрофические события [Kauffman, Johnsen, 1991; Bak, Sneppen, 1993; Sneppen et al., 1995; Newman, 1996, 1997].

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

Выводы из главы 6

Рассмотрены некоторые модели и гипотезы целостности систем в применении к популяциям ос полистин. Масштабно-инвариантные состояния, описываемые с помощью модели конкурентного роста и модели взаимодействия агентов в биологических сетях (эндогенной потребностью во взаимодействии), наблюдаются у загнездившихся весной ресоциальных самок-основательниц *Polistes dominula* и *P. nimpha* (расстояние к ближайшему соседу), у самцов *P. dominula* (степень депигментированности кутикулы). У номосоциального *Polybia occidentalis* в этом качестве выступает расстояние, на которое мигрируют семьи после разрушения их первичного гнезда.

Показано, что у ресоциальных видов ос полистов степень выраженности миграции и передислокации половых особей в пределах поселения определяется давлением энтомофагов и внутривидовой конкуренцией. Управляющим параметром (аналогом наклона в модели «куча песка») служат такие факторы, как плотность популяции осы и степень воздействия энтомофагов (паразитоидов и хищников). Параметром порядка (ток песка) выступает количество и качество получаемой личинками пищи и вибрационный режим гнезда, что определяет степень пигментации покровов, с одной стороны, и интенсивность миграции половых особей (доля мигрантов среди самцов и самок), с другой. В условиях катастрофического режима отмечаются высокие показатели зараженности семей до выхода рабочих, когда погибают как семьи хозяина, так и потомство паразитоидов.

Обсуждается роль миграций ос (на уровне половых особей у ресоциальных и на уровне семьи у номосоциальных видов) как механизм поддержания целостности популяций. В процессе коэволюции ос-полистин и энтомофагов роение как адаптивный признак проходит последовательные этапы закрепления и развития, от факультативного проявления у ресоциальных видов к облигатному у номосоциальных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Две группы ос полистин представляют дискретные социальные стратегии, каждая из которых имеет определенный набор стабильных взаимосвязанных признаков и хорошо обособлена от другой по уровню сложности. Ресоциальность была присуща общему предку всех эусоциальных веспид, а номосоциальность (роение как облигатный способ основания семьи) у Polistinae возникала независимо как в Палеотропиках (в трибе Ropalidiini это представители рода *Polybidoides* и некоторые виды *Ropalidia*), так и в Неотропиках (все виды из 20 родов трибы *Epiroini*) [Wenzel, Carpenter, 1994].

Важную эвристическую роль в познании, понимании и объяснении принципов организации семей и популяций общественных насекомых играет анализ инвариантов.

В качестве инвариантов в семьях ос как общественных насекомых можно рассматривать наличие сфер репродукции, обеспечения, защиты и управления, которые строятся на кибернетических или самоорганизующихся принципах.

Универсальными инвариантами являются такие способы функционирования, которые позволяют живым организмам моделировать состояние окружающей среды и формировать опережающую обратную связь [Анохин, 1978; Арманд, 2001]. Так, в ходе эволюции ос-полистин формируются различные механизмы повышения автономии систем, при которых уменьшается зависимость от неблагоприятных условий окружающей среды путем подстройки собственных колебаний к внешним ритмам. Отмечается синхронизация жизненных циклов ос полистин с погодно-климатическими условиями благодаря суточным и сезонным колебаниям активности самок-основательниц и семей в целом. Фуражировка номосоциальных видов ос на разных широтах, по сравнению с ресоциальными, более продолжительна как в течение суток, так и в сезонном

аспекте. Противодействие популяционных систем шуму абиотической и биотической природы осуществляется на фоне их пространственно-временной и информационной иерархичности.

По результатам исследования организации локальных поселений ресоциальных самок ос полистов весной или самцов осенью показан конвенциональный изоморфизм, который обусловлен их морфологической, пространственно-временной и ролевой неоднородностью. Перезимовавшие самки-основательницы, их синхронно развивающиеся семьи в популяции, самцы и будущие основательницы, отражая процессы их индивидуального развития в предшествовавшем и текущем сезонах, специализированы относительно тех или иных функциональных систем и проявляют опережающую активность, определяемую не только стимулами, но и будущими результатами (целями), эволюционно сложившимся паттерном адаптивного поведения.

В качестве предсказуемого внешнего шума могут выступать такие формы внутривидовых отношений или взаимодействий с энтомофагами, которые обнаруживают у последних поведенческую реакцию (функциональной и/или численной) на размеры семьи жертвы (плотность пищевого пятна). Результаты изучения роли энтомофагов (паразитоидов и муравьев) в функционировании и организации популяций ос дают основания для широкого использования динамического подхода (аутопоэзиса) при описании автономности процессов взаимодействия. В числе ключевых факторов стабилизации трофических систем показана пространственная неоднородность распределения жертвы или хозяина, агрегация хищников и паразитоидов в местах скопления жертв, межвидовые взаимоотношения паразитоидов, клещевая инвазийность хозяина, флуктуации в синхронизации взаимодействующих популяций паразитоида, а также особенности биологии паразитоида и его зимовки.

Поведенческая реакция паразитоидов возрастает с подъемом относительной их численности; они заражают больше расплода в крупных

семьях и/или в местах повышенной скученности, а при низкой численности личинок, т.е. до выхода рабочих, действуют как регулирующий фактор. Раннее (до выхода рабочих) заражение особенно сильно сказывается на размерах семьи, поскольку паразитоиды поражают личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих. Описанное большое разнообразие состояний системы взаимодействующих популяций паразитоидов и осы-полиста включает варианты, специфичные для разных погодноклиматических и биоценологических условий обитания, а также для разных фаз динамики численности взаимодействующих популяций. В семьях, испытавших воздействие энтомофагов, уменьшается численность рабочих, а следовательно, изменяется трофический режим у выращиваемых ими особей. Это приводит к появлению самцов, придерживающихся тактики миграции, или будущих основательниц-специалистов. Конкретные генные пути и механизмы еще нуждаются в исследовании, но для многих насекомых (и общественных в том числе) показано существование некоторого критического периода преимагинального развития, в течение которого конкретные стимулы окружающей среды (температура, фотопериод, пища, зараженность паразитами, феромоны и др.) обуславливают запускание эндокринных механизмов, приводящих к специфическому развитию особи и формированию конкретного фенотипа.

Специфичен процесс создания новой информации путем самоорганизации: перераспределение функциональной активности рабочих в семье при изменении условий; отбор конкурентноспособных и плодовитых самок, основанный на использовании циклической полигинии у номосоциальных или плеометроза у ресоциальных видов. У номосоциальных видов отбор самок проводят рабочие, а у ресоциальных этот процесс зависит от разнообразных факторов, включая специфику ранее сложившейся структуры семьи, плотности и видовых особенностей. Этот процесс, состоящий из двух этапов (формирования вариантов и отбора), в качестве необходимого элемента включает случайность [Арманд, 1988]. Процессы

самоорганизации могут быть рассмотрены как нелинейные инварианты функционирования биосистем [Kauffman, 1995; Попов, 2006].

Механизмы принятия решений у номосоциальных видов общественных насекомых и в нейронных сетях мозга человека обнаруживают черты сходства, что лежит в основе представлений о разумной деятельности на надорганизменном уровне [Seeley et al., 2012].

При анализе организации семей и популяций ос полистин выявлены такие их свойства, которые характеризуют эти живые системы как открытые и нелинейные и могут быть названы инвариантами нелинейного мира. В настоящем исследовании в качестве одного из таких инвариантов рассматривается степенная зависимость, отражающая интенсивность миграционных процессов, которые обеспечивают структурную целостность популяционных систем на уровне локальных поселений. У ресоциальных видов степенной зависимости подчиняется распределение самцов по индексу депигментации, а у номосоциальных – расстояние, на которое перемещается рой. Степенная зависимость также описывает, как нами было обнаружено, пространственное распределение самок-основательниц и их гнезд весной, самцов и их токовищ осенью. Она отражает сложные процессы формирования у этих насекомых агрегаций путем самоорганизации.

Специфический механизм управления рисками обнаруживается при анализе вероятностной изменчивости, включенной в функционирование системы энтомофаг – хозяин и выражающейся степенной зависимостью. Об этом же свидетельствует временная организация активности самок-основательниц при нанесении противомуравьиного репеллента, которая создает условия для быстрой реакции при появлении муравьев.

На примере ресоциальных видов ос полистов при анализе выраженности миграции и передислокации половых особей в пределах поселения (как вероятностной изменчивости порядка и хаоса) обнаружено, что такие факторы, как степень воздействия энтомофагов (паразитоидов и хищников) и плотность популяции осы, служат управляющими параметрами. Количество

и качество пищи, получаемой личинками, их зараженность паразитами, определяющие степень пигментации покровов, с одной стороны, и интенсивность миграции половых особей (доля мигрантов среди самцов и самок), с другой, и играют роль параметров порядка. В условиях катастрофического режима отмечаются высокие показатели зараженности семей до выхода рабочих, когда погибают как семьи хозяина, так и потомство паразитоидов.

Миграции ос (на уровне половых особей у ресоциальных и на уровне семьи у номосоциальных видов) служат одним из механизмов поддержания целостности популяций. Эволюция жизненных циклов Polistinae сопровождалась выпадением одиночной фазы и установлением миграции на уровне семьи (роевание) как облигатной стратегии организации популяции.

Принцип цикличности, как еще один инвариант, находит свое выражение в ритмичности жизненных циклов ос. Если жизненные циклы ресоциальных ос, включающие чередование одиночной и семейных фаз, просты и сходны как в тропиках, так и в умеренных широтах, то их специфика у номосоциальных видов остается пока во многом не изученной. Основой для описания жизненных циклов номосоциальных ос может послужить подход, разработанный для муравьев и учитывающий их внутривидовые особенности, а также модельный сценарий формирования и поэтапного развития поселения (основания, роста и развития, стабилизации и дигрессии) [Захаров, 2013].

Прогрессивная эволюция Polistinae сопровождалась появлением некоторых морфофункциональных признаков, отражающих степень интеграции структуры и функции. Такими свойствами, прежде всего, являются повышение суточной яйцевой продукции у номосоциальных видов, увеличение размеров и продолжительности жизни семьи. Усиление плодовитости сопровождается интенсивным видообразованием.

Следствием увеличения суточной яйцевой продукции и размеров семьи является: сопряженное возникновение специализации среди рабочих;

появление сложных задач и сложных систем коммуникации, связующими звеньями для которых служат социальные и стигмергические стимулы. Количество таких стимулов и специализированных реакций на них при этом резко возрастает. Несмотря на то, что понимание использования общественными осами разных типов сигналов остается пока в зачаточном состоянии [Anderson, McShea, 2001; Jeanne, 2003], можно согласиться с утверждением, что и у этой группы общественных насекомых по мере увеличения размеров семьи может наблюдаться тенденция к преобладанию по значимости стимулов над сигналами.

Большие размеры семьи являются необходимым условием появления разных форм полиэтизма, что было показано нами на примере анализа строительной деятельности. Расчленение задачи строительства предполагает не только передачу материала от одной рабочей особи к другой, но и согласование действий донора и реципиента, включая задержки, вызванные ожиданием очереди, которые сокращаются по мере роста семьи и появления специализированных поставщиков пульпы, водоносов или молодых рабочих, продуцирующих специфические секреты. В больших семьях крайняя специализация рабочих и разделение задач на подзадачи, выполняемые разными особями, увеличивают структурную сложность и устойчивость семьи. Помимо этого номосоциальные осы-полистины характеризуются децентрализованным управлением семьи. Этому способствует роение, поскольку численность семьи поддерживается на высоком уровне в течение всего жизненного цикла. Хорошо выраженный возрастной полиэтизм рабочих и сложная сеть коммуникации могут представлять собой результат самоорганизации семьи. Вместе с тем и у ресоциальных видов удается показать наличие децентрализованных форм управления общиной в фазе роста численности популяции и централизованного управления на пике и спаде численности.

Параметр плодовитости включен и в механизмы ограниченного или частичного прогресса организации популяционных систем ресоциальных

видов. При сравнительном анализе размеров семей ресоциальных видов из разных частей их ареала обнаружено, что северные и восточные популяции имеют более плодовитых основательниц, а это свидетельствует об эффективности функционирования семей и их экономичности (энергетический критерий).

Степень приспособленности систем отражают экологические критерии, включающие разнообразные формы защиты от энтомофагов. Кроме жала с ядовитой железой, универсального приспособления перепончатокрылых для защиты от позвоночных, у номосоциальных ос появляются гнезда с оболочкой, а также широкий спектр ольфакторных и звуковых сигналов. Разнообразие форм защитного поведения отражается на родовой дифференциации номосоциальных видов, однако видовое разнообразие оказывается незначительным. У ресоциальных видов возникают специальные железы, продуцирующие противомуравьиный алломон. Поскольку в умеренных широтах, по сравнению с тропиками, вероятность нападения муравьев снижается, то и частота нанесения секрета железы Ван дер Вехта в репертуаре ресоциальных видов уменьшается. У представителей некоторых родов и видов отмечаются частные приспособления в строении гнезда, жала, а также в химической защите, например, появление феромона тревоги у некоторых ресоциальных видов. Специфическим приспособлением против отдельных видов паразитоидов служит поддержание клещевой инвазии на некотором уровне и ее включенность в механизмы популяционного гомеостаза. В качестве примера прогресса в накоплении информации о среде у номосоциальных видов, по сравнению с ресоциальными, можно рассматривать способность к обучению распознавать муравьев по запаху и разнообразно реагировать на их появление. В целом теория организаций А. А. Богданова и теория функциональных систем П. К. Анохина оказываются важными методологическими инструментами познания организации популяций, помогающими ставить вопросы и задавать новые направления исследования.

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 (гаплетроз, 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 или 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.

ЛИТЕРАТУРА

- Абылкасымова, Т. А. Каталог фенев окраски жуков-нарывников. Фенетика природных популяций / Т. А. Абылкасымова, Ч. М. Бакирова. — М.: Наука, 1988. — С. 65-70.
- Анатомия кризисов / А. Д. Арманд, Д. И. Люри, В. В. Жерихин и др. — М.: Наука, 1999. — 238 с.
- Анохин, П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса / П. К. Анохин // Бюлл. эксп. биол. и мед. — 1948. — Т. 26, вып. 2. — 81-99.
- Анохин, П.К. Теория функциональной системы / П. К. Анохин // Успехи физиол. наук. — 1970. — Т. 1, вып 1. — С. 19-54.
- Анохин, П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем / П. К. Анохин // Принципы системной организации функций. — М.: Наука, 1973. — С. 5-61.
- Анохин, П. К. Философские аспекты теории функциональной системы / П. К. Анохин // Избр. тр. — М.: Наука, 1978. — 400 с.
- Анохин, К. В. Проект «Мозг анимата»: разработка модели адаптивного поведения на основе теории функциональных систем [Электронный ресурс] / К. В. Анохин, М. С. Бурцев, И. Ю. Зарайская, А. О. Лукашев, В. Г. Редько. — 2003. — Режим доступа: <http://www.wsni2003.narod.ru/Papers/Anokhin.htm>
- Анохин, К. В. Системогенез поведения: переходы между развитием и обучением / К. В. Анохин // Четвёртая международная конференция по когнитивной науке. Тезисы докладов. — Томск, 2010. — С. 140-141.
- Арманд, А. Д. Самоорганизация и саморегулирование географических систем / А. Д. Арманд. — М.: Наука, 1988. — 261 с.
- Арманд, А. Д. Эксперимент «Гея». Проблема живой Земли / А. Д. Арманд. — М.: Сирин садхана, 2001. — 192 с.
- Арманд, А. Д. Триггерные геосистемы. Препринт / А. Д. Арманд, М. А. Ведюшкин. — М.: ИГ АН СССР, 1989. — 51 с.
- Акчурин И. А. Телеономичность больших динамических систем — характерная черта постнеклассической науки / Акчурин И. А. // Вопросы философии. — 2006. — Вып. 8. — С. 94-97.
- Базыкин, А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций / А. Д. Базыкин. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.
- Бак, П. Самоорганизованная критичность / П. Бак, К. Чен // В мире науки. — 1991. — Вып. 3. — С. 16-24.
- Баранцев, Р. Г. Синергетика в современном естествознании / Р. Г. Баранцев. - М.: Эдиториал УРСС, 2003. — 144 с.
- Батлуцкая, И. В. Изменчивость меланинового рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия / И. В. Батлуцкая. — Белгород: Из-во БелГУ, 2003. — 168 с.
- Батлуцкая, И. В. Изменчивость меланинового рисунка тергитов и стернитов брюшка *Paravespula germanica* / И. В. Батлуцкая, Е. В. Скибина // XII Съезд Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. Тезисы докладов). — СПб., 2002. — 30 с.
- Белоусов, Л. Б. Целостность в биологии — общая декларация или основа для

конструктивной программы? / Л. Б. Белоусов // Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция) / О.Е. Баксанский (отв. ред.). — М.: Эдиториал УРСС, 2001. — С. 74-82.

Береговой, В. Е. Исследования полиморфизма, как путь познания хорологической структуры вида / В. Е. Береговой // Журн. общ. биол. — 1971. — Т. 32, вып. 2. — С. 143-151.

Береговой, В. Е. Анализ полиморфизма и количественная оценка разнообразия в популяциях (на примере пенницы обыкновенной, *Philaenus spumarius* (L.)) / В. Е. Береговой // Журн. общ. биол. — 1972. — Т. 36, вып. 6. — С. 740-750.

Береговой, В. Е. Геногеография и феногеография популяций животных / В.Е. Береговой // Физиологическая и популяционная экология животных. — 1978. — Т. 5, вып. 7. — С. 34-41.

Бигон, М. Экология: особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. — М.: Мир, 1989. — 2 т.

Богданов, А. А. Тектология. Всеобщая организационная наука: в 2-х книгах / А. А. Богданов. — 2-е изд. — М.: Экономика, 1989. — 2 т.

Болдачев, А. В. Новации. Суждения в русле эволюционной парадигмы / А. В. Болдачев. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2007. — 256 с.

Бондарь, С. С. *Myrmica bergi* (Hymenoptera, Formicidae) в Черноморском заповеднике / С. С. Бондарь, Л. Ю. Русина // Успехи современ. биологии. — 2003. — Т. 123, вып. 3. — С. 243-248.

Брайен, М. Общественные насекомые: экология и поведение / М. Брайен. — М.: Мир, 1986. — 400 с.

Булеза, В. В. Избирательность в поведении самок некоторых яйцеедов крестоцветных клопов при заражении хозяев (Hymenoptera, Scelionidae) / В. В. Булеза // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 12. — С. 1885-1888.

Булеза, В. В. Межвидовая конкуренция *Trissolcus grandis* и *Telenomus chloropus* (Hymenoptera, Scelionidae) — яйцеедов клопов-щитников / В. В. Булеза // Зоол. журн. 1996. — Т. 75, вып. 8. — С. 1174-1180.

Бурцев, М. С. Формирование иерархии целей в модели искусственной эволюции [Электронный ресурс] / М. С. Бурцев // IV Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2002». Сборник научных трудов. В 2-х частях. — Ч. 1. — М.: МИФИ, 2002. Режим доступа: <http://wsni2003.narod.ru/Papers/Burtsev.htm>

Васильев, А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции / А. Г. Васильев // Фенетика природных популяций / А. В. Яблоков (ред.). — М.: Наука, 1988. — С. 158-169.

Васильев, А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии / А. Г. Васильев. — Екатеринбург: Академкнига, 2005. — 640 с.

Васильев, А. Г. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход) / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков. — Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. — 132 с.

Викторов, Г. А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки / Г. А. Викторов. — М.: Наука, 1961. — 271 с.

Викторов, Г. А. Динамика численности животных и управление ею / Г. А. Викторов // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, вып. 6. — С. 804-821.

Викторов, Г. А. Экология паразитов-энтомофагов / Г. А. Викторов. — М.: Наука, 1976. — 152 с.

Гилев, А. В. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) / А. В. Гилев // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, вып. 3. — С. 336-341.

Гилев, А. В. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале / А. В. Гилев // Успехи соврем. биол. — 2003. — Т. 123, вып. 3. — С. 223-228.

Гиляров, А. М. Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии / А. М. Гиляров // Журн. общ. биологии. — 1988. — Т. 49, вып. 2. — С. 154-162.

Гиляров, М. С. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии / М. С. Гиляров // Зоол. журн. — 1966. — Т. 45, вып. 1. — С. 3-23.

Гиляров, М. С. Общие направления эволюции насекомых и высших позвоночных / М. С. Гиляров // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, вып. 6. — С. 822-831.

Гиляров, М. С. Обратные связи и направленность эволюционного процесса / М. С. Гиляров // Вестник АН СССР. — 1976. — Т. 8. — С. 68-76.

Гланц, С. Медико-биологическая статистика / Стентон Гланц. — М.: Практика, 1999. — 459 с.

Грабовский, В. И. Закономерности пространственной организации популяций птиц в гнездовой период : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Грабовский Василий Исаакович. — М., 1988. — 16 с.

Грабовский, В. И. Самоорганизация биосоциальных систем / В. И. Грабовский // Поведение животных и человека. Сходства и различия. — Пущино, 1989. — С. 187-204.

Грабовский, В. И. Пространственная организация брачного поселения певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae) / В. И. Грабовский // Зоол. журн. — 1990. — Т. 69, вып. 5. — С. 26-39.

Грабовский, В. И. Эволюционные возникновения стратегии поведения «камень-ножницы-бумага» [Электронный ресурс] / В. И. Грабовский. — 2002. — Режим доступа: http://www.nature.ok.ru/models/rock_paper_scissors.htm.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. — М.: Мир, 1967. — 358 с.

Гречка, Е. О. Сезонный цикл развития и кастовая дифференциация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). I. Фенология и регуляция жизненного цикла / Е. О. Гречка, В. Е. Кипятков // Энтотомол. обзр. — 1983а. — Т. 62, вып. 3. — С. 450-461.

Гречка, Е. О. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). III. Отсутствие влияния фотопериода / Е. О. Гречка, В. Е. Кипятков // Вестник ЛГУ. — 1983б. — Т. 3. — С. 25-33.

Гречка, Е. О. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). II. Динамика роста и продуктивность колонии / Е. О. Гречка, В. Е. Кипятков // Зоол. журн. — 1984. — Т. 63, вып. 1. — С. 81-94.

Гречка, Е. О. О способах закладки гнезд у ос-полистов / Е. О. Гречка, Л. Ю. Русина // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. — СПб., 1993. — С. 151-157.

Гринфельд, Э. К. Питание общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) / Э. К. Гринфельд // Энтомологическое обозрение. — 1977. — Т. 56, вып. 1. — С. 34-42.

Гринфельд, Э. К. Происхождение и развитие антофилии у насекомых / Э. К. Гринфельд. — Л.: ЛГУ, 1978. — 204 с.

Гриценко, В. В. Концепции вида и симпатрическое видообразование / В. В. Гриценко, А. Г. Креславский, А. В. Михеев, А. С. Северцов, В. М. Соломатин. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 192 с.

Гродницкий, Д. Л. Эпигенетическая теория эволюции как возможная основа нового синтеза / Д. Л. Гродницкий // Журн. общ. биол. — 2001а. — Т. 62, вып. 2. — С. 99-109.

Гродницкий, Д. Л. Две теории биологической эволюции : 2-е изд. / Д. Л. Гродницкий. — Саратов: Изд-во «Научная книга», 2001б. — 160 с.

Гудвин Б. Аналитическая физиология клеток и развивающихся организмов / Б. Гудвин. — М.: Мир, 1979. — 286 с.

Гурьянова Т. М. Поведенческие реакции *Exenterus abruptorius* (Hymenoptera: Ichneumonidae) на плотность популяции рыжего соснового пилильщика в эксперименте / Т. М. Гурьянова // Зоол. журн. — 1978. — Т. 58, вып. 10. — С. 1511-1518.

Гурьянова, Т. М. Поведенческие механизмы взаимоотношений у паразитов-энтомофагов с хозяевами и регуляция численности насекомых / Т. М. Гурьянова // Поведение насекомых / Б. П. Мантейфель, А. А. Захаров (Ред.). — М.: Наука, 1984. — С. 95-118.

Длусский, Г. М. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* / Г. М. Длусский // Физиол. и популяцион. экология животных. — Саратов, 1980. — Вып. 6/8. — С. 13-36.

Длусский, Г. М. Муравьи пустынь / Г. М. Длусский. — М.: Наука, 1981. — 230 с.

Длусский, Г. М. Принципы организации семьи общественных насекомых / Г. М. Длусский // Поведение насекомых. — М.: Наука, 1984. — С. 3-25.

Длусский, Г. М. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Hymenoptera, Formicidae): статистический анализ морфологических признаков / Г. М. Длусский, Е. Б. Федосеева, Л. Ч. Томпсон // Успехи современной биологии. — 1998. — Т. 118, вып. 3. — С. 283-298.

Добжанский, Ф. Г. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) / Ф. Г. Добжанский // Русск. энтомол. обозрение. — 1924. — Т. 18. — С. 201-211.

Еремина, И. В. Изменчивость окраски в семьях некоторых ос (*Vespa vulgaris* L.) / И. В. Еремина // Физиологическая и популяционная экология (популяционная изменчивость). — Изд-во Саратовского ун-та, 1983. — С. 108-111.

Еськов, Е. К. Акустическая сигнализация общественных насекомых / Е. К. Еськов. — М.: Наука, 1979. — 208 с.

Жаботинский, А. М. Концентрационные автоколебания / А. М. Жаботинский. — М.: Наука, 1974. — 179 С.

Животовский, Л. А. Популяционная биометрия / Л. А. Животовский. — М.: Наука, 1991. — 271 с.

Захаров, А. А. Семейные и надсемейные структуры у муравьев / А. А. Захаров // Журн. общ. биологии. — 1984. — Т. 44, вып. 1. — С. 177-189.

Захаров, А. А. Номадная территориальность у муравьев-кочевников рода *Eciton* / А. А. Захаров // Зоол. журн. — 1989. — Т. 68, вып. 12. — С. 47-56.

Захаров, А. А. Организация сообществ у муравьев / А. А. Захаров. — М.: Наука, 1991. — 276 с.

Захаров, А. А. Видовая специфика внутривидовых структур у рыжих лесных муравьев / А. А. Захаров // Успехи современной биологии. — 2003. — Т. 123, вып. 3. — С. 257-266.

Захаров, А. А. Классификация социальных структур у муравьев / А. А. Захаров // Зоол. журн. — 2005а. — Т. 84, вып. 10. — С. 1272-1288.

Захаров, А. А. Дифференциация функций и доминирование в развитии биосоциальности / А. А. Захаров // Зоол. журн. — 2005б. — Т. 1. — С. 38-53.

Захаров, А. А. Миграционные стратегии у муравьев / А. А. Захаров // Чтения памяти академика Меркурия Сергеевича Гилярова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. — С. 53-78.

Захаров, А. А. К разработке классификации комплексов муравейников / А. А. Захаров // Муравьи и защита леса. Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума, Москва, 19–23 августа 2013 года. — Москва: товарищество научных изданий КМК, 2013. — С. 126–130.

Захаров, А. А. Влияние зоогенных и климатических факторов на годичный цикл жизни муравейника группы *Formica rufa* / А. А. Захаров, Р. А. Захаров // Муравьи и защита леса. Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума, Москва, 19–23 августа 2013 года. — Москва: товарищество научных изданий КМК, 2013. — С. 210–215.

Захаров, А. А. Реструктуризация и сохранение жизнеспособности комплекса муравейников *Formica aquilonia* в критических условиях / А. А. Захаров, Д. А. Калинин // Успехи совр. биол. — 2007. — Т. 127, вып. 2. — С. 190-202.

Захаров, И. А. Феногеография двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) // Популяционная фенетика. М., 1997. С. 67-84.

Захаров, И. А. Индустриальный меланизм и его динамика в популяциях двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. / И. А. Захаров // Успехи соврем. биол. — 2003. — Т. 123, вып. 1. — С. 3-15.

Зрянин, В. А. Изменчивость популяции *Formica* s. str. из Среднего и Нижнего Поволжья / В. А. Зрянин, Т. А. Зрянина, В. В. Беспалов // Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование. — Новосибирск, 2005. — С. 266-269.

Иванов, С. П. Гнездование реликтовой осы *Discoelius dufourii* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): строение гнезд, гнездостроительная и охотничья активность / С. П. Иванов, А. В. Амолин, А. В. Фатерыга // Кавказский энтомологический бюллетень. — 2005. — Т. 1, вып. 2. — С. 171-178.

Иванов, С. П. Биология гнездования *Ancistrocerus nigricornis* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Известия Харьковского энтомологического общества. — 2003 (2004). — Т. 11, вып. 2. — С. 154-163.

Иванов, С. П. Биология гнездования одиночной складчатокрылой осы *Syneuodynerus egregius* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) в Крыму / С. П. Иванов, А. В. Фатерыга // Вестник зоологии. — 2006. — Т. 40, вып. 4. — С. 341-349.

Ивашов, А. В. Популяционные системы и их атрибуты / А. В. Ивашов // Журн. общ. биологии. — 1987. — Т. 48, вып. 5. — С. 614-625.

Исаев, А. С. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос // Докл. АН СССР. — 1973. — Т. 208, вып. 1. — С. 225-227.

Исаев, А. С. Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос // Докл. АН СССР. — 1977. — Т. 232, вып. 6. — С. 1448-1451.

Исаев, А. С. Популяционная динамика лесных насекомых. / А. С. Исаев, Р. Г. Хлебопрос, Л. В. Недорезов, Ю. П. Кондаков, В. В. Киселев, В. Г. Суховольский. — М.: Наука, 2001. — 374 с.

Казакова, И. Г. О проблеме определения границ популяционных группировок саранчовых / И. Г. Казакова, М. Г. Сергеев // Сибирск. экол. журн. — 1997. — Т. 3. — С. 315-321.

Казанский, А. Б. Эволюция биосферы: самораскрытие через самосозидание / А. Б. Казанский // Экогеософский Альманах. — СПб.-Донецк, 2003. — Вып. 4-5. — С. 182-204.

Капица, С. П. Синегетика и прогнозы будущего / С. П. Капица, С. П. Курдюмов, Г. Г. Малинецкий. — М.: Едиториал УРСС, 2001. — 288 с.

Капра, Ф. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем / Ф. Капра. — К.: София; М.: ИД Гелиос, 2002. — 336 с.

Кипятков, В. Е. Мир общественных насекомых / В. Е. Кипятков. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. — 408 с.

Климец, Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) / Е. П. Климец // Популяционная фенетика. — М., 1997. — С. 45-58.

Князева, Е. Н. Синергетике — 30 лет. Интервью с Г. Хакеном / Е. Н. Князева // Вопр. филос. — 2000. — Т. 3. — С. 53-61.

Князева Е. Н. Творческий путь Франсиско Варелы: от теории автопоэзиса до новой концепции в когнитивной науке / Е. Н. Князева // Вопр. филос. 2005. — Т. 8. — С. 91-104.

Князева, Е. Н. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем / Е. Н. Князева, С. П. Курдюмов. — М.: Наука, 1994. — 236 с.

Князева, Е. Н. Основания синергетики. Синергетическое мировидение / Е. Н. Князева, С. П. Курдюмов. — М.: КомКнига, 2005. — 240 с.

Князева, Е. Н. Основания синергетики. Человек, конструирующий себя и своё будущее / Е. Н. Князева, С. П. Курдюмов. — М.: КомКнига, 2006. — 231 с.

Ковалев, О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР / О.В. Ковалев // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / С.А. Белокобыльский (ред.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л.: Наука, 1989. — Т. 189. — С. 139-165.

Конюхов, Б. В. Экспрессия и взаимодействие генов в онтогенезе млекопитающих / Б. В. Конюхов. — М.: Наука, 1986. — С. 256-266.

Корсун, О. В. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) / О. В. Корсун // Экология. — 1994. — Т. 5. — С.73-81.

Корсун, О. В. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций: (на примере жесткокрылых): Автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Корсун Олег Валерьевич. — Екатеринбург, 1999. — 25 с.

Котт, Х. Приспособительная окраска животных / Х. Котт. — М.: Изд-во Иностранной литературы, 1950. — 543 с.

Кохманюк, Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала / Ф. С. Кохманюк // Фенетика популяций. — Москва. — 1982. — С. 233-243.

Креславский, А. Г. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) / А. Г. Креславский // Журн. общ. биол. — 1975. — Т. 36, вып. 6. — С. 87-886.

Креславский, А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости / А. Г. Креславский // Бюлл. МОИП. — 1984. — Т. 89, вып. 5. — С. 687-696.

Креславский, А. Г. Структура скрещиваний в природных популяциях насекомых / А. Г. Креславский, В.М. Соломатин // Экология. — 1985. — Т. 2. — С. 58-62.

Кузанский, Н. Об ученом незнании (*Dedocta ignorantia*) / Н. Кузанский // Сочинения. — М.: Мысль, 1979. — Т. 1. — 488 с.

Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.

Лапкин, В. В. Принципы самоорганизации и жизненные циклы рыб / В. В. Лапкин, Е. И. Извеков // Успехи совр. биол. — 1995. — Т. 115, вып. 4. — С. 283-298.

Лапыгин, Ю. Н. Теория организаций / Ю. Н. Лапыгин. — М.: Инфра-М, 2006. — 324 с.

Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после происхождения человека. СПб.: «Наука», 2004. 168 с.

Левченко В.Ф. Биосфера: этапы жизни. — СПб.: «Свое издательство», 2012 — 264 с.

Лежачий, Э. Элементы общей теории адаптации / Э. Лежачий. — Вильнюс: «Мокслас», 1986. — 273 с.

Ломницкий, А. Идея суперорганизма в экологии и эволюционном учении / А. Ломницкий // Журнал общ. биол. — 1979. — Т. 40, вып. 5. — С. 659-667.

Малинецкий, Г. Г. Современные проблемы нелинейной динамики / Малинецкий Г. Г., Потапов А. Б. — М.: Эдиториал УРСС, 2002. — 360 с.

Малиновский, А. А. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение / А. А. Малиновский // Проблемы кибернетики. — М.: Физматгиз, 1960. — Вып. 4. — С. 151- 181.

Малиновский, А. А. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление (вопросы теории и практики) / А. А. Малиновский. — М.: Наука, 1968. — С. 105-138.

Малиновский, А. А. Теория структур и ее место в системном подходе / А. А. Малиновский // Системные исследования. Ежегодник. — М.: Наука, 1970. — С. 10-30.

- Малиновский, А. А. Тектология. Теория систем. Теоретическая биология / А. А. Малиновский. — М.: Эдиториал УРСС, 2000. — 446 с.
- Малышев, С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции / С. И. Малышев. — М.: Наука, 1966. — 329 с.
- Маринич, А. М. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование / А. М. Маринич, В. М. Пащенко, П. Г. Шищенко. — К.: Наук. думка, 1985. — 224 с.
- Марков, А. В. Гипотеза иммунологического тестирования партнеров — согласованность развития адаптаций и смены половых предпочтений / А. В. Марков, А. М. Куликов // Известия РАН, Серия биологическая. — 2006а. — Вып. 3. — С. 261-274.
- Марков, А. В. Гипотеза иммунологического тестирования партнеров — системы распознавания "своих" и "чужих" в исторической перспективе / А. В. Марков, А. М. Куликов // Известия РАН, Серия биологическая. — 2006б. — Вып. 4. — С. 389-403.
- Марфенин, Н. Н. Децентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов / Н. Н. Марфенин // Журн. общ. биологии. — 2002. — Т. 63, вып. 1. — С. 26-39.
- Матурана, У. Биология познания / У. Матурана // Язык и интеллект (ред. В. В. Петров). — М.: Прогресс, 1996. — С. 95-142.
- Матурана, У. Древо познания: биологические корни человеческого понимания / У. Матурана, Ф. Варела; пер. с англ. Ю. А. Данилова. — М.: Прогресс-Традиция, 2001. — 224 с.
- Медведев, В. Л. Особенности изменчивости рисунка покровов жуков-листоедов на примере видов рода *Gonioctena* Chevrolat (Coleoptera, Chrysomelidae) / В. Л. Медведев // Энтомологическое обозрение. — 2003. — Т. LXXXII. — Вып. 2. — С. 289-299.
- Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы / Б. М. Медников // Журн. общ. биологии — 1987. — Т. 48. — С. 15–26.
- Мильнер, Б. З. Теория организации : [Учебник. 2-е изд., перераб. и доп.] / Б. З. Мильнер. — М.: ИНФРА-М, 2000. — 480 с.
- Мысник, О. Особенности гнездования *Polistes nimpha* в Черниговской области / О. Мысник, Л. Русина // Сучасні екологічні проблеми Українського Полісся та суміжних територій (до 15-річчя аварії на ЧАЕС). — Ніжин. 2001. — С. 87-88.
- Наумов, Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. — М.: Высшая школа, 1963. — 619 с.
- Наумов, Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных / Н. П. Наумов // Зоол. журн. — 1967. — Т. 46, вып. 10. — С. 1470-1485.
- Наумов, Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих / Н. П. Наумов // Успехи соврем. териол. — М.: Наука, 1977. — С. 93-110.
- Непомнящих, В. А. Формирование упорядоченного поведения при случайной последовательности раздражителей у личинок ручейника *Chaetopteryx villosa* Fabr. (Limnophilidae: Trichoptera: Insecta) / В. А. Непомнящих, К. А. Подгорный // Журн. общ. биол. — 1994. — Т. 55, вып. 3. — С. 328-336.
- Нигматуллин, Ч. М. Телеономические принципы функционирования

биологических систем разного иерархического уровня. / Ч. М. Нигматуллин // XXVI Любимцевские чтения “Современные проблемы эволюции и экологии”. Сборник материалов международной конференции (Ульяновск, 5-7 апреля 2012 г.). — Ульяновск: Изд-во Ульяновского Государственного Педагогического Университета. — 2012. — С. 122-127.

Николис, Г. Познание сложного / Г. Николис, И. Пригожин. — М.: Мир, 1990. — 344 с.

Новоженков, Ю. И. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма / Ю. И. Новоженков // Исследование продуктивности вида в ареале — Вильнюс, 1975. — С. 87-105.

Новоженков, Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма: (на прим. восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L)) / Ю. И. Новоженков // Журн. общ. биол. — 1977. — Т. 38, вып. 5. — С. 709-723.

Новоженков, Ю. И. Феногеография стабильного полиморфизма // Физиологическая и популяционная экология животных / Ю. И. Новоженков. Саратов, 1978. — Т. 5, вып. 7. — С. 41-47.

Новоженков, Ю. И. Полиморфизм и видообразование / Ю. И. Новоженков // Журн. общ. биол. — 1979. — Т. 40, вып. 1. — С. 17-33.

Новоженков, Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых / Ю. И. Новоженков // Журн. общ. биол. — 1980. — Т. 41, вып. 5. — С. 668-679.

Новоженков, Ю. И. Хронографическая изменчивость популяций / Ю. И. Новоженков // Журн. общ. биол. — 1989. — Т. 50, вып. 2. — С. 171-183.

Новоженков, Ю. И. Обнаружение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм / Ю. И. Новоженков, В. Е. Береговой, И. М. Хохуткин // Проблемы эволюции. — Новосибирск, 1973. — С. 252-260.

Новоженков, Ю. И. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых / Ю. И. Новоженков, Н. М. Коробицын // Журн. общ. биол. — 1972. — Т. 33, вып. 3. — С. 315-323.

Новоженков, Ю. И. Фенетика периферических популяций некоторых насекомых / Ю. И. Новоженков, Ю. Е. Михайлов // Популяционная фенетика. — М., 1997. — С. 89-100.

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.

Панов, Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц / Е. Н. Панов. — М.: Наука, 1978. — 304 с.

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. Сборник научных работ. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. — С. 38-49.

Перфильева, К. С. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения / К. С. Перфильева // Зоол. журн. — 2000. — Т. 79, вып. 11. — С. 1305-1312.

Плюснин, Ю. М. Поведенческие структуры управления в сообществах животных // Системный метод и современная наука. / Ю. М. Плюснин. — Новосибирск, НГУ, 1979. — Вып. 5. — С. 104-112.

Плюснин, Ю. М. Проблема биосоциальной эволюции: теоретико-методологический анализ / Ю. М. Плюснин. — М.: Наука, 1990. — 240 с.

Подлазов, А. В. Ветвящийся процесс с зависимыми частицами как модель катастрофического поведения / А. В. Подлазов // Математическое моделирование. 2002. — Т. 14, вып. 9. — С. 53-58.

Подлазов, А. В. Теория самоорганизованной критичности — наука о сложности / А. В. Подлазов // Будущее прикладной математики. Лекции для молодых исследователей / ред. Г. Г. Малинецкий. — М.: Эдиториал УРСС, 2005. — С. 404-426.

Подлазов, А. В. Закон Ципфа и модели конкурентного роста / А. В. Подлазов // Новое в синергетике. Нелинейность в современном естествознании / ред. Г. Г. Малинецкий. — М.: ЛИБРОКОМ, 2009. — С. 229-256.

Попов, В. П. Инварианты нелинейного мира / В. П. Попов. — Пятигорск: Издательство технологического университета, 2005. — 355 с.

Попов, В. П. Организация. Тектология XXI / В. П. Попов. — Пятигорск: Издательство технологического университета, 2007. — 293 с.

Привалова, Е. Продуктивность семей *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Е. Привалова, Л. Русина // Природничий альманах. — 2007. — Вып. 9. — С. 144-153.

Пригожин, И. От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках / И. Пригожин. — М.: Наука, 1985. — 328 с.

Пригожин, И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой / И. Пригожин, И. Стенгерс. — М.: Прогресс, 1986. — 432 с.

Присный, А. В. Механизмы изменчивости рисунка переднеспинки у колорадского жука (к вопросу о методике фенологических исследований) / Присный А. В. // Изв. Харьковск. энтомол. об-ва. — 1993. — Т. 1, вып. 1. — С. 87-103.

Радченко, А. Г. Эколого-фаунистическая характеристика муравьев Черноморского заповедника и прилегающих территорий / А. Г. Радченко // Вестник зоологии. — 1984. — Т. 84, вып. 2. — С. 20-23.

Радченко, В. Г. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea) / В. Г. Радченко, Ю. А. Песенко. — СПб.: Зоологический институт РАН, 1994. — 350 с.

Расницын А. П. Процесс эволюции и методология систематики / А. П. Расницын // Труды Русск. энтомол. о-ва. — СПб., 2002. — Т. 73. — 107 с.

Редько В. Г. Эволюция, нейронные сети, интеллект: Модели и концепции эволюционной кибернетики : Серия «Синергетика: от прошлого к будущему» / В. Г. Редько. — М.: УРСС, 2005. — 224 с.

Резникова, Ж. И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных / Ж. И. Резникова // Журн. общ. биол. — 2004. — Т. 65, вып. 2. — С. 136-152.

Резникова, Ж. И. Жизнь в сообществах: формула счастья / Ж. И. Резникова // Природа. — 2008. — Т. 8. — С. 23-34.

Романовский, Ю. Э. Методика исследования пространственного распределения организмов / Ю. Э. Романовский, А. В. Смуров // Ж. общ. биологии. — 1975. — Т. 36, вып. 2. — С. 227-236.

Русина, Л. Ю. Социальная структура плеометротичных семей ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) на юге Украины / Л. Ю. Русина // Вестник зоологии. — 1999а. — Т. 4-5. — С. 3-10.

Русина, Л. Ю. Манипулирование с доставленным грузом у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина // Вестн. зоол. — 1999б. — Т. 33, вып. 1-2. — С. 105-108.

Русина, Л. Ю. Поведение полистов (Hymenoptera, Vespidae) при перезакладке разрушенного гнезда / Л. Ю. Русина // Фальцфейновские чтения. — Херсон, 1999в. — С. 138-140.

Русина, Л. Ю. Відбір сімей ос-полістів (Hymenoptera, Vespidae, Polistes) для використання в агроценозах / Л. Ю. Русина // Метода. — Херсон, 1999г. — С. 57-61.

Русина, Л. Ю. Перемещения самок на соседние гнезда в фазе основания семьи у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) / Л. Ю. Русина // Изв. Харьков. энтомол. общ-ва. — 2000. — Т. 8, вып. 1. — С. 114-115.

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. 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. — 2006б. — С. 78.

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

Русина, Л. Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина // Тр. Русск. энтомол. общ-ва. — 2009. — Т. 79. — 217 с.

Русина, Л. Ю. Самоорганизация популяций у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) / Л. Ю. Русина // Энтномол. обозр. — 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 // Труды Зоологического института РАН. — 2011а. — Т. 315, вып. 1. — С. 53-62.

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. Продуктивность семей осы *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) в разных частях ареала / Л. Ю. Русина // Кавказск. энтомол. 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 // Энтномол. обозр. — 2012. — Т. 91, вып. 4. — С. 691-703.

Русина, Л. Ю. Организация популяций ос Polistinae / Л. Ю. Русина //

Муравьи и защита леса. Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума, Москва, 19–23 августа 2013 года. — Москва: товарищество научных изданий КМК, 2013. — С. 21–26.

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.- Луганск, 2009. — Вып. 1. — С. 164-177.

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. — 2007а. — Т. 15, вып. 1-2. — С. 121-130.

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 // Энтомол. обозр. — 2006а. — 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 совр. биол. — 2007б. — Т. 127, вып. 2. — С. 157-165.

Русина, Л. Ю. Изменчивость окраски осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине и южном Зауралье России / Л. Ю. Русина, А. В. Гилёв, 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. — 2008а. — Вып. 10. — С. 158-173.

Русина, Л. Ю. Жизненный цикл осы *Polistes chinensis* в Херсонской области / Л. Ю. Русина, Е. О. Гречка // Матер. коллоквиумов по общественным насекомым. — 1993. — С. 157-167.

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. — С. 68-73.

Русина, Л. Гнездование *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на территории биоцентра ВГУ "Веневитиново" / Л. Русина, А. Лопатин, М. Богуцкий, Е. Орлова // Современные проблемы биоразнообразия: материалы междунар. науч. конф. (Воронеж, 12-13 ноября 2008 г.). — Воронеж: издательско-полиграфический центр Воронежского гос. ун-та, 2009а. — С. 343-350.

Русина, Л. Ю. Динамика фенооблика популяции *Polistes dominulus* в Черноморском биосферном заповеднике / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. — 2009. — Т. 17, вып. 1. — С. 205-211.

Русина, Л. Ю. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова // Тр. Рус. энтомол. общ-ва. — 2010. — Т. 81, вып. 2. — С. 165-171.

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, Winterschmidtiidae) / Л. Ю. Русина, К. С. Орлова // Энтомол. обозр. — 2011. — Т. 90, вып. 2. — С. 34-40.

Русина, Л. Ю. Агрессивность самок-основательниц *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae), гнездящихся в Черноморском биосферном заповеднике / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова, М. П. Богущкий // Науч. вед. Белгород. гос. ун-та. — 2009б. — Т. 3, вып. 58. — Сер. естеств. науки, вып. 8. — С. 68-74.

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. — Вып. 14. — С. 151-161.

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 // Энтномол. обозр. — 2007в. — Т. 86, вып. 4. — С. 750-772.

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. — 2007г. — Москва: КМК. — С. 246-255.

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. энтномол. общ-ва. — 2004а. — 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. Гилев // Изв. Харьков. энтномол. общ-ва. — 2004б. — 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. Гилев // Изв. Харьков. энтномол. общ-ва. — 2005а. — Т. 13, вып. 1-2. — С. 97-103.

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. Гилев // Кавказск. энтномол. 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. Гилев // Изв. Харьков. энтномол. общ-ва. — 2006б. — Т. 14, вып. 1-2. — С. 110-115.

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. — 2008б. — Т. 15. — С. 95-100.

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

Русина, Л. Осы-полисты в окрестностях г. Луганска / Л. Русина, А. Шиян-Глотова // Природничий альманах. — 2007. — Вып. 9. — С. 154-164.

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 // Энтомол. обозр. — 2011. — Т. 90, вып. 3. — С. 514-523.

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

Савинов, А. Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории / А. Б. Савинов // Журн. Общ. Биол. — 2012. — Т. 73, вып. 4. — С. 284-301.

Сапунов, В. Б. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей / В. Б. Сапунов // Журнал общ. биол. — 1983. — Т. 44, вып. 4. — С. 557-567.

Сапунов, В. Б. Фенетическая структура популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае / В. Б. Сапунов, С. А. Белокобыльский // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / Ковалев О. В., Белокобыльский С. А. (ред.). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л.: Наука, 1989. — Т. 189. — С. 166-172.

Свиричев, Ю. М. Устойчивость биологических сообществ / Ю. М. Свиричев, Д. А. Логофет. — М.: Наука, 1978. — 352 с.

Северцов, А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция / Северцов А. С. — М.: КМК, 2008. — 176 с.

Семевская, В. А. Вопрос об устойчивости экологических систем типа «паразит-хозяин, хищник-жертва» с точки зрения принципа оптимальности / В. А. Семевская, Ф. Н. Семевский // Зоол. журн. — 1977. — Т. 56, вып. 1. — С. 5-9.

Семенов, С. М. Обмены особями как механизм поддержания целостности поселений муравьев / С. М. Семенов, А. А. Захаров // Зоол. журн. — 1987. — Т. 66, вып. 6. — С. 868-876.

Сергиевский, С. О. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) / С. О. Сергиевский // Журн. общ. биол. — 1985. — Т. 46, вып. 4. — С. 491-502.

Сергиевский, С. О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций / С. О. Сергиевский // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — Т. 160. — С. 41-58.

Сергиевский, С. О. Популяционная фенетика брюхоногих моллюсков рода *Littorina* / С. О. Сергиевский, В. Я. Бергер, Д. В. Богданов, А. И. Гранович, Е. В. Козминский, И. М. Соколова // Популяционная фенетика. — М.: Наука, 1997. — С. 25-44.

Сетров, М. И. Организация биосистем. / М. И. Сетров. — Л.: Наука, 1971. — 271 с.

Сетров, М. И. Информационные процессы в биологических системах. / М. И. Сетров. — Л.: Наука, 1975. — 153 с.

Смит, Дж. М. Модели в экологии / Дж. М. Смит. — М.: Мир, 1976. — 184 с.

Снетков, М. А. Выявление некоторых закономерностей посещения соцветий одуванчика лекарственного медоносной пчелой (*Apis mellifera*) посредством применения теоретических статистических распределений / М. А. Снетков, А. В. Смуров // Зоол. журн. — 1978. — Т. 58, вып. 10. — С. 1519-1528.

Судаков, К.В. Общая теория функциональных систем. / К.В. Судаков / М.: Медицина, 1984. — 222 с.

Судаков, К.В. Развитие теории функциональных систем в научной школе П.К. Анохина. / К.В. Судаков // Вестник Международной академии наук. Русская секция. — 2011. — Т. 1. — С. 1-5.

Тахтаджян, А. Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход / А. Л. Тахтаджян. — СПб., 1998. — 118 с.

Тахтаджян, А. Л. Грани эволюции / А. Л. Тахтаджян. — СПб.: Наука, 2007. — 326 с.

Тимофеев-Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. — М.: Наука, 1973. — 278 с.

Тобиас, В. И. Надсемейство Vespoidea — складчатокрылые осы. — Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые / В. И. Тобиас. — М.: Наука, 1981. — Т. 3, вып. 1. — С. 147-152.

Тобиас, В. И. Паразитические насекомые-энтомофаги, их биологические особенности и типы паразитизма / В. И. Тобиас // Тр. Русск. энтомол. общ-ва. — 2004. — Т. 75, вып. 2. — 148 с.

Трубников, Б. А. Закон распределения конкурентов / Б. А. Трубников // Природа. — 1993. — Вып. 11. — С. 3-13.

Трубников, Б. А. О законе распределения конкурентов / Б. А. Трубников // Природа. — 1995. — Вып. 11. — С. 48-50.

Турчин, В. Ф. Феномен науки. Кибернетический подход к эволюции / В. Ф. Турчин. — М.: Наука, 1993. — 295 с.

Тютюнов, Ю. В. Явная модель поискового поведения хищника / Ю. В. Тютюнов, Н. Ю. Сапухин, И. Н. Сенина, Р. Ардити // Журн. общ. биол. — 2002. — Т. 63, вып. 2. — С. 137-148.

Уоддингтон, К. Х. Морфогенез и генетика / К. Х. Уоддингтон. — М.: Мир, 1964. — 267 с.

Уоддингтон, К. Х. Основные биологические концепции / К. Х. Уоддингтон // На пути к теоретической биологии. — М.: Мир, 1970. — С. 108-115.

Фатерыга, А. В. Об особенностях гнездования и зимовке общественных ос *Polistes nimpha* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) в условиях города в Крыму / А. В. Фатерыга // VI з'їзд Українського ентомологічного товариства. Тези доповідей (Біла Церква, 8-11 вересня 2003 р.). — Ніжин, 2003. — С. 127-128.

Фатерыга, А. В. Биология гнездования осы *Katamenes flavigularis* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму / А. В. Фатерыга, С. П. Иванов // Вестник зоологии. — 2009. — Т. 43, вып. 4. — С. 321-330.

Фасулати, С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР / С. Р. Фасулати // Экология. — 1985. — Вып. 6. — С. 50-56.

Федосеева, Е. Б. Морфология Formicidae: история, проблемы, перспективы / Е. Б. Федосеева // Успехи совр. биол. — 2007. — Т. 127, вып. 2. — С. 135-146.

Федосеева, Е. Б. Морфометрические характеристики муравьев *Formica*

aquilonia в мониторинге их поселений / Е. Б. Федосеева // Зоол. журн. — 2010. — Т. 89, вып. 12. — С. 1432-1447.

Филиппов, Н. Н. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых / Н. Н. Филиппов // Зоол. журн. — 1961. — Т. 40, вып. 1. — С. 372-385.

Философский энциклопедический словарь / Редкол.: С.С. Аверинцев, Э.А. Араб-Оглы, Л.Ф. Ильичев и др. — М.: Сов. Энциклопедия, 1989. — 815 с.

Фирман, Л. А. О вспышке численности *Polistes gallicus* (L.) в Черноморском заповеднике / Л. А. Фирман // Природничий альманах. — 2004. — Вып. 6. — С. 152-157.

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

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, 26–29 сентября 2006 г. — 2006. — С. 86.

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

Фирман, Л. А. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. А. Фирман, Л. Ю. Русина // Энтотомол. обозр. — 2009. — Т. 84, вып. 2. — С. 292-306.

Фирман, Л. А. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. А. Фирман, В. Ю. Рукасевиц, 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.

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

Фролов, А. Н. Формирование барьеров половой изоляции у кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: различие в стратегиях использования растений-хозяев / А. Н. Фролов // Журн. общ. биологии. — 1994. — Т. 55, вып. 2. — С. 189-197.

Хайтун, С. Д. Негауссовость социальных явлений и эволюция / С. Д. Хайтун // Электрификация металлургических предприятий Сибири.- Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005. — Вып. 12. — С. 291-300.

Хакен, Г. Синергетика / Г. Хакен. — М.: Мир, 1980. — 404 с.

Хакен, Г. Информация и самоорганизация. Макроскопический подход к сложным системам / Г. Хакен. — М.: Мир, 1991. — 240 с.

Хакен, Г. Тайны природы. Синергетика: учение о взаимодействии / Г. Хакен. — Ижевск: ИКИ, 2003. — 320 с.

Хлебович, В. В. Адаптивные нормы и генетические триады / В. В. Хлебович // Эволюционная биология: история и теория. — СПб.: Филиал ин-та истории естествознания и техники, 1999. — С. 93-101.

Хлебович, В. В. Новое окно в эпигенетику / В. В. Хлебович // Природа. — 2006. — Вып. 7. — С. 22-29.

Хлебович, В. В. Механизмы образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) / В. В. Хлебович, А. В. Дегтярев // Доклады Российской академии наук. — 2005а. — Вып. 403. — С. 715-717.

Хлебович, В. В. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniida) / В. В. Хлебович, А. В. Дегтярев // Доклады Российской академии наук. — 2005б. — Вып. 404. — С. 139-141.

Хорхордин, Е. Г. Реакция естественной популяции *Pleolophus bazisonus* (Hymenoptera, Ichneumonidae) на распределение его хозяина — рыжего соснового пилильщика / Е. Г. Хорхордин // Зоол. журн. — 1975. — Т. 54, вып. 6. — С. 952-961.

Хорхордин, Е. Г. Основные концепции и подходы к изучению реакций энтомофагов на плотность вредителей / Е. Г. Хорхордин // Успехи соврем. биол. — 1977. — Т. 84, вып. 2. — С. 305-314.

Шапошников, Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора (экспериментальные исследования) / Г. Х. Шапошников // Энтотомол. обозрение. — 1961. — Т. 40, вып. 4. — С. 739-762.

Шапошников, Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphideneae) / Г. Х. Шапошников // Энтотомол. обозрение. — 1965. — Т. 44, вып. 1. — С. 3-25.

Шапошников, Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида / Г. Х. Шапошников // Энтотомол. обозрение. — 1966. — Т. 45, вып. 1. — С. 3-35.

Шапошников, Г. Х. Живые системы с разной степенью целостности / Г. Х. Шапошников // Журн. общ. биологии. — 1975. — Т. 36, вып. 3. — С. 323-335.

Шапошников, Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция / Г. Х. Шапошников // Журн. общ. биол. — 1978. — Т. 39, вып. 1. — С. 15-33.

Шварц, С. С. Популяционная структура вида / С. С. Шварц // Зоол. журн. — 1967. — Т. 46, вып. 10. — С. 1456-1469.

Шварц, С. С. Актуальные проблемы учения о популяции и популяционная структура вида / С. С. Шварц // Популяционная структура вида у млекопитающих. — 1970. — С. 6-8.

Шварц, С. С. Характер функциональных связей элементов биологических систем на популяционном и организменном уровнях / С. С. Шварц // Экология. — 1972. — Вып. 4. — С. 87-88.

Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. — М.: Наука, 1980. — 277 с.

Шевцова, О. О динамике численности популяций *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae) в окрестностях г. Херсона / О. Шевцова, Т. Трохимчук, Л. Русина // Фальцфейновские чтения. Херсон. — 1999. — С. 191-193.

Шилов, И. А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных / И. А. Шилов // Успехи совр. биол. — 1967. — Т. 64, вып. 2. — С. 333-351.

Шилов, И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. — М.: Изд-во МГУ, 1977. — 262 с.

Шилов, И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций / И. А. Шилов // Структура популяций у

млекопитающих. — М.: Наука, 1991а. — С. 65-85.

Шилов, И. А. Принципы внутривидовой организации и биологическая роль пространственно-этологической структуры / И. А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. — М.: Наука, 1991б. — С. 5-20.

Шишкин, М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор / М. А. Шишкин // Онтогенез. — 1984а. — Т. 15, вып. 2. — С. 115-136.

Шишкин, М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс / М. А. Шишкин // Экология и эволюционная теория. — Л.: Наука, 1984б. — С. 196-216.

Шишкин, М. А. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования / М. А. Шишкин // Морфология и эволюция животных. — М.: Наука, 1986. — С. 63-73.

Шишкин, М. А. Эволюция как эпигенетический процесс / М. А. Шишкин // Современная палеонтология / Ред. В. В. Меннер, В. П. Макридин. — М.: Недра, 1988. — С. 142-169.

Шмальгаузен, И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии / И. И. Шмальгаузен. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 144 с.

Шмальгаузен, И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция / И. И. Шмальгаузен // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 1961. — Т. 66, вып. 2. — С. 104-134.

Шмальгаузен, И. И. Кибернетические вопросы биологии / И. И. Шмальгаузен. — Новосибирск: Наука, сиб. отделение, 1968. — 224 с.

Шмальгаузен, И. И. Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. — Л.: Наука, 1969. — 493 с.

Шмальгаузен, И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса / И. И. Шмальгаузен. — М.: Наука, 1983. — 360 с.

Экосистемы в критических состояниях / Ю. Г. Пузаченко (ред.). — М.: Наука, 1989. — 155 с.

Яблоков, А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований / А. В. Яблоков // Журн. общ. биол. — 1976. — Т. 38, вып. 5. — С. 649-659.

Яблоков, А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.

Яблоков, А. В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А. В. Яблоков, Н. И. Ларина. — М.: Высш. шк., 1985. — 159 с.

Яблоков, А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. — М.: Высш. шк., 1989. — 336 с.

Akre, R. D. Social wasps / R. D. Akre // Social Insects / Ed. H. R. Hermann. — New York: Academic Press, 1982. — V. 4. — P. 1-105.

Akre, R. D. Population cycles of yellowjackets (Hymenoptera, Vespinae) in the Pacific Northwest / R. D. Akre, H. C. Reed // Environ. Entomol. — 1981. — V. 10. — P. 267-274.

Akre, R. D. Evidence for a queen pheromone in *Vespula* (Hymenoptera: Vespidae) / R. D. Akre, H. C. Reed // Can. Entomol. — 1983. — V. 115. — P. 371-377.

Alberch, P. Ontogeny and morphological diversification / Alberch P. // Amer. Zool. — 1980. — V. 20. — P. 653-667.

Alcock, J. Lek and hilltopping in insects / J. Alcock // J. Nat. Hist. — 1987. — V. 21. — P. 319-328.

- Alexander, R. D. Local mate competition and parental investment in social insects / R. D. Alexander, P. W. Sherman // *Science*. — 1977. — V. 196. — P. 494-500.
- Alcock, J. Hilltopping, leks and female choice in the carpenter bee *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *varipuncta* / J. Alcock, A. P. Smith // *J. Zool.* — 1987. — V. 211. — P. 1-10.
- Alford, D. V. *Bumblebees* / D. V. Alford. — London: Davie-Poynter. — 1975. — 352 p.
- Anderson, C. Teams in animal societies / C. Anderson, N. R. Franks // *Behav. Ecol.* — 2001. — V. 12. — P. 534-540.
- Anderson, C. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies / C. Anderson, N. R. Franks, D. W. McShea // *Anim. Behav.* — 2001. — V. 62. — P. 643-651.
- Anderson, C. Of ants and men: Self-organized teams in human and insect organizations / C. Anderson, E. McMillan // *Emergence*. — 2003. — V. 5. — P. 29-41.
- Anderson, C. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies / C. Anderson, D. W. McShea // *Biol. Rev.* — 2001. — V. 76. — P. 211-237.
- Anderson, C. Task partitioning in foraging: general principles, efficiency and information reliability of queuing delays / C. Anderson, F. L. W. Ratnieks // *Information Processing in Social Insects* / Eds. C. Detrain, J. L. Deneubourg, J. M. Pasteels. — Berlin. Birkhauser, 1999a. — P. 31-50.
- Anderson, C. Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency / C. Anderson, F. L. W. Ratnieks // *Am. Nat.* — 1999b. — V. 154. — P. 521-535.
- Anderson, C. Task partitioning in insect societies: novel situations / C. Anderson, F. L. W. Ratnieks // *Insectes Soc.* — 2000. — V. 47. — P. 198-199.
- Andersson, M. *Sexual Selection* / M. Andersson. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. — 599 p.
- Archer, M. E. Population dynamics. / M. E. Archer // *Social Wasps. Their biology and control* / Edwards R. -Felcourt, East Grinstead, W. Sussex: Rentokil Ltd. — 1980a. — P. 172-207.
- Archer, M. E. Possible causes of the yearly fluctuations in wasp numbers / M. E. Archer // *Brit. Isles Bee Breed. Assoc. News*. — 1980b. — V. 18. — P. 26-29.
- Archer, M. E. Population dynamics of the social wasps *Vespula vulgaris* and *Vespula germanica* in England / M. E. Archer // *Journal of Animal Ecology*. — 1985. — V. 54. — P. 473-485.
- Arévalo, E., The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters / E. Arévalo, Y. Zhu, J. M. Carpenter, J. E. Strassmann // *BMC EV. Biol.* — 2004. — V. 4. — P. 1-16.
- Baio, M. V. Non-allometric caste differences in *Agelaisia vicina* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) / M. V. Baio, F. B. Noll, R. Zucchi, D. Simoes // *Sociobiology*. — 1998. — V. 32. — P. 465-475.
- Baio, M. V. Morphological caste differences and non-sterility of workers in *Brachygastra augusti* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini), a neotropical swarm-founding wasp / M. V. Baio, F. B. Noll, R. Zucchi // *Journal of the New York Entomological Society*. — 2003. — V. 111, № 4. — P. 242-252.
- Bak, P. Self-organized criticality: an explanation of 1/f-noise / P. Bak, C. Tang, K. Wiesenfeld // *Phys. Rev. Lett.* — 1987. — V. 59. — P. 381-384.

- Bak, P. Self-organized criticality / P. Bak, C. Tang, K. Wiesenfeld // *Phys. Rev. A.* — 1988. — V. 38, №. 1. — P. 364-374.
- Bak, P. Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution / P. Bak, K. Sneppen // *Phys. Rev. Lett.* — 1993. — V. 71, №. 24. — P. 4083-4086.
- Balgh, M. H. Social status signaling in winter flocking birds: an examination of a current hypothesis / M. H. Balgh, D. F. Balgh, H. C. Romesburg // *Auk.* — 1979. — V. 96. — P. 78-93.
- Beani, L. Lek-like courtship in paper-wasps: 'a prolonged, delicate, and troublesome affair' / Beani L. // *Natural History and Evolution of Paper-Wasps / Turillazzi S., West-Eberhard M.J. (eds).* — Oxford: Oxford Univ. Press. — 1996. — P. 113-125.
- Beani, L. Crazy wasps: when parasites manipulate the *Polistes* phenotype / L. Beani // *Ann. Zool. Fennici.* — 2006. — V. 43. — P. 564-574.
- Beani, L. Landmark-based mating systems in four *Polistes* species (Hymenoptera: Vespidae) / L. Beani, R. Cervo, C.M. Lorenzi, S. Turillazzi // *J. Kans. Entomol. Soc.* — 1992. — V. 65. — P. 211-217.
- Beani, L. Different tactics of mate searching by *Polistes biglumis bimaculatus* males (Hymenoptera: Vespidae) / L. Beani, Lorenzi M. C. // *Ethol. Ecol. EV.* — 1992. — V. 2. — P. 43-45.
- Beani, L. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) / L. Beani, S. Turillazzi // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1988a. — V. 22. — P. 257-264.
- Beani, L. An experiment on the relationship between spatial behaviour and mating success in the male *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) / L. Beani, S. Turillazzi // *Monit. Zool. Ital.* — 1988b. — V. 2. — P. 323-330.
- Beani, L. Male swarms at landmarks and scramble competition polygyny in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) / L. Beani, S. Turillazzi // *J. Insect Behav.* — 1990a. — V. 3. — P. 545-556.
- Beani, L. Overlap at landmarks by lek-territorial and swarming males of two sympatric polistine wasps (Hymenoptera Vespidae) / L. Beani, S. Turillazzi // *Ethol. Ecol. EV.* 1990b. — V. 2. — P. 419-431.
- Berry, R. J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* / R. J. Berry // *Genetical Research, Cambr.* — 1963. — V. 4. — P. 193-220.
- Bertossa, R. C. Morphology and behaviour: Functional links in development and evolution / R. C. Bertossa // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* — 2011. — V. 366. — P. 2056-2068.
- Bonabeau, E. Self-organization in social insects / E. Bonabeau, G. Theraulaz, J.-L. Deneubourg, S. Aron, S. Camazine // *Trends Ecol. EV.* — 1997. — V. 12. — P. 188-193.
- Boomsma, J. J. The evolution of male traits in social insects / J. J. Boomsma, B. Baer, J. Heinze // *Annu. Rev. Entomol.* — 2005. — V. 50. — P. 395-420.
- Bourke, A. F. G. Colony size, social complexity and reproductive conflict in social insects / A. F. G. Bourke // *J. EV. Biol.* — 1999. — V. 12. — P. 245-257.
- Bouwma, A. M. Founding swarms in a tropical social wasp: adult mortality, emigration distance, and swarm size / A. M. Bouwma, P. E. Bouwma, E. V. Nordheim, R. L. Jeanne // *J. Insect Behav.* — 2003a. — V. 16, №. 3. — P. 439-452.
- Bouwma, A. M. Adult mortality rates in young colonies of a swarm-founding social wasp / A. M. Bouwma, P. E. Bouwma, E. V. Nordheim, R. L. Jeanne // *J. Zoo.* 2003b. — V. 260. — P. 11-16.

Bouwma, A. M. Parasitism in a social wasp: effect of gregarines on foraging behavior, colony productivity, and adult mortality / A. M. Bouwma, K. Howard, R. L. Jeanne // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2005. — V. 59, № 2. — P. 222-233.

Bouwma, A. M. Rates of predation by scouting-and-recruiting ants on the brood of a swarm-founding wasp in Costa Rica / A. M. Bouwma, K. J. Howard, R. L. Jeanne // Biotropica. — 2007. — V. 39, № 6. — P. 719-724.

Bouwma, P. E. Social wasp swarm emigration: males stay behind / P. E. Bouwma, A. M. Bouwma, R. L. Jeanne // Ethol. Ecol. EV. — 2000. — V. 12, № 1. — P. 35-42.

Brakefield, P. M. Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution / P. M. Brakefield, W. A. Frankino // Phenotypic plasticity in insects. Mechanisms and consequences / Whitman D.W., Ananthakrishnan T.N. (eds). — Plymouth, UK: Science Publishers, 2007. — P. 121-151.

Briggs, C.J. Stabilizing effects in spatial parasitoid-host and predator-prey models: a review / C. J. Briggs, M. F. Hoopes // Theor. Popul. Biol. — 2004. — V. 65. — P. 299-315.

Brillet, C. Abdominal waggings and variation of their rate of occurrence in the social wasp, *Polistes dominulus* Christ. I. Quantitative analysis / C. Brillet, S. S. Tian-Chansky, Y. Le Conte // J. Insect Behav. — 1999. — V. 12. — P. 665-686.

Bulmer, M. G. Worker-queen conflict in annual social Hymenoptera / M. G. Bulmer // Journal of Theoretical Biology. — 1981. — V. 93. — P. 239-251.

Bulmer, M. G. 1983. Sex-ratio theory in social insects with swarming / M. G. Bulmer // Journal of Theoretical Biology. — 1983. — V. 100. — P. 329-339.

Butler, C. G. Nest-entrance marking with pheromones by the honeybee, *Apis mellifera* L., and by a wasp *Vespula vulgaris* L. / C. G. Butler, D. J. C. Fletcher, D. Walter // Anim. Behav. — 1969. — V. 17. — P. 142-147.

Camazine, S. Self-Organization in Biological Systems / S. Camazine, J.-L. Deneubourg, N. R. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, E. Bonabeau. — Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press., 2001. — 538 p.

Cant, M. A. Helping effort and future fitness in cooperative animal societies / M. A. Cant, J. Field // Proc. R. Soc. Lond. B. — 2001. — V. 268. — P. 1959-1964.

Carpenter, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae / J. M. Carpenter // The Social Biology of Wasps / eds. Ross, K.G. and R.W. Matthews. — Cornell University Press, Ithaca, New York, 1991. — P. 7-32.

Carpenter, J.M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. / J. M. Carpenter // Biological Relationships between Africa and South America / Ed. P. Goldblatt. — New Haven: Yale University Press, 1993. — P. 139-155.

Carpenter, J. M. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini) / J. M. Carpenter // Novitates. — 1996. — V. 3188. — P. 1-39.

Carpenter, J. M. Synonymy of the genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Möbius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae), and a new key to the genera of paper wasps of the New World. / J. M. Carpenter // American Museum Novitates. — 2004. — V. 3465. — P. 1-16.

Cavalli-Sforza, L. L. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures / L. L. Cavalli-Sforza, A. W. F. Edwards // Amer. J. Hum. Genet. — 1967. — V. 19, № 2. — P. 233-257.

Cervo, R. Nonaggressive usurpation of the nest of *Polistes biglumis bimaculatus* by the social parasite *Sulcopolistes atrimandibularis* (Hymenoptera, Vespidae) / R. Cervo, M.C. Lorenzi, S. Turillazzi // *Ins.Soc.* — 1990. — V. 37. — P. 333-347.

Cervo, R. On status badges and quality signals in the paper wasp *Polistes dominulus*: body size, facial colour patterns and hierarchical rank / R. Cervo, L. Dapporto, L. Beani, J. E. Strassmann, S. Turillazzi // *Proc. R. Soc. B.* — 2008. — V. 275. — P. 1189-1196.

Cervo, R. Nest exchange experiments in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae) / R. Cervo, S. Turillazzi // *Ethol. Ecol. EV.* — 1989. — V. 1. — P. 185-193.

Chadab, R. Early warning cues for social wasps attacked by army ants / R. Chadab // *Psyche.* — 1979. — V. 86. — P. 115-123.

Chadab, R. Mass recruitment by army ants / R. Chadab, C. W. Rettenmeyer // *Science.* — 1975. — V. 188. — P. 1124-1125.

Chadab, R. Observations on swarm emigrations and dragging behavior by social wasps (Hymenoptera: Vespidae) / R. Chadab, C. W. Rettenmeyer // *Psyche.* — 1979. — V. 86. — P. 347-352.

Chadab, R. Comparative behavior of social wasps when attacked by army ants or other predators and parasites / R. Chadab, C. W. Rettenmeyer // *Proc. 9th. Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects.* — 1982. — P. 270-274.

Clapperton, B. K. Variation in colour markings of German wasps *Vespula germanica* (F.) and common wasps *Vespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand / B. K. Clapperton, P. L. Lo, H. Moller, G. R. Sandlant // *New Zealand J. Zool.* — 1989. — V. 16. — P. 303-313.

Clark, P. J. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations / P. J. Clark, F. C. Evans // *Ecology.* — 1954. — V. 35, №4. — P. 445-453.

Comins, H. N. The spatial dynamics of host parasitoids system / N. H. Comins, M. P. Hassel, R. M. May // *Journal of Animal Ecology.* — 1992. — V. 61. — P. 735-748.

Corn, M. L. Notes on the biology of *Polistes carnifex* (Hymenoptera, Vespidae) in Costa Rica and Colombia / M. L. Corn // *Psyche.* — 1972. — V. 79. — P. 150-157.

Couzin, I. D., Franks N.R. Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants / I. D. Couzin, N. R. Franks // *Proc. R. Soc. Lond. B.* — 2002. — V. 270, №1511. — P. 139-146.

Cowan, D. P. The solitary and presocial Vespidae / D. P. Cowan // *Matthews The social biology of wasps* / Eds. K.G. Ross, R.W. — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 33-73.

Cremer, S. Stress grows wings: environmental induction of winged dispersal males in *Cardiocondyla* ants / S. Cremer, J. Heinze // *Curr. Biol.* — 2003. — V. 13. — P. 219-223.

Djegham, Y. Copulation of *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) in captivity / Y. Djegham, J. C. Verhaeghe, P. Rasmont // *J. Apic. Res.* — 1994. — V. 33. — P. 15-20.

Cruz, J. D. Daily activity resources collection by the Swarm-Founding Wasp *Angiopolybia pallens* (Hymenoptera: Vespidae) / J. D. Cruz, E. Giannotti, G. M. M. Santos, C. C. Bichara-Filho, J. J. Resende // *Sociobiology.* — 2006. — V. 47. — P. 829-842.

Dani, F. R. Reproductive strategies following nest loss in *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) / F. R. Dani, R. Cervo // *Ethol. Ecol. EV.* — 1992. — V. 2. — P. 49-53.

Dani, F. R. Dufour gland secretion of *Polistes* wasps: chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera: Vespidae) / F. R. Dani, E. D. Morgan, S. Turillazzi // *J. Insect Physiol.* — 1996a. — V. 42. — P. 541-548.

Dani, F.R. Behavioral evidences for the involvement of Dufour's gland secretion in nestmate recognition in the social wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) / F. R. Dani, S. Fratini, S. Turillazzi // *Behav. Ecol. Sociobiol.* . — 1996b. — V. 38. — P. 311-319.

Dapporto, L. Prehibernating aggregations of *Polistes dominulus*: an occasion to study dominance assessment in social insects. / L. Dapporto, E. Palagi, A. Cini, S. Turillazzi // *Naturwissenschaften.* — 2006. — V. 93. — P. 321-324.

Dapporto, L. Wasps in the shadow: Looking at the pre-hibernating clusters of *Polistes dominulus* / L. Dapporto, E. Palagi // *Ann. Zool. Fennici* — 2006. — V. 43. — P. 583-594.

Darchen, R. *Ropalidia cincta*, guêpe sociale de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) (Hym. Vespidae) / R. Darchen // *Ann. Soc. Entomol. France. (N.S.)*. — 1976. — V. 12. — P. 579-601.

Das, B. P. The social wasps of India and the adjacent countries (Hymenoptera: Vespidae) / B. P. Das, V. K. Gupta // *Oriental Ins. Monogr.* — 1989. — V. 11. — P. 1-292.

Dejean, A. Territoriality during trophobiosis between wasps and homopterans / A. Dejean, S. Turillazzi // *Tropical Zoology.* — 1992. — V. 5. — P. 237-247.

Deleurance, É.-P. Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères-Vespides) I. L'activité de construction / É.-P. Deleurance // *Behaviour.* — 1957. — V. 11. — P. 67-84.

Deneubourg, J. L.. Collective patterns and decision making / J. L. Deneubourg, S. Goss // *Ethol. Ecol. EV.* — 1989. — V. 1. — P. 295-311.

Dew, H. E. Foraging flights of two species of *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae) / H. E. Dew, C. D. Michener // *Journ. Kans. Ent. Soc.* — 1978. — V. 51. — P. 380-385.

Dew, H. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae): laboratory foraging activities / H. Dew, C. D. Michener // *Insectes Soc.* — 1981. — V. 25. — P. 87-101.

Dodd, D. M. B. Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura* / D. M. B. Dodd // *Evolution.* — 1989. — V. 43, №6. — P. 1308-1311.

Downing, H. A. The function and evolution of exocrine glands / H. A. Downing // *The social biology of wasps* / Ross K. G., Matthews R. W. (eds). — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 540-569.

Downing, H. A. A comparison of nest construction behavior in two species of *Polistes* paper wasps (Insecta, Hymenoptera: Vespidae) / H. A. Downing, R. J. Jeanne // *J. Ethol.* — 1987. — V. 5. — P. 53-66.

Downing, H. A. Nest construction by the paper wasp, *Polistes*: a test of stigmergy theory / H. A. Downing, R. J. Jeanne // *Anim. Behav.* — 1988. — V. 36. — P. 1729-1739.

Dropkin, J. A. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) / J. A. Dropkin, G. J. Gamboa // *Can. Entomol.* — 1981. — V. 113. — P. 457-461.

Dumser, J. B. The regulation of spermatogenesis in insects / J. B. Dumser // *Annu.*

Rev. Entomol. — 1980. — V. 25. — P. 341–369.

Duvoisin, N. Sperm transfer and male competition in a bumblebee / N. Duvoisin, B. Baer, P. Schmid-Hempel // *Anim Behav.* — 1999. — V. 58. — P. 743-749.

Eck, R. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula norwegica* (Hymenoptera: Vespidae) / R. Eck // *Entomologische abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.* — 1981. — V. 44, №7. — S. 133-152.

Eck, R. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula saxonica* / R. Eck // *Entomologische abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.* — 1983. — V. 46, №8. — S. 151-176.

Eck, R. Zur Verbreitung von *Dolichovespula loekenae* ECK und ihrer Stellung zu den nächstverwandten Arten / R. Eck // *Entomologische abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.* — 1984. — V. 48, №2. — S. 13-22.

Eck, R. Zur Populationslieberung und Zoogeographie von *Vespula vulgaris* Faktoren der intraspezifischen Merkmalsänderungen (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) / R. Eck // *Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden.* — 1999. — V. 58, №17. — S. 309-342.

Edwards, R. Social wasps. Their biology and control / R. Edwards. — East Grinstead: Rentokil Ltd, 1980. — 398 p.

Enteman, W. M. Coloration in *Polistes* / W. M. Enteman. — Washington: Carnegie Institution of Washington, 1904. — 88 p.

Elisei, T. Foraging activity and nesting of swarm founding wasp *Synoecca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) / T. Elisei, C. R. Junior, D. L. Guimarães, F. Prezoto // *Sociobiology.* — 2005. — V. 46, №2. — P. 317-327.

Espelie, K.E. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel / K. E. Espelie, H. R. Hermann // *J. chem. Ecol.* . — 1990. — V. 16. — P. 1841-1852.

Evans, H. E. Notes on the nests of *Montezumia* / H. E. Evans // *Entomological News.* — 1973. — V. 84. — P. 285-290.

Evans, J. D. Gene expression and the evolution of insect polyphenisms / J. D. Evans, D. E. Wheeler // *BioEssays.* — 2001. — V. 23. — P. 62-68.

Everett, A. Phenotypic plasticity in opsin expression in a butterfly compound eye complements sex role reversal / Everett A., Tong X., Briscoe A. D., Monteiro A. // *BMC Evolutionary Biology.* — 2012. — V. 12. — P. 232.

Vesey-FitzGerald, D. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) from Trinidad, with a note on the genus *Trypoxylon* Latreille/ D. Vesey-FitzGerald // *Trans. R. Ent. Soc London.* — 1938. — V. 87. — P. 181-191.

Ferguson, D. Discrimination between natal and non-natal nests by the social wasps *Dolichovespula maculata* and *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. Ferguson, G.J. Gamboa, J.K. Jones // *Journal of Kansas Entomological Society.* — 1987. — V. 60. — P. 65-69.

Foitzik, S. Mate guarding and alternative reproductive tactics in the ant *Hypoponera opacior* / Foitzik S., Heinze J., Oberstadt B., Herbers J.M. // *Anim. Behav.* — 2002. — V. 63. — P. 597-604.

Fortelius, W. Male size dimorphism and alternative reproductive tactics in *Formica exsecta* ants (Hymenoptera, Formicidae) / W. Fortelius, P. Pamilo, R. Rosengren, L. Sundstrom // *Ann. Zool. Fenn.* — 1987. — V. 24. — P. 45-54.

Forsyth, A. B. Swarming activity of polybiine social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini) / A. B. Forsyth // *Biotropica.* — 1981. — V. 13. — P. 93-99.

Francke, W. Methyl-1,6-dioxaspiro[4.5]decane as odors of *Paravespula vulgaris* (L.) / W. Francke, G. Hindorf, W. Reith // *Angew. Chem. Int. Ed. Engl.* — 1978. — V. 17. — P. 862.

Francescato, E. Swarming behaviour in *Polybioides tabidus* (Hymenoptera: Vespidae) / E. Francescato, S. Turillazzi, A. Dejean // *Actes des Colloques Insectes Sociaux.* — 1993. — V. 8. — P. 121-126.

Francescato, E. Caste dimorphism in *Polybioides tabidus* and *raphigastra* / E. Francescato, T. A. Bandini, S. Turillazzi // *Proceedings of the 12th Congress International Union for the Study of Social Insects.* Paris, France — 1994. — P. 424.

Gadagkar, R. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent-founding *Ropalidia* / R. Gadagkar // *The Social Biology of Wasps* / K. G. Ross and R.W. Matthews (eds.). — Cornell University Press, Ithaca, New York, 1991. — P. 149-187.

Gadagkar, R. The social biology of *Ropalidia marginata*: toward understanding the evolution of eusociality / R. Gadagkar. — Cambridge, MA: Harvard University Press, 2001. — 368 p.

Gadagkar, R. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae) / R. Gadagkar, N. V. Joshi // *Z. Tierpsychol.* — 1984. — V. 64. — P. 15-32.

Gamboa, G. J. Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasps foundresses / G. J. Gamboa // *Science.* — 1978. — V. 199. — P. 1463-1465.

Gamboa, G. J. Kin recognition in social wasps / G. J. Gamboa // *Natural History and Evolution of Paper Wasps* / S. Turillazzi and M.J. West-Eberhard (eds.). — 1996. — P. 161-177.

Gamboa, G. J. Intracolony communication by body oscillations in the paper wasp *Polistes metricus* / G. J. Gamboa, H. E. Dew // *Insect. Soc.* — 1981. — V. 28, №1. — P. 13-26.

Gamboa, G. J. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours / G. J. Gamboa, H. K. Reeve, D. Ferguson, T. L. Wacker // *Anim. Behav.* — 1986. — V. 34. — P. 685-695.

Gastreich, K.R. Determinants of high genetic relatedness in the swarm-founding wasp, *Protopolybia exigua* / K. R. Gastreich, J. E. Strassmann, D. C. Queller // *Ecol. Ethol. EV.* — 1993. — V. 5. — P. 529-539.

Gervet, J. La ponte et sa regulation dans la societe polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) / J. Gervet // *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* — 1964. — V. 6. — P. 601-778.

Ghilarov, M. S. Trends in evolution of passively dispersing insects and the Feedback control in phylogenesis / M. S. Ghilarov // *Z. f. Zool. Systematic u. Evolutionsforschung.* — 1969. — V. 7, №1. — S. 1-18.

Giannotti, E. Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikan (Hymenoptera, Vespidae) / E. Giannotti // *Bioikos.* — 1994. — V. 8. — P. 41-49.

Giannotti, E. Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera: Vespidae) / E. Giannotti // *An. Soc. Entomol. Brasil.* — 1997. — V. 26. — P. 61-67.

Giannotti, E. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae) / E. Giannotti // *Revta bras. Ent.* — 1998. — V. 41. — P. 217-224.

Giannotti, E. The seasonal variation of brood stages duration of *Polistes lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae) / E. Giannotti, V. L. L. Machado // *Naturalia*. Sao Paulo. — 1994. — V. 19. — P. 97-102.

Giannotti, E. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae) / E. Giannotti, C. B. Mansur // *Ann. Soc. Entomol. Brasil.* — 1993. — V. 22, №2. — P. 307-316.

Giannotti, E. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera, Vespidae). / E. Giannotti, F. Prezoto, V.L.L. Machado // *An. Soc. Entomol. Brasil.* — 1995. — V. 24. — P. 455-463.

Gibo, D. L. A laboratory study on the selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. L. Gibo // *Can. Entomol.* — 1974. — V. 106. — P. 101-106.

Gibo, D. L. The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): a field study of the effects of predation on productivity / D. L. Gibo // *Can. Entomol.* — 1978. — V. 110. — P. 519-540.

Gillaspy, J. E. Management of *Polistes* wasps for caterpillar predation / J. E. Gillaspay // *Southeast. Entomol.* — 1979. — V. 4. — P. 334-350.

Gobbi, N. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I. Phenological account / N. Gobbi, R. Zucchi // *Naturalia*. — 1985. — V. 5. — P. 97-104.

Gobbi, N. On the ecology of the *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). II. Colonial productivity / N. Gobbi, R. Zucchi // *Naturalia*. — 1985. — V. 10. — P. 21-25.

Godfray, H. C. J. Parasitoids. Evolutionary and behavioural ecology / H. C. J. Godfray. — Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1994. — 473 p.

Godfray, H. C. J. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts / H. C. J. Godfray, M. P. Hassell, R. D. Holt // *J. Anim. Ecol.* — 1994. — V. 63. — P. 1-10.

Gould, W. P. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests / W. P. Gould, R. L. Jeanne // *Environ. Entomol.* — 1984. — V. 13. — P. 150-156.

Gisiger, T. Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism? / T. Gisiger // *Biol. Rev.* — 2001. — V. 76. — P. 161-209.

Gordon, D. M. Encounter rate and task allocation in harvester ants / D. M. Gordon, N. J. Mehdiabadi // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1999. — V. 45. — P. 370-377.

Green, J. P. The role of climatic factors in the expression of an intrasexual signal in the paper wasp *Polistes dominulus* / J. P. Green, C. Rose, J. Field // *Ethology*. — 2012. — V. 118, №8. — P. 766-774.

Greiner, B. Visual adaptations in the night-active wasp *Apoica pallens* / B. Greiner // *J. Comp. Neurol.* — 2006. — V. 495. — P. 255-262.

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. — V. 10. — P. 21-34.

Hamilton, W. D. Wingless and fighting males in fig wasps and other insects / W. D. Hamilton // *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* // M. S. Blum, N. A. Blum (eds). — New York: Academic, 1979. — P. 167-220.

Harding, B. J. The sequential relationship of body oscillations in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / B. J. Harding, G. J. Gamboa // Great Lakes Entomol. — 1998. — V. 31. — P. 191-194.

Hassell, M.P. Evaluation of parasite and predator responses / M. P. Hassell // Journal of Animal Ecology — 1966. — V. 35, №1. — P. 35-75.

Hassell, M. P. Host-parasitoid population dynamics / M. P. Hassell // J. Anim. Ecol. — 2000. — V. 69. — P. 534-566.

Hassell, M.P. Stability in insect host-parasite models / M. P. Hassell, R. M. May // J. Anim. Ecol. — 1973. — V. 42. — P. 693-726.

Hassell, M.P. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability / M. P. Hassell, R. M. May // J. Anim. Ecol. — 1974. — V. 43. — P. 567-594.

Hassell, M. P. Host-parasitoid population interactions / M. P. Hassell, J. K. Waage // Ann. Rev. Entomol. — 1984. — V. 29. — P. 89-114.

Hastings, M. D. Kin selection, relatedness, and worker control of reproduction in a large-colony epiponine wasp, *Brachygastra mellifica* / M. D. Hastings, D. C. Queller, F. Eischen, J. E. Strassmann // Behav. Ecol. — 1998. — V. 9. — P. 573-581.

Heinze, J. Male polymorphism in the ant *Cardiocondyla minutior* (Hymenoptera: Formicidae) / J. Heinze // Entomol. Gener. — 1999. — V. 23. — P. 251-258.

Heinze, J. Fighting for a harem of queens: physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ants / J. Heinze, B. Hölldobler // Proc. Nat. Acad. Sci. — 1993. — V. 90. — P. 8412-8414.

Heinze, J. Male competition in *Cardiocondyla* ants / J. Heinze, B. Hölldobler, K. Yamauchi // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1998. — V. 42. — P. 239-246.

Helms, K.R. Sexual size dimorphism and sex ratios in bees and wasps / K. R. Helms // Amer. Nat. — 1994. — V. 143. — P. 418-434.

Henshaw, M. T. The independent origin of a queen number bottleneck that promotes cooperation in the African swarm-founding wasp, *Polybioides tabidus* / M. T. Henshaw, J. E. Strassmann, D. C. Queller // Behav. Ecol. Sociobiol. — 2000. — V. 48. — P. 478-483.

Herman, R. A. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartergus colobopterus* / R. A. Herman, D. C. Queller, J. E. Strassmann // Anim. Behav. — 2000. — V. 59. — P. 841-848.

Herre, E. A. Nesting associations of wasps and ants on lowland Peruvian ant-plants / E. A. Herre, D. M. Windsor, R. B. Foster // Psyche. — 1986. — V. 93. — P. 321-330.

Hölldobler, B. The behavioral ecology of mating in harvester ants (Hymenoptera: Formicidae: *Pogonomyrmex*) / B. Hölldobler // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1976. — V. 1. — P. 405-429.

Hölldobler, B. The Ants / B. Hölldobler, E. G. Wilson. — Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 1990. — 732 p.

Holling, C. S. The analysis of complex population processes / C. S. Holling // Can. Entomol. — 1964. — V. 96. — P. 335-347.

Hoshikawa, T. Observations on the polygynous nests of *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae) in Japan / T. Hoshikawa // Kontyu. — 1979. — V. 47. — P. 239-243.

Holt, R.D. Population dynamics and evolutionary process: the manifold roles of habitat selection / R. D. Holt // EV. Ecol. — 1987. — V. 1. — P. 331-347.

Holt, R.D. The coexistence of competing parasites. Part II. Hyperparasitoids and food chain dynamics / R. D. Holt, M. E. Hochberg // *J. Theor. Biol.* — 1998. — V. 193. — P. 485-495.

Howard, K. J. Rates of brood development in a social wasp: effects of colony size and parasite infection / K. J. Howard, R. L. Jeanne // *Insectes Sociaux.* — 2004. — V. 51. — P. 179-185.

Hughes, C. R. The maintenance of high genetic relatedness in multi-queen colonies of social wasps / C. R. Hughes, D. C. Queller, J. E. Strassmann, C. R. Solis, J. A. Negron-Sotomayor, K. R. Gastreich // *Queen number and sociality in insects* / Keller, L. (ed.). — Oxford: Oxford University Press, 1993. — P. 153-170.

Hughes, D. P. The extended phenotype within the colony and how it obscures social communication / D. R. Hughes // *Sociobiology of Communication: An Interdisciplinary Perspective* / P. d'Ettore, D. P. Hughes (Eds.). — Oxford: Oxford University Press, 2008. — P. 171-188.

Hughes, D.P. Pathways to understanding the extended phenotype of parasites in their hosts / D. R. Hughes // *Journal of Experimental. Biology.* — 2013. — V. 216. — P.142-147.

Hughes, D. P. Prevalence of the parasite Strepsiptera in *Polistes* as detected by dissection of immatures / D. P. Hughes, L. Beani, S. Turillazzi, J. Kathirithamby // *Insectes Sociaux.* — 2003. — V. 50, №1. — P. 62-68.

Hughes, D. P. Prevalence of the parasite *Strepsiptera* in adult *Polistes* wasps: field collections and literature overview / D. P. Hughes, J. Kathirithamby, L. Beani // *Ethology, Ecology and Evolution.* — 2004. — V.16. — P. 363-375

Hunt, J. H. Nourishment and the evolution of the social Vespidae / J. H. Hunt. // *The social biology of wasps* / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). — Ithaca, New York: Cornell University Press, 1991. — P. 426-450.

Hunt, J. H. The evolution of social wasps / J. H. Hunt. — Oxford University Press, 2007. — 280 p.

Hunt, J. H. Caste dimorphism in the wasp *Epipona guerini* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Epiponini): further evidence for larval determination / J. H. Hunt, D. K. Schmidt, S. S. Mulkey, M. A. Williams // *Journal of the Kansas entomological society.* — 1996. — V. 69, №4. — P. 362-369.

Hunt, J. H. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes* / J. H. Hunt, G. V. Amdam // *Science.* — 2005. — V. 308. — P. 264-267.

Hunt, J. H. Similarity of amino acids in nectar and larval saliva the nutritional basis for trophallaxis in social wasps / J. H. Hunt, I. Baker, H. G. Baker // *Evolution.* — 1982. — V. 36. — P. 1318-1322.

Hunt, J. H. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini) / J. H. Hunt, R. L. Jeanne, M. G. Keeping // *Insectes Sociaux.* — 1995. — V. 42. — P. 223-236.

Hunt, J. H. Differential gene expression and protein abundance evince ontogenetic bias toward castes in a primitively eusocial wasp / J. H. Hunt, F. Wolschin, M. T. Henshaw, T. C. Newman, A. L. Toth, G. V. Amdam // *PLoS One.* — 2010. — V. 5. — P. e10674. [doi:10.1371/journal.pone.0010674]

Ikan, R. The pheromone of the queen of the Oriental hornet, *Vespa orientalis* / R. Ikan, R. Gottlieb, E. D. Bergmann, J. Ishay // *J. Insect Physiol.* — 1969. — V. 15. — P. 1709-1712.

- Ishay, J. Thermoregulation by social wasps: behavior and pheromones / J. Ishay // Trans. New York Acad. Sci. (Ser. 2). — 1973. — V. 35. — P. 447-462.
- Ishay, J. Acoustical communication in wasp colonies (Vespinae) / J. Ishay // Proc. 15th Int. Cong. Entomol. — Washington, DC (The Entomological Society of America, Washington, DC), 1977. — P. 406-435.
- Ishay, J. The presence of pheromones in the Oriental hornet, *Vespa orientalis* F. / J. Ishay, R. Ikan, E. D. Bergmann // J. Insect Physiol. — 1965. — V. 11. — P. 1307-1309.
- Ishay, J. Rhythms in acoustical communication by the Oriental hornet, *Vespa orientalis* / J. Ishay, A. Motro, S. Gitter, M. B. Brown // Anim. Behav. — 1974. — V. 22. — P. 741-744.
- Ishay, J. Building pheromones of *Vespa orientalis* and *Polistes foederatus* / J. Ishay, B. Perna // J. Chem. Ecol. — 1979. — V. 5. — P. 259-272.
- Itô, Y. Shifts of females between adjacent nests of *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) in Panama / Y. Itô // Insectes soc. — 1984. — V. 31, №1. — P. 103-111.
- Itô, Y. Behaviour and social evolution of wasps: the communal aggregation hypothesis / Y. Itô. — Oxford University Press, 1993. — 159 p.
- Izzo, A. Spotting the top male: sexually selected signals in male *Polistes dominulus* wasps / A. Izzo, E. A. Tibbetts // Animal Behaviour — 2012. — V. 83. — P. 839-845.
- Jeanne, R. L. Chemical defense of brood by a social wasp / R. L. Jeanne // Science — 1970. — V. 168. — P. 1465-1466.
- Jeanne, R. L. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* / R. L. Jeanne // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. — 1972. — V. 144. — P. 63-150.
- Jeanne, R. L. The adaptiveness of social wasp nest architecture / R. L. Jeanne // Quart. Rev. Biol. — 1975a. — V. 50. — P. 267-287.
- Jeanne, R. L. Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae) / R. L. Jeanne // Psyche — 1975b. — V. 82. — P. 259-264.
- Jeanne, R. L. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth / R. L. Jeanne // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1979. — V. 4. — P. 293-310.
- Jeanne, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae / R. L. Jeanne // Annu. Rev. Entomol. — 1980. — V. 25. — P. 371-396.
- Jeanne R.L. Chemical communication during swarm emigration in the social wasp *Polybia sericea* (Olivier) // Anim. Behav. — 1981a. — V. 29. — P. 102-113.
- Jeanne, R. L. Alarm recruitment, attack behavior, and the role of the alarm pheromone in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae) / R. L. Jeanne // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1981b. — V. 9. — P. 143-148.
- Jeanne, R. L. Predation, defense, and colony size in the social wasps / R. L. Jeanne // The biology of social insects / Breed M. D., Mishener C. D., Evans H. E. (eds) — Boulder, CO: Westview, 1982. — P. 280-284.
- Jeanne, R. L. The evolution of the organization of work in social insects / R. L. Jeanne // Monitore Zoologico Italiano (N.S.). — 1986a. — V. 20. — P. 119-133.
- Jeanne, R. L. The organization of work in *Polybia occidentalis*: costs and benefits of specialization in a social wasp / R. L. Jeanne // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1986b. — V. 19. — P. 333-341.

Jeanne, R. L. The swarm-founding Polistinae / R. L. Jeanne // The Social Biology of Wasps / Ross K. G., Matthews R. W. (eds). — New York: Cornell University Press, 1991a. — P. 191-231.

Jeanne, R. L. Polyethism / R. L. Jeanne // The Social Biology of Wasps / Ross K. G., Matthews R. W. (eds). — New York: Cornell University Press, 1991b. — P. 389-425.

Jeanne, R. L. Regulation of nest construction behavior in *Polybia occidentalis* / R. L. Jeanne // Anim. Behav. — 1996. — V. 52. — P. 473-488.

Jeanne, R. L. The evolution of exocrine gland function in wasps / R. L. Jeanne // Natural History and Evolution of Paper-Wasps / Turillazzi S., West-Eberhard M. J. (eds). — Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. — P. 144-160.

Jeanne, R. L. Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps / R. L. Jeanne // Genes, behaviors and evolution of social insects / T. Kikuchi, N. Azuma, S. Higashi (eds). — Sapporo: Hokkaido University Press, 2003. — P. 81-130.

Jeanne, R. L. Vibrational signals in social wasps: a role in caste determination? / R. L. Jeanne // Organization of Insect Societies / J. Gadau, J. Fewell (eds). — Cambridge, MA: Harvard University Press, 2009. — P. 241-263.

Jeanne, R. L., Divergent patterns of nest construction in eusocial wasps / R. L. Jeanne, A. M. Bouwma // Journal of the Kansas Entomological Society — 2004. — V. 77. — P. 429-447.

Jeanne, R. L., Age polyethism and individual variation in *Polybia occidentalis*, an advanced eusocial wasp / R. L. Jeanne, H. A. Downing, D. C. Post // Interindividual behavioral variability in social insects / R. L. Jeanne (ed.) — Boulder, Colorado: Westview Press, 1988. — P. 323-357.

Jeanne, R. L. Non-size-based morphological castes in a social insect / R. L. Jeanne, C. A. Graf, B. S. Yandell // Naturwissenschaften — 1995. — V. 82. — P. 296-298.

Jeanne, R. L. Observations on the social wasp *Ropalidia montana* from peninsular India / R. L. Jeanne, J. H. Hunt // J. Biosci. — 1992. — V. 17. — P. 1-14.

Jeanne, R. L. Foraging in social wasps: *Agelaia* lacks recruitment to food (Hymenoptera: Vespidae) / R. L. Jeanne, J. H. Hunt, M. G. Keeping // J. Kans. Entomol. Soc. — 1995. — V. 68. — P. 279-289.

Jeanne, R. L. Venom spraying in *Parachartergus colobopterus*: a novel defensive behavior in a social wasp (Hymenoptera: Vespidae) / R. L. Jeanne, M. O. Keeping // J. Insect Behav. — 1995. — V. 8. — P. 433-442.

Jeanne, R. L. Productivity in a social wasp: per capita output increases with swarm size / R. L. Jeanne, E. V. Nordheim // Behav. Ecol. — 1996. — V. 7. — P. 43-48.

Jeanne, R. L. A new model for caste development in social wasps / R. L. Jeanne, S. Suryanarayanan // Communicative & Integrative Biology — 2011. — V. 4, №4. — P. 373-377.

Jeanne, R.L. Individual and social foraging in social wasps / R. L. Jeanne, B. J. Taylor // Food exploitation by social insects: ecological, behavioral and theoretical approaches / S. Jarau and M. Hrncir (eds). — Florida: CRC Press, Boca Raton, 2009. — P. 45-71.

Jeanne, R. L. Age polyethism and defense in a tropical social wasp / R. L. Jeanne, N. M. Williams, B. S. Yandell // J. Insect Behav. — 1992. — V. 5. — P. 211-227.

Karsai, I. Food quantity affects traits of offspring in the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) / I. Karsai, J. H. Hunt // Env. Entomol. — 2002. — V. 31. — P. 99-106.

Karsai, I. Comb building in social wasps: self-organization and stigmergic script / I. Karsai, Z. Penzes // *J. Theor. Biol.* — 1993. — V. 161. — P. 505-525.

Karsai, I. Optimality of cell arrangement and rules of thumb of cell initiation in *Polistes dominulus*: a modeling approach / I. Karsai, Z. Penzes // *Behav. Ecol.* — 2000. — V. 11. — P. 387-395.

Karsai, I. Productivity, individual-level and colony-level flexibility, and organization of work as consequences of colony size / I. Karsai, J. W. Wenzel // *Proceedings Natl. Acad. Sci. USA.* — 1998. — V. 95. — P. 8665-8669.

Karsai, I. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps / I. Karsai, J. W. Wenzel // *J. Insect Behav.* — 2000. — V. 13. — P. 111-140.

Kasuya, E. Polygyny in the Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera: Vespidae) / E. Kasuya // *Kontyu.* — 1981. — V. 49. — P. 306-313.

Kasuya, E. Take-over of nests in a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae) / E. Kasuya // *Appl. Entomol. Zool.* — 1982. — V. 17. — P. 427-431.

Kathirithamby, J. Host-parasitoid associations in Strpesiptera / J. Kathirithamby // *Annual review of entomology.* — 2009. — V. 54. — P. 227-249.

Kauffman, S. A. Coevolution to the edge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and coevolutionary avalanches / S. A. Kauffman, S. Johnsen // *J. Theor. Biol.* — 1991. — V. 149. — P. 467-505.

Kauffman, S. At home in the universe: the search for the laws of self-organization and complexity / S. Kauffman. — Oxford University Press, 1995. — 321 pp.

Keeping, M. G. Rubbing behavior and morphology of van der Vecht's gland in *Belonogaster petiolata* (Hymenoptera: Vespidae) / M. G. Keeping // *J. Insect Behav.* — 1990. — V. 3. — P. 85-104.

Keeping, M. G. Social organization and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata* / M. G. Keeping // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1992. — V. 31. — P. 211-224.

Keeping, M. G. Parasitoids, commensals and colony size in nests of *Belonogaster* (Hymenoptera: Vespidae) / M. G. Keeping, R. M. Crewe // *J. South Afr. Entomol. Soc.* — 1983. — V. 46. — P. 309-323.

Kinomura, K. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtoni* / K. Kinomura, K. Yamauchi // *J. Ethol.* — 1987. — V. 5. — P. 75-81.

Klahn, J. E. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus* / J. E. Klahn // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1979. — V. 5. — P. 417-424.

Klahn, J. E. Social wasps: discrimination between kin and non-kin brood / J. E. Klahn, G. J. Gamboa // *Science.* — 1983. — V. 221. — P. 482-484.

Kojima, J. Taxonomic Notes on Australian Ropalidia Guerin-Meneville, 1831 (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) / J. Kojima // *Entomological Science.* — 1999. — V. 2, №. 3. — P. 367-377.

Kojima, J. Key to Species and Notes on Distribution of the Polistine Genus Ropalidia Guerin-Meneville, 1831 (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) in Australia / J. Kojima // *Entomological Science.* — 1999. — V. 2, №. 3. — P. 379-390.

Kindl, J. Scent marking in male premating behavior of *Bombus confusus* / J. Kindl, O. Hovorka, K. Urbanova, I. Valterova // *J. Chem. Ecol.* — 1999. — V. 25. — P. 1489-

1500.

Kojima, J. Notes on rubbing behavior in *Ropalidia gregaria* (Hymenoptera, Vespidae) / J. Kojima // New Entomol. — 1982. — V. 31. — P. 17-19.

Kojima, J. Defense of the pre-emergence colony against ants by means of a chemical barrier in *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera, Vespidae) / J. Kojima // Jpn. J. Ecol. — 1983a. — V. 33. — P. 213-223.

Kojima, J. Occurrence of the rubbing behavior in a paper wasp, *Parapolybia indica* (Hymenoptera, Vespidae) / J. Kojima // Kontyû. — 1983b. — V. 51. — P. 158-159.

Kojima, J. The ant repellent function of the rubbing substance in an Old World polistine, *Parapolybia indica* (Hymenoptera: Vespidae) / J. Kojima // Ethol. Ecol. EV. — 1992a. — V. 4. — P. 183-185.

Kojima, J. Temporal relationships of rubbing behavior with foraging and petiole enlargement in *Parapolybia indica* (Hymenoptera, Vespidae) / J. Kojima // Ins. Soc. — 1992b. — V. 39. — P. 275-284.

Kojima, J. A latitudinal gradient in intensity of applying ant-repellent substance to the nest petiole in paper wasps (Hymenoptera: Vespidae) / J. Kojima // Ins. Soc. — 1993. — V. 40. — P. 403-421.

Kojima, J. Evidence for an alarm pheromone in *Ropalidia romandi* (Le Guillou) (Hymenoptera: Vespidae) / J. Kojima // J. Aust. Entomol. Soc. — 1994. — V. 33. — P. 45-47.

Kojima, J. Timing of mating in five Japanese polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae): anatomy of fall females / J. Kojima, T. Suzuki // J. Kansas. Entomol. — 1986. — V. 59. — P. 401-404.

Kolmes, S. A. An information-theory analysis of task specialization among worker honey bees performing hive duties / S. A. Kolmes // Anim. Behav. — 1985. — V. 33. — P. 181-187.

Koeniger, N. Brood care and recognition of pupae in the honeybee (*Apis mellifera*) and the hornet (*Vespa crabro*) / N. Koeniger // Insect Communication / T. Lewis (ed.). — Royal Entomological Society of London, 1984. — P. 267-282.

Krebs, J. R. An introduction to behavioural ecology / J. R. Krebs, N. B. Davies. — Oxford: Blackwell Scientific Publ, 1993. — 420 p.

Kugler, J. The number of ovarioles in the Vespinae (Hymenoptera) / J. Kugler, T. Orion, J. Ishay // Insectes Soc. — 1976. — V. 23. — P. 525-533.

Kudo, K. Parasitism affects worker size in the Neotropical swarm-founding social wasp, *Polybia paulista* (Hymenoptera, Vespidae) / K. Kudo, So. Yamane, S. Mateus, K. Tsuchida, Y. Ito, S. Miyano, R. Zucchi // Insect Soc. — 2003. — V. 51. — P. 221-225.

Kukuk, P. Replacing the terms “primitive” and “advanced”: new modifiers for the term “eusocial” / P. Kukuk // Anim. Behav. — 1994. — V. 47. — P. 1475-1478.

Laforsch, C. Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata* / C. Laforsch, R. Tollrian // Ecology. — 2004. — V. 85. — P. 2302-2311.

LaMon, B. Avoiding predation by army ants: defensive behaviours of three ant species of the genus *Camponotus* / B. LaMon, H. Topoff // Anim. Behav. — 1981. — V. 29. — P. 1070-1081.

Landolt, P. J. Chemical communication in social wasps / P. J. Landolt, R. L. Jeanne, H. C. Reed // Pheromone Communication in Social Insects / R. K. Vander Meer,

M. Breed, M. Winston, K. Espelie (eds.). — Boulder, Colorado: Westview Press, 1998. — P. 216-235.

Larch, C.M. Investigation of mating preference for nestmates in the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / C. M. Larch, G. J. J. Gamboa // Kans. Entomol. Soc. — 1981. — V. 54. — P. 811-814.

Lin, N. Territorial behavior among males of social wasps *Polistes exlamans* Viereck. / N. Lin // Proc. Entomol. Soc. of Washington. — 1972. — V. 74. — P. 148-155.

Liebert, A. E. Genetics, behavior and ecology of a paper wasp invasion: *Polistes dominulus* in North America / A. E. Liebert, G. J. Gamboa, N. E. Stamp, T. R. Curtis, K. M. Monnet, S. Turillazzi, P. T. Starks // Ann. Zool. Fenn. — 2006. — V. 43. — P. 595-624.

Liebert, A. E. Solitary nesting and reproductive success in the paper wasp *Polistes aurifer* / A. E. Liebert, P. Nonacs, R. K. Wayne // Behav Ecol Sociobiol. — 2005. — V. 57. — P. 445-456.

Litte, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest / M. Litte // Smithsonian Contr. Zool. — 1981. — V. 327. — P. 1-27.

Lloyd, M. Mean crowding / M. Lloyd // J. Anim. Ecol. — 1967. — V. 36. — P. 1-30.

Lloyd, J. E. Sexual selection: individuality, identification, and recognition in a bumblebee and other insects / J. E. Lloyd // Florida Entomologist. — 1981. — V. 64. — P. 89-107.

Lloyd, J. E. Bioluminescence and communication in insects / J. E. Lloyd // Ann Rev Entomol. — 1983. — V. 28. — P. 131-160.

London, K. B. Envelopes protect social wasps' nests from phorid infestation (Hymenoptera: Vespidae, Diptera: Phoridae) / K. B. London, R. J. Jeanne // J. Kansas Entomol. Soc. — 1998. — V. 71, №2. — P. 175-182.

London, K. B. The interaction between mode of colony founding and nest architecture to ant defense in polistine wasps / K. B. London, R. J. Jeanne // Ethol. Ecol. EV. — 2000. — V.12. — P. 13-35.

London, K. B. Wasps learn to recognize the odor of local ants / K. B. London, R. J. Jeanne // J. Kans. Entomol. Soc. — 2005. — V. 78. — P. 134-141.

Lorenzi, M. C. Epicuticular hydrocarbons of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera Vespidae): preliminary results / M. C. Lorenzi // Ethology, Ecology & Evolution (Special Issue). — 1992. — V. 2. — P. 61-63.

Lorenzi, M. C. Social wasp parasites affect the nestmate recognition of their hosts (*Polistes atrimandibularis* and *P. biglumis*, Hymenoptera, Vespidae) / M. C. Lorenzi // Ins. Soc. — 2003. — V. 50. — P. 82-87.

Lorenzi, M. C. Behaviour of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera: Vespidae) foundresses on alien conspecific nests / M. C. Lorenzi, R. Cervo // Biology and evolution of social insects / J. Billen (ed.). — Leuven: Leuven University Press, 1992. — P. 273-279.

Lorenzi, M. C. Intraspecific usurpation in *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera Vespidae) / M. C. Lorenzi, R. Cervo // Ethology, Ecology & Evolution. — 1993. — V. 3. — P. 397-398.

Lorenzi, M. C. Usurpation and late associations in the solitary founding social wasp, *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera: Vespidae) / M. C. Lorenzi, R. Cervo

// Journal of Insect Behavio. — 1995. — V. 8. — P. 443-451.

Lorenzi, M. C. Mechanisms of colony recognition: features of the epicuticular hydrocarbons of *Polistes biglumis bimaculatus* (Hymenoptera Vespidae) / M. C. Lorenzi, A. G. Bagnères, J. L. Clément, S. Turillazzi // Ethology, Ecology Evolution. — 1994. — V. 6. — P. 428-429.

Lorenzi, M. C., Turillazzi S. Behavioural and ecological adaptations to the high mountain environment of *Polistes biglumis biglumilatus* / M. C. Lorenzi, S. Turillazzi // Ecol. Entomol. — 1986. — V. 11. — P. 199-204.

Luchetti, D. Note su *Latibulus argiolus* parassitoide di alcune specie di *Polistes* / D. Luchetti // Boll. Ass. Romana Entomol. — 1992. — V. 47. — P. 99-102.

Lutz, G. G. Nest defense by social wasps, *Polistes exclamans* and *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae) against the parasitoid *Elasmus polistis* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae) / G. G. Lutz, J. E. Strassmann, C. R. Hughes // Entomological News. — 1984. — V. 95, №2. — P. 47-50.

Machado, V. L. L. Plants which supply "hair" material for nest building of *Protopolybia sedula* (Saussure, 1854) / V. L. L. Machado // Social Insects in the Tropics / P. Jaisson (ed.). — V. 1. — Paris: Université de Paris-Nord, 1982. — P. 189-192.

Machado, V. L. L. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva / V. L. L. Machado, S. Gravena, E. Giannotti // Anais da Sociedade Entomológica do Brasil. — 1988. — V. 2. — P. 491-506.

Machado, V. L. L. Anatomia comparativa das glândulas salivares das diferentes castas de *Protopolybia pumita* (Saussure, 1863) *Protopolybia exigua exigua* (Saussure, 1854) (Hymenoptera-Vespidae) / V. L. L. Machado, V. M. Rodrigues // Rev. Agric. (Piracicaba). — 1975. — V. 50. — P. 95-102.

Mackauer, M. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids / M. Mackauer // Critical issues in biological control. — Andover, UK: Intercept, 1990. — P. 41-62.

Madden, J. L. Factors influencing the abundance of the European wasp (*Paravespula germanica* (F.)) / J. L. Madden // J. Aust. Entomol. Soc. — 1981. — V. 20. — P. 59-65.

Mahunka, S. *Sphexicozela connivens* gen. n., sp. n. (Acari, Acaridoidea); a new mite from wasp nest / S. Mahunka // Parasitologia Hungarica. — 1970. — V. 3. — P. 77-86.

Makino, S. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) / S. Makino // Kontyu. — 1983. — V. 51, №3. — P. 426-434.

Makino, S. List of parasitoides of Polistine wasps / S. Makino // Sphecos. — 1985a. — V. 10. — P. 19-25.

Makino, S. Foundress-replacement on nests of the monogynic paper wasp *Polistes biglumis* in Japan (Hymenoptera: Vespidae) / S. Makino // Kontyu. — 1985b. — V. 53, №1. — P. 143-149.

Makino, S. Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp *Polistes riparius* (Hymenoptera, Vespidae) due to the parasitic wasp *Latibulus* sp. / S. Makino // Res. Popul. Ecology. — 1989a. — V. 31, №1. — P. 1-10.

Makino, S. Switching of behavioral option from renesting to nest usurpation after nest loss by the foundress of a paper wasp, *Polistes riparius*: a field test / S. Makino // J. Ethol. — 1989b. — V. 7. — P. 62-64.

Makino, S. Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius*: two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera: Vespidae) / S. Makino // Insectes soc. — 1989c. — V. 36, №2. — P. 116-128.

Makino, S. Observations on two polygynic colonies of *Polistes biglumis* in Hokkaido, northern Japan (Hymenoptera: Vespidae) / S. Makino, S. Aoki // Kontyu. — 1982. — V. 50. — P. 175-182.

Makino, S. Comparison of intraspecific nest usurpation between two haplometrotic paper wasp species (Hymenoptera: Vespidae: *Polistes*) / S. Makino, K. Sayama // Journal of Ethology. — 1991. — V. 9. — P. 121-128.

Makino S. Bionomics of *Elasmus japonicus* (Hymenoptera: Elasmidae), a parasitoid of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera: Vespidae) / S. Makino, K. Sayama // Jpn. J. Ent. — 1994. — V. 62, №2. — P. 377-383.

Manzoli-Palma, M.F. Sting autonomy, sting morphology and sociality in neotropical vespids (Hymenoptera: Vespidae) / M. F. Manzoli-Palma, N. Gobbi // J. Hym.Res. — 1997. — V. 4. — P. 152-162.

Marino Piccioli, M. T. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). I. Sull'etogramma di *Belonogaster griseus* (Fab.) / M. T. Marino Piccioli, L. Pardi // Monit. Zool. Ital. (N.S.). — 1970. — V. 3. — P. 197-225.

Markov, V. Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster* / Markov V., Lazebny O.E., Goryacheva I.I., Antipin M.I., Kulikov A.M. // Animal Behaviour. — 2009. — V. 77. — P. 1011-1017.

Markiewicz, D. A. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps / D. A. Markiewicz, S. O'Donnell // Journal of Comparative Physiology. Part A. Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. — 2001. — V. 187. — P. 327-333.

Maschwitz, U. Biology of the Southeast Asian nocturnal wasp, *Provespa anomala* (Hymenoptera: Vespidae) / U. Maschwitz, H. Hänel // Entomol. Gener. — 1988. — V. 14. — P. 47-52.

Mateus, S. Observations on forced colony emigration in *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini): new nest site marked with sprayed venom / S. Mateus // Psyche. — 2011. — V. — 2011. — P. 1-8. doi:10.1155/2011/157149

Mateus, S. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistine wasps: *Parachartergus smithii* (Hymenoptera, Vespidae) / S. Mateus, F. B. Noll, R. Zucchi // J. New York Entomol. Soc. — 1997. — V. 105. — P. 129-139.

Mateus, S. Caste flexibility and variation according to the colonia cycle in the swarm-founding wasp, *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini) / S. Mateus, F. B. Noll, R. Zucchi // J. Kansas Entomol. Soc. — 2004. — V.77 — P. 281-294.

Matsuura, M. *Vespa* and *Provespa* / M. Matsuura // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 232-262.

Matsuura, M. Size and composition of swarming colonies in *Provespa anomala* (Hymenoptera, Vespidae), a nocturnal social wasp / M. Matsuura // Insectes Soc. — 1999. — V. 46. — P. 219-223.

Matsuura, M. Biology of the Vespine Wasps / Matsuura M. Yamane Sk. — Berlin: Springer-Verlag, 1990. — 323 p.

Matthes-Sears, W. Hilltopping behavior of *Polistes commanclus navajoe* (Hymenoptera: Vespidae) / W. Matthes-Sears, J. Alcock // Ethology. — 1986. — V. 71.

— P. 42-53.

May, R. M. Theoretical ecology: Principles and applications / May R.M., McLean A.R. — Oxford: Oxford University Press, 2007. — 257 p.

Maynard Smith, J. The major transitions in evolution / Maynard Smith J., Szathmáry E. — New York: Freeman/Spektrum, 1995. — 346 p.

McGraw, K. J. Social environment during molt and the expression of melanin-based plumage pigmentation in male house sparrows (*Passer domesticus*) / K. J. McGraw, J. Dale, E. A. Mackillop // Behav. Ecol. Sociobiol. — 2002. — V. 53. — P. 116-122.

Metcalf, R. A. Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus* / R. A. Metcalf // Amer. Nat. — 1980. — V. 116. — P. 642-654.

Michener, C. D. The social behavior of the bees / Michener C. D. — Cambridge, MA: Harvard University Press, 1974. — 404 p.

Miyano, S. Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera; Vespidae) / S. Miyano // Res. Popul. Ecol. — 1980. — V. 22. — P. 69-88.

Miyano, S. Number of offspring and seasonal changes of their body weight in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Perez (Hymenoptera: Vespidae), with reference to male production by workers / S. Miyano // Res. Popul. Ecol. — 1983. — V. 25. — P. 198-209.

Miyano, S. Colony development, worker behavior and male production in orphan colonies of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Perez (Hymenoptera: Vespidae) / S. Miyano // Res. Popul. Ecol. — 1986. — V. 28. — P. 347-361.

Miyano, S. Worker reproduction and related behavior in orphan colonies of a Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* (Hymenoptera, Vespidae) / S. Miyano // Journal of Ethology. — 1991. — V. 9. — P. 135-46.

Miyano, S. *Polistes formosanus* (Hymenoptera: Vespidae) produces males concurrently with females in the first brood on Yoron Island, Southern Japan / S. Miyano, S. Makino, S. Yamane // Sociobiology. — 2010. — V. 56, №1. — P. 91-107.

Moczek, A. P. Phenotypic plasticity and diversity in insects / A. P. Moczek // Phil. Trans. R. Soc. B. — 2010. — V. 365. — P. 593-603.

Morimoto, R. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests. (Studies on the social Hymenoptera of Japan IX) / R. Morimoto // Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. — 1960a. — V. 18. — P. 109-116.

Morimoto, R. *Polistes* wasps as natural enemies of agricultural and forest pests. (Studies on the social Hymenoptera of Japan X) / R. Morimoto // Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. — 1960b. — V. 18. — P. 117-132.

Morrison, G. Spatial variation in egg density and the intensity of parasitism in neotropical Chrysomelid (*Cephaloleia consanguinea*) / G. Morrison, D. R. Strong Jr. // Ecological Entomology. — 1981. — V. 6. — P. 55-61.

Murakami, A. S. N. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects / A. S. N. Murakami, S. N. Shima // Sociobiology. — 2006. — V. 48. — P. 183-207.

Naug, D. Ergonomic mechanisms for handling variable amounts of work in colonies of the wasp *Ropalidia marginata* / D. Naug // Ethology. — 2001. — V. 107. — P. 1115-1123.

- Naug, D. The role of age in temporal polyethism in a primitively eusocial wasp / D. Naug, R. Gadagkar // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1998a. — V. 42. — P. 37-47.
- Naug, D. Division of labor among a cohort of young individuals in a primitively eusocial wasp / D. Naug, R. Gadagkar // *Insectes Soc.* — 1998b. — V. 45. — P. 247-254.
- Nascimento, F. S. Population dynamics of the neotropical swarm-founding wasp *Apoica flavissima* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini), with emphasis on caste dimorphism / F. S. Nascimento, J. R. Raposo-Filho, I. C. Tannure-Nascimento // *Sociobiology.* — 2003. — V. 41, №3. — P. 689-699.
- Naumann, M. G. Swarming behavior: evidence for communication in social wasps / M. G. Naumann // *Science.* — 1975. — V. 189. — P. 642-644.
- Newman, M. E. J. Self-organized criticality, evolution and the fossil extinction record / M. E. J. Newman // *Proc. R. Soc. London B.* — 1996. — V. 263. — P. 1605-1610.
- Newman, M. E. J. Evidence for self-organized criticality in evolution / M. E. J. Newman // *Physica D.* — 1997. — V. 107. — P. 293-296.
- Newman, M. E. J. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law / M. E. J. Newman // *Contemporary Physics.* — 2005. — V. 46. — P. 323-351.
- Newman, M. E. J. Complex systems: a survey / M. E. J. Newman // *Am. J. Phys.* — 2011. — V. 79. — P. 800-810.
- Newman, M. E. J. Avalanches, scaling and coherent noise / M. E. J. Newman, K. Sneppen // *Phys. Rev. E.* — 1996. — V. 54, №6. — P. 6226-6231.
- Nelson, J. M. Parasites and symbionts of nests of *Polistes* wasps / J. M. Nelson // *Ann. Ent. Soc. Amer.* — 1968. — V. 61. — P. 1528-1539.
- Nijhout, H. F. Development and evolution of adaptive polyphenisms / H. F. Nijhout // *Evolution & Development.* — 2003. — V. 5, №1. — P. 9-18.
- Nguyen Lien T. P. Vespidae (Hymenoptera) of Vietnam 3: Synoptic key to Vietnamese species of the polistine genus *Ropalidia*, with notes on taxonomy and distribution / T. P. Nguyen Lien, J. Kojima, F. Saito, J. M. Carpenter // *Entomological Science.* — 2006. — V. 9, №1. — P. 93-107.
- Nouyan, S. Teamwork in Self-Organized Robot Colonies / S. Nouyan, R. Gross, M. Bonani, F. Mondada, M. Dorigo // *IEEE Trans. Evolutionary Computation* — 2009. — V. 13, №4. — P. 695-711.
- Noll, F. B. "Marimbondos": a review on the neotropical swarm-founding polistines / F. B. Noll // *Sociobiology.* — 2013. — V. 60, №4. — P. 347-354.
- Noll, F. B. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera Vespidae Epiponini) / F. B. Noll, R. Zucchi // *Ethol. Ecol. EV.* — 2000. — V. 12. — P. 43-65.
- Noll, F.B. Castes and the influence of the colony cycle in swarm-founding polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini) / F. B. Noll, R. Zucchi // *Ins. Soc.* — 2002. — V. 49. — P. 62-74.
- Noll, F.B. Evolution of caste in Neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini) / F. B. Noll, J. W. Wenzel, R. Zucchi // *Am. Mus. Novit.* — 2004. — V. 3467. — P. 1-24.
- Noll, F. B. Caste in the swarming wasps: 'queenless' societies in highly social insects / F. B. Noll, J. W. Wenzel // *Biological Journal of the Linnean Society.* — 2008. — V. 93. — P. 509-522.
- Nonacs, P. Queen number in colonies of social Hymenoptera as a kin-selected adaptation / P. Nonacs // *Evolution.* — 1988. — V. 42. — P. 566-580.

Nonacs, P. Opportunistic adoption of orphaned nests in paper wasps as an alternative reproductive strategy / P. Nonacs, H. K. Reeve // Behavioural Processes. — 1993. — V. 30. — P. 47-60.

Noonan, K. M. Sex ratio of parental investment in colonies of the social wasp *Polistes fuscatus* / K. M. Noonan // Science. — 1978. — V. 199. — P. 1354-1356.

Noonan, K. M. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses / K. M. Noonan // Natural selection and Social Behavior: recent Research and New Theory / R. D. Alexander, D. W. Tinkle (eds.). — New York: Chiron, 1981. — P. 18-44.

O'Connor, B. M. Cohort Astigmatina / B. M. O'Connor // A Manual of Acarology. / Krantz G. W., Walter D. E. (eds). — Third Edition. — Lubbock, Texas: Texas Techn. University Press, 2009. — P. 565-658.

O'Donnell, S. Off-nest gastral rubbing observed in *Mischocyttarus immarginatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Costa Rica / S. O'Donnell // Sphecos. — 1992. — V. 23. — P. 5.

O'Donnell, S. Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae) / S. O'Donnell // Insectes Soc. — 1995a. — V. 42. — P. 17-29.

O'Donnell, S. Necrophagy by neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini) / S. O'Donnell // Biotropica. — 1995b. — V. 27. — P. 133-136.

O'Donnell, S. Reproductive potential and division of labor in wasps: are queen and worker behavior alternative strategies? / S. O'Donnell // Ethology Ecology Evolution. — 1996. — V. 8. — P. 305-308.

O'Donnell, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae) / S. O'Donnell // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1998. — V. 43. — P. 327-331.

O'Donnell, S. Worker biting interactions and task performance in a swarm-founding eusocial wasp (*Polybia occidentalis*, Hymenoptera: Vespidae) / S. O'Donnell // Behav. Ecol. — 2001. — V. 12. — P. 353-359.

O'Donnell, S. Gaster-flagging during colony defense in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini) / S. O'Donnell, J. H. Hunt, R. L. Jeanne // Journal of the Kansas Entomological Society. — 1997. — V. 70, №3. — P. 175-180.

O'Donnell, S. Notes on an army ant (*Eciton burchelli*) raid on a social wasp colony (*Agelaia yepocapa*) in Costa Rica / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // J. Trop.Ecol. — 1990a. — V. 6. — P. 507-509.

O'Donnell, S. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1990b. — V. 27. — P. 359-364.

O'Donnell, S. Interspecific Occupation of a tropical social wasp colony (Hymenoptera: Vespidae: Polistes) / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // J. Ins. Behav. — 1991. — Vol 4, №3. — P. 397-400.

O'Donnell, S. Methoprene accelerates age polyethism in workers of a social wasp (*Polybia occidentalis*) / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // Physiological Entomology. — 1993. — V. 18. — P. 189-194.

O'Donnell, S. The roles of body size and dominance in division of labor among workers of the eusocial wasp *Polybia occidentalis* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // J. Kansas Entomol. Soc. — 1995. — V. 68. — P. 43-50.

O'Donnell, S. The nest as fortress: defensive behavior of *Polybia emaciate*, a mud-nesting eusocial wasp / S. O'Donnell, R. L. Jeanne // J. Insect Science. — 2002. — V. 2, №3 — P. 1-5.

Oliveira, O. A. L. Castes and asynchronous colony cycle in *Polybia bistrinata* (Fabricius) (Hymenoptera: Vespidae) / O. A. L. de Oliveira, F. B. Noll, S. Mateus, B. Comes // Neotropical Entomology. — 2007. — V. 36, №6. — P. 817-827.

Oliveira, S. A. Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor* / S. A. Oliveira, M. M. Castro, F. Prezoto // Journal of Insect Science. — 2010. — V. 10 — Article 125. — режим доступа <http://www.insectscience.org/10.125>

Oliver, A. D. Studies on the biological control of the fall webform, *Hyphantia cunea*, in Louisiana / A. D. Oliver // J. Econ. Ent. — 1964. — V. 57. — P. 314-318.

Ono, M. Multiple-comb nest foundation by a single inseminated worker of the temperate paper wasp, *Polistes snelleni* Saussure (Hymenoptera: Vespidae) / M. Ono // J. Ethol. — 1989. — V. 7. — P. 57-58.

Otte, D. Effects and functions in the evolution of signaling systems / D. Otte // Annu. Rev. Ecol. Syst. — 1974. — V. 5. — P. 385-417.

Overal, W. L. Colony defense and sting autotomy in *Polybia rejecta* (Hymenoptera: Vespidae) / W. L. Overal, D. Simões, N. Gobbi // Rev. Brasil. Entomol. — 1981. — V. 25. — P. 41-47.

Overal, W. L. Acoustical behavior and variable nest architecture in *Synoeca virginea* (Hymenoptera, Vespidae) / W. L. Overal // J. Georgia Entomol. — 1982. — V. 17. — P. 1-4.

Page, R. E. Levels of behavioral organization and the evolution of division of labor / R. E. Page, J. Erber // Naturwissenschaften. — 2002. — V. 89. — P. 91-106.

Page, R. E. Satellite nests, early males, and plasticity of reproductive behavior in a paper wasp / R. E. Page, D. C. Post, R. A. Metcalf // Amer. Nat. — 1989. — V. 134. — P. 731-748.

Pardi, L. Ricerche sui Polistini. VII. La "dominazione" e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* (L.) / L. Pardi // Boll. 1st. Entomol. Univ. Bologna. — 1946. — V. 15. — P. 25-84.

Pardi, L. Dominance order in *Polistes* wasps / L. Pardi // Physiol. Zool. — 1948. — V. 21. — P. 1-13.

Pardi, L. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 2. Differenziamento castale incipiente in *B. griseus* (Fab.) / L. Pardi, M. T. Marino Piccioli // Monit. Zool. Ital. (N.S.) — 1970. — V. 3. — P. 235-265.

Pardi, L. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences in *Belonogaster griseus* (Fab.) and the position of this genus among social wasps / L. Pardi, M. T. Marino Piccioli // Monitore Zoologico Italiano (Nuova Serie) (Supplemento). — 1981. — V. 14. — P. 131-146.

Pedata, P. A. Interspecific host discrimination and within-host competition between *Encarsia formosa* and *E. pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae), two endoparasitoids of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) / P. A. Pedata, M. Giorgini, E. Guerrieri // Bul. of Entomological Research. — 2002. — V. 92. — P. 521-528.

Pekkarinen, A. The *Polistes* species in northern Europe (Hymenoptera: Vespidae). / A. Pekkarinen, B. Gustafsson // Entomol. Fennica. — 1999. — V. 10. — P. 191-194.

Pfennig, D. W. Nestmate and nest discrimination among workers from neighboring colonies of social wasps *Polistes exclamans* / D. W. Pfennig // Canadian

Journal of Zoology. — 1990. — V. 68. — P. 268-271.

Pfennig, D. W. The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (*Polistes*, Hymenoptera: Vespidae) / D. W. Pfennig, G. J. Gamboa, H. K. Reeve, J. Shellman-Reeve, I. D. Ferguson // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1983a. — V. 13. — P. 299-305.

Pfennig, D. W. Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*). / D. W. Pfennig, J. E. Klahn // *Z. Tierpsychol.* — 1985. — V. 67. — P. 198-203.

Pfennig, D. W. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. W. Pfennig, H. K. Reeve, J. S. Shellman // *Anim. Behav.* — 1983b. — V. 31. — P. 412-416.

Pigliucci, M. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation / M. Pigliucci, C. J. Murren, C. D. Schlichting // *J. Exp. Biol.* — 2006. — V. 209. — P. 2362-2367.

Pickett, K. M. Simultaneous analysis and the origin of eusociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera) / K. M. Pickett, J. M. Carpenter // *Arthropod Systematic and Phylogeny.* — 2010. — V. 68. — P. 3-33.

Pickett, K.M. Systematics of *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae), with a phylogenetic consideration of Hamilton's haplodiploidy hypothesis / K.M. Pickett, J.M. Carpenter, W.C. Wheeler // *Annales Zoologici Fennici.* — 2006. — V. 43. — P.390-406

Pickett, K. M. Phylogenetic analysis of the New World *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae) using morphology and molecules / K. M. Pickett, J. W. Wenzel // *Journal of the Kansas Entomological Society.* — 2004. — V. 77, №4. — P. 742-760.

Pizarro, L. Ch. Morphological caste differences in *Polybia aequatorialis* (hymenoptera: vespidae: polistinae: epiponini), a social wasp of the highlands of Costa Rica / L. Ch. Pizarro, M. R. Alvarado, F. B. Noll // *Entomologica Americana.* — 2009. — V. 115, №2. — P. 148-153.

Polak, M. Distribution of virgin females influences mate-searching behavior of male *Polistes canadensis* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) / M. Polak // *Journal of Insect Behavior.* — 1992. — V. 5. — P. 531-535.

Polak, M. Competition for landmark territories among male *Polistes canadensis* (L.) (Hymenoptera: Vespidae): large-size advantage and alternative mate-acquisition tactics / M. Polak // *Behavioral Ecology.* — 1993a. — V. 4. — P. 325-331.

Polak, M. Landmark territoriality in the Neotropical paper wasps *Polistes canadensis* (L.) and *P. carnifex* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). / M. Polak // *Ethology.* — 1993b. — V. 95. — P. 278-290.

Post, D. C. Alarm response to venom by the social wasps *Polistes exclamans* and *P. fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, H. A. Downing, R. L. Jeanne // *J. Chem. Ecol.* — 1984a. — V. 10. — P. 1425-1433.

Post, D. C. Colony defense against ants by *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Wisconsin / D. C. Post, R. L. Jeanne // *J. Kansas Entomol. Soc.* — 1981. — V. 54. — P. 599-615.

Post, D. C. Sternal glands in three species of male social wasps of the genus *Mischocyttarus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // *Journal of the New York Entomological Society.* — 1982a. — V. 90. — P. 8-15.

Post, D. C. Recognition of former nestmates during colony founding by the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // *Behavioral Ecology and Sociobiology.* — 1982b. — V. 11. — P. 283-285.

- Post, D. C. Male reproductive behaviour of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // Zeitschrift für Tierpsychologie. — 1983a. — V. 62. — P. 157-171.
- Post, D. C. Relatedness and mate selection in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // Animal Behaviour. — 1983b. — V. 31. — P. 1260-1261.
- Post, D. C. Sternal glands in males of six species of *Polistes* (*Fuscopolistes*) (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // Journal of the Kansas Entomological Society. — 1983c. — V. 56. — P. 32-39.
- Post, D. C. Venom: source of a sex pheromone in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). / D. C. Post, R. L. Jeanne // J. Chem. Ecol. — 1983d. — V. 9. — P. 259-266.
- Post, D. C. Recognition of conspecifics and sex by territorial males of the social wasp *Polistes fuscatus* / D. C. Post, R. L. Jeanne // Behaviour. — 1984a. — V. 91. — P. 78-92.
- Post, D. C. Venom as an interspecific sex pheromone, and species recognition by a cuticular pheromone in paper wasps (*Polistes*, Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, R. L. Jeanne // Physiological Entomology. — 1984b. — V. 9. — P. 65-75.
- Post, D. C. Sex pheromone in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): effect of age, caste and mating / D. C. Post, R. L. Jeanne // Insectes Soc. — 1985. — V. 32. — P. 70-77.
- Post, D. C. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus* / D. C. Post, R. L. Jeanne, H. E. Erickson // Interindividual Behavior Variability in Social Insects / Ed. R. L. Jeanne. — Boulder: Westview, 1988. — P. 283-321.
- Post, D. C. Identification of ant repellent allomone produced by social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / D. C. Post, M. A. Mohamed, H. C. Coppel, R. L. Jeanne // J. Chem. Ecol. — 1984b. — V. 10. — P. 1799-1807.
- Pratte, M. Mobilité des fondatrices de *Polistes gallicus* / M. Pratte // Ecologie des Insectes Sociaux / Cherix D. (ed). — Lausanne, 1980. — P. 133-140.
- Pratte, M. Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) / M. Pratte, R. L. Jeanne // Z. Tierpsychol. — 1984. — V. 66. — P. 177-188.
- Prudic, K. L. Developmental Plasticity in Sexual Roles of Butterfly Species Drives Mutual Sexual Ornamentation / K. L. Prudic, C. Jeon, H. Cao, A. Monteiro // Science. — 2011. — V. 331. — P. 73-75.
- Queller, D. C. Queen number and genetic relatedness in a neotropical wasp, *Polybia occidentalis* / D. C. Queller, J. Negrón-Sotomayor, J. E. Strassmann, C. R. Hughes // Behavioral Ecology. — 1993a. — V. 4. — P. 7-13.
- Queller, D. C. Reproductive success and group nesting in the paper wasp *Polistes annularis*. / D. C. Queller, J. E. Strassmann // Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems / T. H. Clutton-Brock (ed.). — University of Chicago Press, 1988a. — P. 76-96.
- Queller, D. C. Genetic relatedness in colonies of tropical wasps with multiple queens / D. C. Queller, J. E. Strassmann, C. R. Hughes // Science. — 1988b. — V. 242. — P. 1155-1157.
- Rajakumar, R. Ancestral developmental potential facilitates parallel evolution in ants / R. Rajakumar, D. San Mauro, M. B. Dijkstra, M. H. Huang, D. E. Wheeler, F. Hiou-Tim, A. Khila, M. Cournoyea, E. Abouheif // Science. — 2012. — V. 335. — P.

79-82.

Ramasco J. J. Self-organization of collaboration networks / J. J. Ramasco, S. N. Dorogovtsev, R. Pastor-Satorras // *Phys. Rev. E.* — 2004. — V. 70, №3. — Режим доступа: <http://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.70.036106>

Ratnieks, F. L. W. Task partitioning in insect societies / F. L. W. Ratnieks, C. Anderson // *Insectes Soc.* — 1999. — V. 46. — P. 95-108.

Reed, H. C. Observations of the life history and behavior of *Elasmus polistis* Burks (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eulophida) / H. C. Reed, S. B. Vinson // *Journ. Kansas Entomol. soc.* — 1979. — V. 52. — P. 247-257.

Reeve, H. K. *Polistes* / H. K. Reeve // *The Social Biology of Wasps* / Eds. K.G. Ross, R.W. Matthews. — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 99-148.

Reeve, H. K. Colony activity integration in primitively eusocial wasps: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae) / H. K. Reeve, G. J. Gamboa // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1983. — V. 13. — P. 63-74.

Reeve, H. K. Queen regulation of worker foraging in paper wasps: a social feedback control system (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera; Vespidae) / H. K. Reeve, G. J. Gamboa // *Behaviour.* — 1987. — V. 102. — P. 147-167.

Reeve, H. K. Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew / H. K. Reeve, F. L. W. Ratnieks // *Queen number and sociality in insects* / L. Keller (ed.). — Oxford University Press, 1993. — P. 45-85.

Rettenmeyer, C. W. Comparative foraging by neotropical army ants / C. W. Rettenmeyer, R. Chadab-Crepet, M. G. Naumann, L. Morales // *Proc. 1st Int. Symp. Int. Union Study Soc. Insects.* — 1983. — P. 59-75.

Reznik, S. Ya. Host population density influence on host acceptance in *Trichogramma* / S. Ya. Reznik, T. Ya. Umarova // *Entomologia Experimentalis et Applicata.* — 1991. — V. 58. — P. 49-54.

Richards, O. W. The biology of some W. African social wasps (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) / O. W. Richards // *Memorie della Società Entomologica Italiana.* — 1969. — V. 48. — P. 79-93.

Richards, O. W. The biology of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae) / O. W. Richards // *Biological Reviews (Cambridge).* — 1971. — V. 46. — P. 483-528.

Richards, O. W. *The Social Wasps of the Americas, Excluding the Vespinae.* / Owain Westmacott Richards. — London: British Museum (Natural History), 1978. — 580 p.

Richards, O. W. A revision of the genus *Belonogaster* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae) / O. W. Richards // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol. Ser.* — 1982. — V. 44. — P. 31-114.

Richards, O. W. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera Vespidae) / O. W. Richards, M. J. Richards // *Trans. R. Ent. Soc. London.* — 1951. — V. 102. — P. 1-170.

Robinson, G. E. Regulation of division of labor in insect societies / G. E. Robinson // *Annual Review Entomology.* — 1992. — V. 37. — P. 637-665.

Rocha, A. A. da Foraging activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, at an area in the region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil / A. A. da Rocha, E. Giannotti // *Sociobiology.* — 2007. — V. 50. — P. 813-831.

Rocha, A. A. da Resources taken to the nest by *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, in a region of the

Medio Sao Francisco River, Bahia, Brazil / A. A. da Rocha, E. Giannotti, C. C. Bichara-Filho // *Sociobiology*. — 2009. — V. 54, №2. — P. 439-456.

Rohwer, S. Status signaling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved / S. Rohwer, F. S. Rohwer // *Anim. Behav.* — 1978. — V. 26. — P. 1012-1022.

Röseler, P.-F. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps / P.-F. Röseler // *Experimental behavioral ecology* / Eds. B. Hölldobler, M. Lindauer. — Sunderland: Sinauer Associates, 1985. — P. 259-270.

Röseler, P.-F. Reproductive competition during colony establishment / P.-F. Röseler // *The social biology of wasps* / Eds. K.G. Ross, R.W. Matthews. — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 309-335.

Röseler, P.-F. Dominance of ovariectomized foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus* / P.-F. Röseler, I. Röseler // *Insectes Soc.* — 1989. — V. 36. — P. 219-234.

Röseler, P.-F. The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus* / P.-F. Röseler, I. Röseler, A. Strambi // *Insectes Soc.* — 1980. — V. 27. — P. 97-107.

Röseler, P. F. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus* / P.-F. Röseler, I. Röseler, A. Strambi // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 1985. — V. 18. — P. 9-13.

Röseler, P.-F. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) / P.-F. Röseler, I. Röseler, A. Strambi // *Monitore zool. ital. (N.S.)*. — 1986.- V. 20. — P. 283-290.

Röseler, P.-F. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus* / P.-F. Röseler, I. Röseler, A. Strambi, R. Augier // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1984. — V. 15. — P. 133-142.

Rosen, R. Life itself: a comprehensive inquiry onto the nature origin and fabrication of life / Rosen R. — New York: Columbia University Press, 1991. — 330 p.

Rosenberg, E. The hologenome theory of evolution contains Lamarckian aspects within a Darwinian framework / E. Rosenberg, G. Sharon, I. Zilber-Rosenberg // *Environmental Microbiology*. — 2009. — V. 11, №12. — P. 2959-2962.

Ross, K. G. Population genetic structure, relatedness, and breeding systems / K. G. Ross, J. M. Carpenter // *The social biology of wasps*. / Ross K.G., Matthews R.W. (eds). — Ithaca. New York: Cornell University Press, 1991. — P.451-479.

Ross, N. M. Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera: Vespidae) / N. M. Ross, G. J. Gamboa // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1981. — V. 9. — P. 163-165.

Ross, K. G. Reproductive plasticity in yellowjacket wasps: a polygynous, perennial colony of *Vespula maculifrons* / K. G. Ross, P. K. Visscher // *Psyche*. — 1983. — V. 90. — P. 179-191.

Rossi, A. M. Honey supplementation and its developmental consequences: evidence for food limitation in a paper wasp, *Polistes metricus* / A. M. Rossi, J. H. Hunt // *Ecol. Entomol.* — 1988. — V. 13. — P. 437-442.

Rowland, J. M. Two thresholds, three male forms result in facultative male trimorphism in beetles / J. M. Rowland, D. J. Emlen // *Science*. — 2009. — V. 323, N 5915. — P. 773-776.

Ruberson, J. R. Parasitization by *Edovum puttleri* (Hymenoptera: Eulopidae) in relation to host density in the field / J. R. Ruberson, M. J. Tauber, C. A. Tauber, B. Gollands // *Ecol. Entomol.* — 1991. — V. 16. — P. 81-89.

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 / L.Yu. Rusina // *Vestnik zoologii.* — 2003. — V. 37, №3. — P. 96.

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. — V. 20, №3. — P. 321-326.

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 // *Vestn. zool.* — 2005. — V. 39, №1. — P. 70.

Russina, L. Yu. Egg-laying and aggressive behaviour in three species of *Polistes* / L. Yu. Russina, O. A. Vishnyakova, E. N. Laricheva // *Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. СПб.* — 1993. — С. 103-109.

Ryan, R. E. Nestmate recognition between males and gynes of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) / R. E. Ryan, G. J. Gamboa // *Annals of the Entomological Society of America.* — 1986. — V. 79. — P. 572-575.

Sakagami S. F. Morphological caste differences in *Agelaia vicina*, the neotropical swarm-founding wasp with the largest colony size among social wasps (Hymenoptera, Vespidae) / S. F. Sakagami, R. Zucchi, S. Yamane, F. B. Noll, J. M. P. Camargo // *Sociobiology.* — 1996. — V. 28. — P. 207-223.

Salt, G. Competition among insect parasitoids. Mechanisms in biological competition / G. Salt // *Symposium of the Society for Experimental Biology.* — 1961. — V. 15. — P. 96-119.

Savoyard, J. L. The communicative meaning of body oscillations in the social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae) / J. L. Savoyard, G. J. Gamboa, D. L. D. Cummings, R. L. Foster // *Insectes Soc.* — 1998. — V. 45. — P. 215-230.

Scantlebury, M. Alternative reproductive tactics in male Cape ground squirrels *Xerus inauris* / M. Scantlebury, J. M. Waterman, N. C. Bennett // *Physiology and Behavior.* — 2008. — V. 94. — P. 359-367.

Schaffer, W. M. Order and chaos in ecological systems / W. M. Schaffer // *Ecology.* — 1985. — V. 66, №1. — P. 93-106.

Schremmer, F. Beobachtungen zur Biologie von *Apoica pallida* (Olivier, 1791), einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymenoptera, Vespidae) / F. Schremmer // *Insectes Soc.* — 1972. — V. 19. — P. 343-357.

Seeley, T. D. *The Wisdom of the Hive.* / T. D. Seeley. — Harvard University Press, Cambridge, MA, 1995. — 295 p.

Seeley T. D. Thoughts on information and integration in honey bee colonies / T. D. Seeley // *Apidologie.* — 1998. — V. 29. — P. 67-80.

Seeley, T. D. Regulation of temperature in the nests of social insects / T. D. Seeley, B. Heinrich // *Insect Thermorégulation* / B. Heinrich (ed.). — New York: Wiley, 1981. — P. 159-234.

Seeley, T. D. Stop Signals Provide Cross Inhibition in Collective Decision-Making by Honeybee Swarms / T. D. Seeley, P. K. Visscher, T. Schlegel, P. M. Hogan, N. R. Franks, J. A. R. Marshall // *Science.* — 2012. — V. 335. — P. 108-111.

Seppä, P. Reproduction in foundress associations of the social wasp, *Polistes carolina*: conventions, competition, and skew / P. Seppä, D. C. Queller, J. E. Strassmann // *Behav. Ecol.* — 2002. — V. 13. — P. 531-542.

Sharon, G. Commensal bacteria play a role in mating preference of *Drosophila melanogaster* / Gil Sharon, Daniel Segal, John M. Ringo, Abraham Hefetz, Ilana Zilber-Rosenberg, Eugene Rosenberg // *Proc Natl Acad Sci USA.* — 2010. — Vol 46, №107. — P. 20051–20056.

Sheehan, M. J. Evolution of identity signals: Frequency-dependent benefits of distinctive phenotypes used for individual recognition / M. J. Sheehan, E. A. Tibbetts // *Evolution.* — 2009. — V. 63. — P. 3106-3113.

Sheehan, M. J. Selection for individual recognition and the evolution of polymorphic identity signals in *Polistes* paper wasps / M. J. Sheehan, E. A. Tibbetts // *Journal of Evolution Biology.* — 2010. — V. 23. — P. 570-577.

Sheehan, M. J. Specialized face learning is associated with individual recognition in paper wasps / M. J. Sheehan, E. A. Tibbetts // *Science.* — 2011a. — V. 334. — P. 1272-1275.

Sheehan, M. J. A. Condition-dependence and the origins of elevated fluctuating asymmetry in quality signals / M. J. Sheehan, E. A. Tibbetts // *Behavioral Ecology.* — 2011b. — V. 22. — P. 1166-1172.

Shellman, J. S. Nestmate discrimination in social wasps: the role of exposure to nest and nestmates (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae) / J. S. Shellman, G. J. Gamboa // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1982. — V. 11. — P. 51-53.

Shellman-Reeve, J. S. Male social wasps (*Polistes fuscatus*) recognize their male nestmates / J. S. Shellman-Reeve, G. J. Gamboa // *Animal Behaviour.* — 1985. — V. 33. — P. 331-332.

Shilpa, M.C. Nestmateship and body size do not influence mate choice in males and females: a laboratory study of a primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* / M. C. Shilpa, R. Sen, R. Gadagkar // *Behav Processes.* — 2010. — V. 85, №1. — P.42-46.

Shima, S. N. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistine wasps IV: *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae) / S. N. Shima, F. B. Noll, R. Zucchi, S. Yamane // *J. Hym. Res.* — 1998. — V. 7. — P. 280-295.

Shima, S. N. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistine wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini) / S. N. Shima, F. B. Noll, R. Zucchi // *Sociobiology.* — 2000. — V. 36. — P. 41-52.

Shorter, J. R. The effect of juvenile hormone on temporal polyethism in the paper wasp *Polistes dominulus* / J. R. Shorter, E. A. Tibbetts // *Insectes Sociaux.* — 2009. — V. 56. — P. 7-13.

Sinevro, B. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies / B. Sinevro, C. V. Lively // *Nature.* — 1996. — V. 380. — P. 240-243.

Sinervo, B. Morphs, dispersal, genetic similarity and the evolution of cooperation / B. Sinervo, J. Clobert // *Science.* — 2003. — V. 300. — P. 1949-1951.

Singer, T. L. Social wasps use nest paper hydrocarbons for nestmate recognition / T. L. Singer, K. E. Espelie // *Animal Behaviour.* — 1992. — V. 44. — P. 63-68.

Singer, T. L. Discriminant analysis of cuticular hydrocarbons of social wasp *Polistes exclamans* Viereck and surface hydrocarbons of its nest paper and pedicel / T. L.

Singer, M. A. Camann, K. E. Espelie // *Journal of Chemical Ecology*. — 1992a. — V. 18 — P. 785-797.

Singer, T. L. Ultrastructural and chemical examination of paper and pedicel from laboratory and field nests of the social wasp *Polistes métricas* Say / T. L. Singer, K. E. Espelie, D. S. Himmelsbach // *Journal of Chemical Ecology*. — 1992b. — V. 18. — P. 77-86.

Sivinski, J. M. Mate choice and species isolation in swarming insects / J. M. Sivinski, E. Petersson // *Mating Systems in Insects and Arachnids* / Choe J.C., Crespi B.J. (eds). — Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1997. — P. 294-309.

Sledge, M. F. Venom induces alarm behaviour in the social wasp *Polybioides raphigastra* (Hymenoptera: Vespidae): an investigation of alarm behaviour, venom volatiles and sting autotomy / M. F. Sledge, F. R. Dani, A. Fortunate, U. Maschwitz, S. R. Clarke, E. Francescato, R. Hashim, E. D. Morgan, G. R. Jones, S. Turillazzi // *Physiol. Entomol.* — 1999. — V. 24. — P. 234-239.

Smith, A. R. Correlated evolution of colony defense and social structure: a comparative analysis in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae) / A. R. Smith, S. O'Donnell, R. L. Jeanne // *EV. Ecol. Res.* — 2001. — V. 3. — P. 331-344.

Smith, A. R. Evolution of swarm communication in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae) / A. R. Smith, S. O'Donnell, R. L. Jeanne // *Journal of Insect Behavior*. — 2002. — V. 15. — P. 751-764.

Sneppen, K. Evolution as a self-organized critical phenomenon / K. Sneppen, P. Bak, H. Flyvbjerg, M. H. Jensen // *Proc. Nat Acad. Sci. USA*. — 1995. — V. 92. — P. 5209-5213.

Sneppen, K. Coherent noise, scale invariance and intermittency in large systems / K. Sneppen, M. E. J. Newman // *Physica D*. — 1997. — V. 110, №3-4. — P. 209-222.

Solis C. R. Presence of brood affects caste differentiation in the social wasp, *Polistes exclamans* Viereck (Hymenoptera: Vespidae) / C. R. Solis, J. E. Strassmann // *Functional Ecology*. — 1990. — V. 4. — P. 531-541.

Solomon, M. E. The natural control of animal populations / M. E. Solomon // *J. Anim. Ecol.* — 1949. — V. 18, №1. — P. 1-35.

Sonnentag, P. J. Initiation of absconding-swarm emigration in the social wasp *Polybia occidentalis* / P. J. Sonnentag, R. L. Jeanne // *J. Insect Sci.* — 2009. — V. 9, №11. — P. 1-11.

Sornette, D. Linear stochastic dynamics with nonlinear fractal properties / D. Sornette // *Physica A*. — 1998. — V. 250, №1-4. — P. 295-314.

Spradbery, J. P. The European wasp, *Paravespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae) in Tasmania, Australia. / J. P. Spradbery // *Proc. 7th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*. — 1973a. — P. 375-380.

Spradbery, J. P. Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps / J. P. Spradbery. — Seattle: University of Washington Press, 1973b. — 408 p.

Spradbery, J. P. Evolution of queen number and queen control / J. P. Spradbery // *The social biology of wasps* // K. G. Ross and R. W. Matthews (eds.). — Comstock, Ithaca, 1991. — P. 336-388.

Stubblefield, J. W. Sexual dimorphism in the Hymenoptera / J. W. Stubblefield, J. Seger // *The Differences Between the Sexes* // R. V. Short, E. Balaban (eds). — Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1994. — P. 77-103.

Starr, C. K. Nest reutilization by *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) and possible limitation of multiple foundress associations by parasitoids / Starr C. K. // J. Kansas Entomol. Soc. — 1976. — V. 49. — P. 142-144.

Starr, C. K. Nest reutilization in North American *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae): two possible selective factors / Starr C. K. // J. Kansas Ent. Soc. — 1978. — V. 51, №3. — P. 394-397.

Starr, C. K. A simple pain scale for field comparison of hymenopteran stings / Starr C. K. // J. Entomol. Sci. — 1985a. — V. 20. — P. 225-232.

Starr, C. K. Enabling mechanisms in the origin of sociality in the Hymenoptera — the sting's the thing / Starr C. K. // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 1985b. — V. 78. — P. 836-840.

Starr, C. K. In reply, is the sting the thing? / Starr C. K. // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 1989. — V. 82. — P. 6-8.

Starr, C. K. Holding the fort: colony defense in some primitively social wasps / Starr C. K. // Insect Defenses, Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators / D. L. Evans, J. O. Schmidt (eds). — New York: State University of New York Press, 1990. — 421-463.

Starr, C. K. The nest as the locus of social life / Starr C. K. // The Social biology of wasps / Ross K. G., Matthews R. W. (eds). — Ithaca. New York: Cornell University Press, 1991. — 520-539.

Stearns, S. C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity / S. C. Stearns // BioScience. — 1989. — V. 39. — P. 436-445.

Strambi, A. Physiological aspects of caste differentiation in social wasps / A. Strambi // Caste Differentiation in Social Insects / J. A. L. Watson, B. M. Okot-Kotber, C. Noirot (eds.). — Pergamon, Oxford. — 1985. — P. 371-384.

Strambi, C. Protein level in the haemolymph of the wasp *Polistes gallicus* L. at the beginning of imaginal life and during overwintering. Action of the strepsiterian parasite *Xenox vesparum* Rossi / C. Strambi, A. Strambi, R. Augier // Experientia. — 1982. — V. 38. — P. 1189-1190.

Strassmann, J. E. Honey caches help female paper wasp (*Polistes annularis*) survive Texas winters / J. E. Strassmann // Science. — 1979. — V. 204. — P. 207-209.

Strassmann, J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses / J. E. Strassmann // Florida Entomol. — 1981a. — V. 64. — P. 74-88.

Strassmann, J. E. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles / J. E. Strassmann // Behav. Ecol. Sociobiol. — 1981b. — V. 8. — P. 55-64.

Strassmann, J. E. Parasitoids, predators and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans* / J. E. Strassmann // Ecology. — 1981c. — V. 62. — P. 1225-1233.

Strassmann, J. E. Kin selection and satellite nests in *Polistes exclamans* / J. E. Strassmann // Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory / Eds R.D. Alexander, D.W. Tinkle. — New York: Chiron, 1981d. — P. 45-58.

Strassmann, J. E. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera, Vespidae) / J. E. Strassmann // J. Kansas Entomol. Soc. — 1983. — V. 56. — P. 621-634.

Strassmann, J. E. Female-biased sex ratios in social insects lacking morphological castes / J. E. Strassmann // Evolution. — 1984. — V. 38. — P. 256-266.

Strassmann, J. E. Worker mortality and the evolution of castes in the social wasp, *Polistes exclamans* / J. E. Strassmann // *Insectes Soc.* — 1985. — V. 32. — P. 275-285.

Strassmann, J. E. Early termination of brood rearing in the social wasp, *Polistas annularis* (Hymenoptera: Vespidae) / J. E. Strassmann // *Journal of the Kansas Entomological Society.* — 1989b. — V. 62. — P. 353-362.

Strassmann, J. E. The genetic structure of swarms and the timing of their production in the queen cycles of neotropical wasps / J. E. Strassmann, K. F. Goodnight, C. J. Klingler, D. C. Queller // *Mol. Ecol.* — 1998a. — V. 7. — P. 709-718.

Strassmann, J. E. The cost of queen loss in the social wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) / J. E. Strassmann, A. Fortunato, R. Cervo, S. Turillazzi, J. M. Damon, D. C. Queller // *Journal of the Kansas Entomological Society.* — 2004. — V. 77. — P. 343-355.

Strassmann, J. E. Latitudinal variation in protandry and protogyny in polistine wasps. / J. E. Strassmann, C. R. Hughes // *Monit. Zool. Ital. (N.S.).* — 1986. — V. 20. — P. 87-100.

Strassmann, J. E. Caste and sex differences in cold-hardiness in the social wasps *Polistes annularis* and *P. exclamans* (Hymenoptera: Vespidae) / J. E. Strassmann, R. E. Lee, R. R. Rojas, J. G. Baust // *Insectes Soc.* — 1984a. — V. 31. — P. 291-301

Strassmann, J. E. Behavioral castes in the social wasps, *Polistes exclamans* / J. E. Strassmann, D. C. Meyer, R. L. Matlock // *Sociobiology.* — 1984b. — V. 8. — P. 211-224.

Strassmann, J. E. Nest architecture and brood development times in the paper wasp *Polistes exclamans* (Hymenoptera, Vespidae) / J. E. Strassmann, M. C. F. Orgren // *Psyche.* — 1983. — V. 90. — P. 237-248.

Strassmann, J. E. Colony life history and demography of a swarm-founding social wasp / J. E. Strassmann, C. R. Solis, C. R. Hughes, K. F. Goodnight, D. C. Queller // *Behav. Ecol. Sociobiol.* — 1997a. — V. 40. — P. 71-77.

Strassmann, J. E. Predation and the evolution of sociality in the paper wasp *Polistes bellicosus* / J. E. Strassmann, D. C. Queller, C. R. Hughes // *Ecology.* — 1988. — V. 69. — P. 1497-1505.

Strassmann, J. E. Ecological determinants of social evolution / J. E. Strassmann, D. C. Queller // *The Genetics of Social Evolution* / Ed. M.D. Breed, R.E. Page. — Boulder: Westview, 1989. — P. 81-101.

Strassmann, J. E. Relatedness and queen number in the Neotropical wasp, *Parachartergus colobopterus* / J. E. Strassmann, D. C. Queller, C. R. Solis, C. R. Hughes // *Anim. Behav.* — 1991. — V. 42, №3. — 461-470.

Strassmann, J. E. Absence of withincolony kin discrimination in behavioural interactions of swarmfounding wasps / J. E. Strassmann, C. J. Klingler, E. Arevalo, F. Zacchi, A. Husain, J. Williams, P. Seppa., D. C. Queller // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* — 1997b. — V. 264. — P. 1565-1570.

Strassmann, J. E. The uncoupling of queen and new colony production in swarm-founding neotropical wasps / J. E. Strassmann, K. R. Goodnight, C. J. Klingler, D. C. Queller // *Molecular Ecology.* — 1998b. — 7. — P. 709-718.

Stuart, R. J. Lethal fighting among dimorphic males of the ant, *Cardiocondyla wroughtonii* / Stuart R. J., Francoeur A., Loiseau R. // *Naturwissenschaften.* — 1987. — V. 74. — P. 548-549.

Sullivan, J. D. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis* / J. D. Sullivan, J. E. Strassmann // *Behav. Ecol.*

Sociobiol. — 1984. — V. 15. — P. 249-256.

Suryanarayanan, S. A mechanical signal biases caste development in a social wasp / S. Suryanarayanan, J. C. Hermanson, R. L. Jeanne // *Current Biology*. — 2011. — V. 21, N 3. — P. 231-235.

Suzuki, T. Male production by foundresses of *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera: Vespidae) in the founding stage / T. Suzuki // *Kontyu*. — 1981b. — V. 49. — P. 519-520.

Suzuki, T. Mating and laying of female-producing eggs by orphaned workers of a paper wasp, *Polistes snelleni* (Hymenoptera: Vespidae) / T. Suzuki // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* — 1985. — V. 78. — P. 736-739.

Suzuki, T. Production schedules of males and reproductive females, investment sex ratios, and worker-queen conflict in paper wasps / T. Suzuki // *Amer. Nat.* — 1986. — V. 128. — P. 366-378.

Suzuki, Y. Evolution of a Polyphenism by Genetic Accommodation / Y. Suzuki, H. F. Nijhout // *Science*. — 2006. — V. 311. — P. 650-652.

Tamo, C. Odour-mediated long-range avoidance of interspecific competition by a solitary endoparasitoid: a time-saving foraging strategy / C. Tamo, L.-L. Roelfstra, S. Guillaume, T. C. J. Turlings // *J. Anim. Ecol.* — 2006. — V. 75, №5. — P. 1091-1099

Tannure-Nascimento, I. C. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera, Vespidae) / I. C. Tannure-Nascimento, F. S. Nascimento, R. Zucci // *Ethology, Ecology and Evolution*. — 2005. — V. 17. — P. 105-119.

Theraulaz, G. Self-organization of hierarchies in animal societies: the case of the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* (Christ) / G. Theraulaz, E. Bonabeau, J.-L. Deneubourg // *J. Theor. Biol.* — 1995. — V. 174. — P. 313-323.

Thornhill, R. The evolution of insect mating systems / R. Thornhill, J. Alcock. — Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1983. — 547 p.

Tibbetts, E. A. Visual signals of individual identity in the paper wasp *Polistes fuscatus* / E. A. Tibbetts // *Proceedings of the Royal Society London B*. — 2002. — V. 269. — P. 1423-1428.

Tibbetts, E. A. Complex social behavior can select for variable visual features: a case study in *Polistes* wasps / E. A. Tibbetts // *Proceedings of the Royal Society London B*. 2004. — V. 271. — P. 1955-1960.

Tibbetts, E. A. Badges of status in worker and gyne *Polistes dominulus* wasps / E. A. Tibbetts // *Annales Zoologici Fennici*. — 2006. — V. 43. — P. 575-582.

Tibbetts, E. A. The condition dependence and heritability of signaling and nonsignal color traits in a paper wasp / E. A. Tibbetts // *American Naturalist*. — 2010. — V. 175. — P. 495-503.

Tibbetts, E. A. Rearing conditions influence quality signals but not individual identity signals in *Polistes* wasps / E. A. Tibbetts, T. R. Curtis // *Behavioral Ecology*. — 2007. — V. 18. — P. 602-607.

Tibbetts, E. A. A socially enforced signal of quality in paper wasp / E. A. Tibbetts, J. Dale // *Nature*. — 2004. — V. 432. — P. 218-222.

Tibbetts, E. A. Individual recognition: it is good to be different / E. A. Tibbetts, J. Dale // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2007. — V. 22. — P. 529-537.

Tibbetts, E. A. The challenge hypothesis in an insect: Juvenile hormone mediates reproductive conflict following queen loss in *Polistes* wasps / E. A. Tibbetts, Z. Y. Huang // *American Naturalist*. — 2010. — V. 176. — P. 123-130.

Tibbetts, E. A. Endocrine mediated phenotypic plasticity: condition-dependent

effects of juvenile hormone on dominance and fertility of wasp queens / E. A. Tibbetts, M. Izzo // *Hormones and Behavior*. — 2009. — V. 56. — P. 527-531.

Tibbetts, E. A. Social punishment of dishonest signalers caused by mismatch of signal and behavior / E. A. Tibbetts, M. Izzo // *Current Biology*. — 2010. — V. 20. — P. 1637-1640.

Tibbetts, E. A. Behavioral and physiological factors associated with juvenile hormone in *Polistes* wasp foundresses / E. A. Tibbetts, M. Izzo, Z. Y. Huang // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 2011a. — V. 65. — P. 1123-1131.

Tibbetts, E. A. Juvenile hormone titer and advertised quality are associated with timing of early spring activity in *Polistes dominulus* foundresses / E. A. Tibbetts, M. Izzo, R. Tinghitella // *Insectes Sociaux*. — 2011b. — V. 4. — P. 473-478.

Tibbetts, E. A. Reproductive plasticity in *Polistes* paper wasp workers and the evolutionary origins of sociality / E. A. Tibbetts, S. Levy, K. Donajkowski // *Journal of Insect Physiology*. — 2011c. — V. 57. — P. 995-999.

Tibbetts, E. A. Visual signals of status and rival assessment in *Polistes dominulus* paper wasps / E. A. Tibbetts, R. Lindsay // *Biology Letters*. — 2008. — V. 4, №3. — P. 237-239.

Tibbetts, E. A. Aggression and resource sharing among foundresses in the social wasp *Polistes dominulus*: testing transactional theories of conflict / E. A. Tibbetts, H. K. Reeve // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 2000. — V. 48. — P. 344-352.

Tibbetts, E. A. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: Increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns / E. A. Tibbetts, H. K. Reeve // *Behavioral Ecology*. — 2003. — V. 14. — P. 510-514.

Tibbetts, E. A. Two experimental tests of the relationship between group stability and aggressive conflict in *Polistes* wasps / E. A. Tibbetts, H. K. Reeve // *Naturwissenschaften*. — 2008. — V. 95, №5. — P. 383-389.

Tibbetts, E. A. Facial patterns are a conventional signal of agonistic ability in *Polistes exclamans* paper wasps / E. A. Tibbetts, M. J. Sheehan // *Ethology*. — 2011. — V. 117. — P. 1138-1146.

Tibbetts, E. A. The effect of juvenile hormone on *Polistes* wasp fertility varies with cooperative behavior / E. A. Tibbetts, M. J. Sheehan // *Hormones and Behavior*. — 2012. — V. 61. — P. 559-564.

Tibbetts, E. A. A testable definition of individual recognition / E. A. Tibbetts, M. J. Sheehan, J. Dale // *Trends in Ecology and Evolution*. — 2008. — V. 23. — P. 356.

Tibbetts, E. A. How do fighting ability and nest value influence usurpation contests in *Polistes* wasps? / E. A. Tibbetts, J. R. Shorter // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 2009. — V. 63. — P. 1377-1385.

Tibbetts, E. A. Geographic variation in the status signals of *Polistes dominulus* paper wasps / E. A. Tibbetts, O. Skaldina, V. Zhao, A. L. Toth, M. Skaldin, L. Beani, J. Dale // *PlosOne*. — 2011. — V. 6, №8. — Режим доступа: <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0028173>

Tindo, M. Abdominal vibrations in a primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae) / M. Tindo, E. Francescato, A. Dejean // *Sociobiology*. — 1997. — V. 29. — P. 255-261.

Togni, O. C. Nest defence behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) / O. C. Togni, E. Giannotti // *Sociobiol.* — 2007. — V. 50. — P. 1-20.

Togni, O. C. Nest defence behavior against ant attacks in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae) / O. C. Togni, E. Giannotti // Acta. Ethol. — 2008. — V. 11. — P. 43-54.

Torres, V. O. Colony cycle of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikan (Hymenoptera, Vespidae) / V. O. Torres, T. S. Montagna, W. D. Fernandes, W. F. Antonialli-Junior // Rev. bras. Ent. — 2011. — V. 55. — P. 247-252.

Trivers, R. L. Haplodiploidy and the evolution of the social insects / R. L. Trivers, H. Hare // Science. — 1976. — V. 191. — P. 249-263.

Tsuchida, K. Conflict over sex ratio and male production in paper wasps / K. Tsuchida, T. Suzuki // Ann. Zool. Fennici. — 2006. — V. 43. — P. 468-480.

Turchin, P. Complex population dynamics a theoretical/empirical synthesis / P. Turchin. — Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2003. — 450 p.

Turillazzi, S. Seasonal variation in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1980. — V. 14. — P. 63-75.

Turillazzi, S. Patrolling behaviour in males of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) and *P. mellyi* (Saussure) (Hymenoptera, Stenogastrinae) / S. Turillazzi // Accad. Naz. Lincei. Rendic. Classe Sci. Fis. Mat. Nat. — 1982. — V. 72. — P. 153-157.

Turillazzi, S. Extranidal behaviour of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) (Hymenoptera, Stenogastrinae) / S. Turillazzi // Z. Tierpsychol. — 1983. — V. 63. — P. 27-36.

Turillazzi, S. Stenogastrinae / S. Turillazzi // The Social Biology of Wasps / Eds. K.G. Ross, R.W. Matthews. — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 74-98.

Turillazzi, S. Nest usurpation and social parasitism in *Polistes* wasps: new acquisitions and current problems / S. Turillazzi // Biology and evolution of social insects / Ed. J. Billen. — Leuven Univ. Press, 1992. — P. 263-272.

Turillazzi, S. *Polistes* venom: a multifunctional secretion problems / S. Turillazzi // Ann. Zool. Fennici. — 2006. — V. 43. — P. 488-499.

Turillazzi, S. Mating behavior in the paper wasp *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi, L. Beani // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1985. — V. 19. — P. 169-170.

Turillazzi, S. Territorial behavior in males of *Polistes nimpha* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi, R. Cervo // Z. Tierpsychol. — 1982. — V. 58. — P. 174-180.

Turillazzi, S. Patrolling behaviour and related secretory structures in the males of some stenogastrine wasps (Hymenoptera Vespidae) / S. Turillazzi, E. Francescato // Insectes Soc. — 1990. — V. 37. — P. 146-157.

Turillazzi, S. Reproductive capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi, M. T. Marino-Piziolli, L. Hervatin, L. Pardi // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1982. — V. 16. — P. 75-88.

Turillazzi, S. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi, L. Pardi // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1977. — V. 11. — P. 101-112.

Turillazzi, S. Rubbing behavior in some European *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) / S. Turillazzi, A. Ugolini // Monit. Zool. Ital. (N. S.). — 1979. — V. 13. — P. 129-142.

Varela, F. J. Principles of Biological Autonomy / F. J. Varela // N.Y.: North Holland, 1979. — V. 2. — 306 p.

Varela, F. Autopoiesis, the organisation of living systems, its characterization and a model / F. Varela, H. Maturana, R. Uribe // *Biosystems*. — 1974. — V. 5. — P. 187-196.

Varela, F. The embodied mind: cognitive science and human experience / F. Varela, E. Thompson, E. Rosch. — Cambridge, MA: MIT Press, 1991. — 328 p.

Vecht, J. van der. The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas (Hymenoptera, Vespidae) / Vecht J. van der // *Zool. Verhand. (Leiden)*. — 1957. — V. 34. — P. 1-83.

Veith, H. J. Identifizierung von cis-9-Pentacosen als Auslöser für das Warmen der Brut bei der Hornisse / H. J. Veith, N. Koeniger // *Naturwissenschaften*. — 1978. — V. 65. — P. 263.

Vercken, E. Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard / E. Vercken, M. Massot, B. Sinervo, J. Clobert // *J. EV. Biol.* — 2007. — V. 20. — P. 221-232.

Vesey-Fitzgerald, D. Social wasps (Hym. Vespidae) from Trinidad, with a note on the genus *Trypoxylon* Latreille / D. Vesey-Fitzgerald // *Trans. R. Entomol. Soc. London*. — 1938. — V. 87. — P. 181-191.

Waddington, C. H. Genetic assimilation / C. H. Waddington // *Advances in Genetics*. — 1961. — V. 10. — P. 257-290.

Wall, R. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus* / R. Wall, M. Begon // *Oikos*. — 1987. — V. 49, №1. — P. 15-27.

Weiner, S. A. Epigenetics in social insects: a new direction for understanding the evolution of castes / S. A. Weiner, A. L. Toth // *Genetics Research International*. — 2012. — P. 1-11.

Wenzel, J. W. Male reproductive behavior and mandibular glands in *Polistes major* (Hymenoptera: Vespidae) / J. W. Wenzel // *Insectes Soc.* — 1987a. — V. 34. — P. 44-57.

Wenzel, J. W. Evolution of nest architecture / J. W. Wenzel // *The social biology of wasps* / Ross K. G., Matthews R. W. (eds). — New York: Cornell University Press, 1991. — P. 480-519.

Wenzel, J. W. Extreme queen-worker dimorphism in *Ropalidia ignobilis*, a small-colony wasp (Hymenoptera: Vespidae) / J. W. Wenzel // *Insectes Sociaux*. — 1992. — V. 39. — P. 31-43.

Wenzel, J. W. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation / J. W. Wenzel, J. M. Carpenter // *Phylogenetics and Ecology* / P. Eggleton, Vane-Wright R.I. (eds). — London: Academic Press, 1994. — P.79-101.

West, M. J. Foundress associations in polistine wasps dominance hierarchies and the evolution of social behavior / West M. J. // *Science*. — 1967. — V. 157. — P. 1584-1585.

West-Eberhard, M. J. The social biology of polistine wasps / M. J. West-Eberhard // *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan*. — 1969. — V. 140. — P. 1-101.

West-Eberhard, M. J. The establishment of reproductive dominance in social wasp colonies / M. J. West-Eberhard // *Proc. 8th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*. — 1977. — P. 223-227.

West-Eberhard, M. J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps / M. J. West-Eberhard // *J. Kansas Entomol. Soc.* — 1978a. — V. 51. — P. 832-856.

West-Eberhard, M. J. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: non-reproductive

helpers without altruism? / M. J. West-Eberhard // *Science*. — 1978b. — V. 200. — P. 441-443.

West-Eberhard, M. J. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini) / M. J. West-Eberhard // *Social Insects in the Tropics* / Ed. P. Jaisson. — Paris: Universite de Paris-Nord, 1982. — V. 1. — P. 97-128.

West-Eberhard, M. J. Sexual selection, social competition, and speciation / M. J. West-Eberhard // *Quart. Rev. Biol.* — 1983. — V. 58, №2. — P. 155-183.

West-Eberhard, M. J. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp / M. J. West-Eberhard // *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*. — 1986a. — V. 20. — P. 263-281.

West-Eberhard, M. J. Alternative adaptations, speciation and phylogeny (A review) / M. J. West-Eberhard // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. — 1986b. — V. 83. — P. 1388-1392.

West-Eberhard, M. J. Flexible strategy and social evolution / M. J. West-Eberhard // *Animal Societies: Theories and Facts* / Y. Ito, J. L. Brown, and J. Kikkawa (eds.). — Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1987a. — P. 35-51.

West-Eberhard, M. J. Observations of *Xenorhynchium nitidulum* (Fabricius) (Hymenoptera, Eumeninae), a primitively social wasp / M. J. West-Eberhard // *Psyche*. — 1987b. — V. 94. №3-4. — P. 317-323.

West-Eberhard, M. J. The epigenetic origins of insect sociality / M. J. West-Eberhard // *Chemistry and biology of social insects* // J. Eder, H. Rembold (ed.). — Munchen: Verlag J. Peperny, 1987c. — P. 369-372.

West-Eberhard, M. J. Scent-trail diversion, a novel defence against ants by tropical social wasps / M. J. West-Eberhard // *Biotropica*. — 1989a. — V. 21. №3. — P. 280-281.

West-Eberhard, M. J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity / M. J. West-Eberhard // *Ann. Rev. Ecol. System.* — 1989b. — V. 20. — P. 249-278.

West-Eberhard, M. J. Developmental plasticity and evolution / M. J. West-Eberhard. — Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. — 794 p.

West-Eberhard, M. J. Behavior of the primitively social wasp *Montezumia cortesioides* Willink (Vespidae, Eumeninae) and the origins of vespid sociality / M. J. West-Eberhard // *Ethol. Ecol. EV.* — 2005. — V. 17, №3. — 201-215.

West-Eberhard, M. J. Familia Vespidae / M. J. West-Eberhard, J. M. Carpenter, P. E. Hanson // *Memoirs of the American Entomological Institute Gainesville*. — 2006. — 77. — P. 617-644.

Wilier, D. E. Multiple foundress associations and nest switching among females of *Polistes exclamans* (Hymenoptera: Vespidae) / D. E. Wilier., H. R. Hermann // *Sociobiology*. — 1989. — V. 16. — P. 197-216.

Wilson, D. S. Reviving the superorganism / D. S. Wilson, E. Sober // *J. Theor. Biol.* — 1989. — V. 136. — P. 337-356.

Wilson, E. O. *The Insect societies* / E.O. Wilson. — Cambridge: Mass., 1971. — 548 p.

Wilson E.O. *Sociobiology. The new synthesis* / E.O. Wilson. — Cambridge: Harvard Univ. press, 1975. — 520 p.

Windsor, D. M. Birds as predators on the brood of *Polybia* wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a Costa Rican deciduous forest / D. M. Windsor // *Biotropica* 1976. — V. 8. — P. 111-116.

Wright, S. Isolation by distance / S. Wright // *Genetics*. — 1943. — V. 28. — P. 114-128.

Yamane, S. Discovery of a pleometrotic association in *Polistes chinensis* Perez (Hymenoptera: Vespidae) / S. Yamane // *Life Study*. — 1973. — V. 17. — P. 3-4.

Yamane, Sk. Ecological factors influencing the colony cycle of *Polistes* wasps / Sk. Yamane // *Natural history and evolution of paper-wasps* / Turillazzi S., West-Eberhard M.J. (eds). — Oxford: Oxford Univ. Press, 1996. — P. 75-97.

Yamane, So. The colony cycle of the Sumatran paper wasp *Ropalidia (Icariola) variegata jacobsoni* (Buysson), with reference to the possible occurrence of serial polygyny (Hymenoptera Vespidae) / So. Yamane // *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*. — 1986. — V. 20. — P. 135-161.

Yamane, So. Comb cutting in *Ropalidia plebeiana*: a new process of colony fission in social wasps (Hymenoptera: Vespidae) / So. Yamane, Y. Ito, J. P. Spradbery // *Insectes Soc.* — 1991. — V. 38. — P. 105-110.

Yamane, So. Bionomic comparison of *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) at two different localities in Hokkaido, northern Japan, with reference to its probable adaptation to cold climate / So. Yamane, T. Kawamichi // *Kontyu*. — 1975. — V. 43. — P. 214-232.

Yamane, So. Queen/worker size dimorphism in an Oriental polistine wasp, *Ropalidia montana* Carl (Hymenoptera: Vespidae) / So. Yamane, J. Kojima, Sk. Yamane // *Insectes Soc.* — 1983. — V. 30. — P. 416-422.

Yamauchi, K. Mating behaviour of dimorphic reproductives of the ponerine ant *Hypoponera nubatama* / K. Yamauchi, S. Oguchi, Y. Nakamura, H. Suetake, N. Kawanda, K. Kinomura // *Insectes Soc.* — 2001. — V. 48. — P. 83-87.

Yoshikawa, K. A polistine colony usurped by a foreign queen. Ecological studies of *Polistes* wasps, II / K. Yoshikawa // *Insectes Soc.* — 1955. — V. 2. — P. 255-260.

Yoshikawa, K. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. I. Scope of problems and consideration on the solitary stage / K. Yoshikawa // *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.* — 1962. — V. 15. — P. 3-27.

Yoshikawa, K. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. II. Superindividual stage. 1. Dominance order and territoriality / K. Yoshikawa // *Journ. Ecol. Osaka City Univ.* — 1963a. — V. 14. — P. 55-61.

Yoshikawa, K. Introductory studies on the life economy of polistine wasps. II. Superindividual stage. 2. Division of labor among workers / K. Yoshikawa // *Jap. Journ. Ecol.* — 1963b. — V. 13. — P. 53-57.

Zanette, L. R. S. Cues, concessions, and inheritance: dominance hierarchies in the paper wasp *Polistes dominulus* / L. R. S. Zanette, J. Field // *Behav. Ecol.* — 2009. — V. 20. — P. 773-780.

Zilber-Rosenberg, I. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution / I. Zilber-Rosenberg, E. Rosenberg // *FEMS Microbiol Rev.* — 2008. — V. 32. — P. 723-735.

Zucchi, R. *Agelaia vicina*, a swarm-founding polistine with the largest colony size among wasps and bees (Hymenoptera: Vespidae) / R. Zucchi, S. F. Sakagami, F. B. Noll, M. R. Mechi, S. Mateus, M. V. Baio // *Journal of the New York Entomological Society*. — 1995. — V. 103, №2. — 129-137.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А.

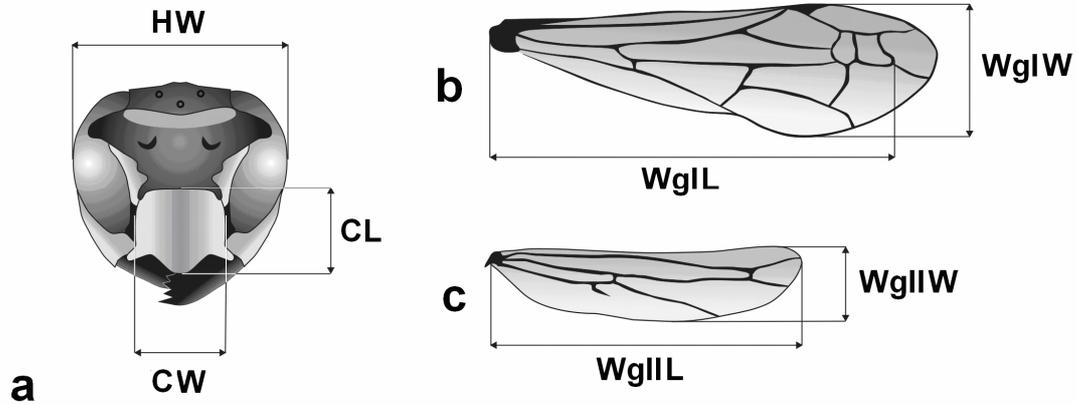


Рисунок А 1 – Схема измерений головы и крыльев *Polistes dominula* (Christ).
 а – голова, б – переднее крыло, с – заднее крыло. HW – максимальная ширина головы,
 WgIL, WgIW, WgIIL, WgIIW – длина и ширина 1-й и 2-й пары крыльев
 соответственно.

Приложение Б.

Таблица Б.1 – Состав полиэтических групп рабочих *P. dominula* до (1) и после (2) экспериментального повышения плотности гнездования [по: Русина и др., 2011]

Полиэтические группы	Встречаемость рабочих, в %			
	семья № 80		семья № 53	
	1	2	1	2
Строители	11.54	42.87	8.33	29.63
Охотники	23.08	10.71	16.67	14.81
Фуражиры без предпочтений	46.15	28.57	33.33	25.93
Нектароносы	15.38	10.71	25	18.52
Водоносы	3.85	3.57	4.17	7.41
Внутригнездовые рабочие	0	3.57	12.5	3.70
Всего рабочих	26	28	24	27

Таблица Б.2 – Структура поселений *Polistes gallicus* в 2007 году из Херсонской, Луганской областей Украины и Краснодарского края России [по: Русина, 2011в]

Выборки гнезд	Типы гнезд и семей (%)						N
	1	2	3	4	5	6	
Херсонская область							
Черноморский биосферный заповедник	12.3	0	0	11.54	23.08	23.08	26
Окрестности Херсона	80	0	20 ¹	0	0	0	5
Луганская область							
Окрестности Луганска, старопашье	6.45	3.23 ¹	61.29 ^{1e}	12.9	9.68	6.45	31
Окрестности Луганска, балка Калмыцкий яр	14.28	0	28.57 ¹	0	14.28	42.87	7
Окрестности Луганска, балка Плоская	46.15	0	7.69 ¹	0	23.08	23.08	13
Краснодарский край							
Карabetова гора	66.67	0	0	0	33.33	0	3
Мыс Тузла	57.14	0	42.86 ¹	0	0	0	7
Урочище Дубовый рынок	7.69	15.38 ¹	65.39 ¹	7.69	3.85	0	26
Станица Голубицкая Темрюкского района	20	8 ^e	64 ^e	4	4	0	25
Побережье Азовского моря	21.43	21.43 ¹	42.86 ¹	7.14	0	7.14	14

Примечание. N – число гнезд. Типы семей: 1) успешная незараженная; 2) зараженная первой генерацией паразитоидов; 3) зараженная второй генерацией паразитоидов; 4) сиротская; 5) разоренная семья; 6) семья на вторичном гнезде. ¹ – семья заражена *Latibulus argiolus*; ^e – семья заражена *Elasmus schmitti*.

Таблица Б.3 – Коэффициент корреляции Спирмена (r_s) характера использования гнезд для выращивания личинок с широтой (N) и долготой (E) местности [по: Русина, 2011в]

Параметры	N	E	Параметры	N	E
Число ячеек	0.27**	0.31**	Число мекониев	0.28**	0.29**
Число ячеек с 1 меконием	0.32**	0.42***	Доля ячеек с 1 меконием	0.2*	0.36***
Число ячеек с 2 мекониями	0.16 NS	-0.01 NS	Доля ячеек с 2 мекониями	0.04 NS	-0.11 NS
Число ячеек с 3 мекониями	0.23*	0.03 NS	Доля ячеек с 3 мекониями	0.21*	0.01 NS
Эффективность использования ячеек гнезда	0.27**	0.21*	Доля незаполненных ячеек	-0.2 NS	-0.25*

Примечание. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Б.4 – Продуктивность семей *Polistes gallicus* из Херсонской области (1), Краснодарского края (2) и Луганской области (3) в 2007 г.

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

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Б.5 – Сравнение размеров семей *Polistes gallicus* (L.) из Херсонской и Луганской области в 2006 и 2009 гг. по критерию Манна-Уитни

Параметры	Окрестности Херсона, 2006 г. (N = 23)	Окрестности Луганска, 2006 г. (N = 16)	Окрестности Херсона, 2009 г. (N = 20)	Окрестности Луганска, 2009 г. (N = 56)
Размеры гнезда, в ячейх	131 [67; 166] [23; 375]	175.5 [148.5; 240.5] [143; 367]*	121 [56.5; 163] [23; 214]	151 [126; 216] [30; 376]
Число ячеек с 1 меконием	61 [42; 91] [7; 191]	74.5 [62; 116] [55; 134]	68 [43.5; 96] [7; 168]	62 [55; 102] [24; 134]
Число ячеек с 2 мекониями	12 [5; 19][1; 84]	13,5 [5; 17][7.7; 20.5]	12.5 [6.5; 18][1; 56]	12 [6; 23] [0; 37]
Число ячеек с 3 мекониями	0 [0; 0][0; 1]	0 [0; 0][0; 0]	0 [0; 1][0; 3]	0 [0; 0][0; 3]
Общее число мекониев	77 [49; 126] [16; 359]	101.5 [79; 156] [67; 204]	85.5 [47.5; 121] [16; 234]	96 [67; 132] [24; 204]
Число ячеек с <i>Latibulus argiolus</i>	0 [0; 2][0; 23]	0 [0; 1.5][0; 7]	0 [0; 1][0; 3]	0 [0; 3][0; 9]

Примечание: * – $p < 0.05$.

Таблица В.1 – Показатели пространственных характеристик незараженных и зараженных семей *Polistes dominula* в разных типах местообитаний [по: Русина, 2008]

	Число местообитаний (число семей / число зараженных семей)	Расстояние до ближайшего соседнего гнезда (в м)	Индекс агрегированности R	Скученность семей
Гнездование на растениях, 2003–2007 гг.				
Семьи в начале мая	250 (1205/0)	3.5 [2; 6.5]	0.9	5 ± 3
Семьи в конце мая – начале июня	163 (498/81)	3.2 [2; 5.6]	0.7	4 [3; 5]
Семьи, зараженные <i>Latibulus argiolus</i>	26 (168/40)	4 [2.2; 8]	1.0	3 [2; 4]
Семьи, зараженные <i>Elasmus schmitti</i>	32 (134/42)	3.4 [2.2; 6.3]	0,7	4 [3; 5]
Гнездование в укрытиях, 2006 г.				
Все семьи	77 (281/186)	0.41 [0.1; 1]	0.18	4 ± 3
Семьи, зараженные <i>L. argiolus</i>	62 (252/176)	0.44 [0.1; 1,1]	0.15	4 ± 3
Семьи, зараженные <i>E. schmitti</i>	13 (53/17)	1 [0.1; 1.9]	0.2	5 ± 3

Примечание: здесь и далее Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) или $M \pm SD$ (M – средняя арифметическая, SD – среднеквадратическое отклонение).

Таблица В.2 – Сравнение эмпирических и теоретических распределений паразитоидов по площадкам с разным числом гнезд *Polistes dominula* [по: Русина, 2008]:

А – на растениях

Паразитоиды	1 гнездо		2–3 гнезда		≥ 4 гнезд		Всего
	эмпи р.	теор	эмпир	теор	эмпир	теор.	
<i>L. argiolus</i>	4	7.5	8	6.2	9	7.3	21
Критерий χ^2	1.61		0.53		0.37		
<i>E. schmitti</i>	0	9.6	14	7.9	13	9.4	27
Критерий χ^2	9.61**		4.60*		1.34		
<i>L. argiolus</i> и <i>E. schmitti</i>	0	1.8	1	1.5	4	1.7	5
Критерий χ^2	1.78		0.15		2.91		
Отсутствуют	54	39.1	25	32.4	31	38.5	110
Критерий χ^2	5.64*		1.69		1.45		
Всего	58		48		57		163

Б – в укрытиях

Паразитоиды	1 гнездо		2–3 гнезда		4–6 гнезд		≥ 7 гнезд		Всего
	эмпир.	теор.	эмпир.	теор	эмпир.	тео р.	эмпир.	тео р.	
<i>L. argiolus</i>	8	9.6	24	23.4	13	11.7	8	8.3	53
Критерий χ^2	0.28		0.02		0.14		0.01		
<i>E. schmitti</i>	0	0.2	1	0.4	0	0.2	0	0.2	1
Критерий χ^2	0.18		0.71		0.22		0.16		
<i>L. argiolus</i> и <i>E. schmitti</i>	0	2.0	3	4.9	4	2.4	4	1.7	11
Критерий χ^2	2.00		0.71		1.02		3.05		
Отсутствуют	6	2.3	6	5.3	0	2.7	0	1.9	12
Критерий χ^2	6.68**		0.09		2.65		1.87		
Всего	14		34		17		12		77

Примечание. * – $p < 0.05$ и ** – $p < 0.01$.

Таблица В.3 – Коэффициенты корреляции Спирмена между параметрами зараженности семей *Polistes dominula* в разных местообитаниях и плотностью гнездования [по: Русина, 2008]

Тип местообитания				Коэффициент корреляции Спирмена, r_s					
				Ближайшее расстояние до соседнего гнезда			Скученность семей		
	На растениях	В укрытиях	Тест Манна-Уитни	На растениях	В укрытиях	В целом	На растениях	В укрытиях	В целом
Число ячеек с <i>L. argiolus</i>	3 [1.5; 4.5]	6 [3; 11]	***	-0.23 NS	-0.13 NS	-0.36 ***	-0.01 NS	-0.14 NS	0.04 NS
Доля ячеек с <i>L. argiolus</i>	2.5 [1.1; 4.8]	4.3 [1.9; 11.2]	**	-0.18 NS	-0.23 *	-0.34 **	0.14 NS	0.79 ***	0.06 NS
Число ячеек с <i>E. schmitti</i>	2 [1; 16]	2 [1; 2]	NS	-0.24 NS	0.62 NS	0.07 NS	0.02 NS	0.01 NS	0.01 NS
Доля ячеек с <i>E. schmitti</i>	2.1 [1.2; 7]	1.6 [0.7; 8.9]	NS	-0.37 *	0.02 NS	0.004 NS	0.23 NS	0.29 **	0.14 NS

Примечание. Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили).

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$. NS – статистически незначимые различия.

Таблица В.4 – Численность населения семей *Polistes dominula* незараженных и зараженных 2-й генерацией *Latibulus argiolus* из 6 скоплений в 2004 г. [по: Русина, 2009]

Параметры семьи	Незараженные семьи ($N = 5$)	Зараженные семьи ($N = 9$)	Тест Манна–Уитни
К выходу рабочих (середина июня)			
Число яиц	49 ± 3	51 [49; 60]	NS
Число личинок IV–V возрастов	8 ± 4	11 ± 7	NS
Число куколок	5 ± 2	7 ± 4	NS
К началу заражения семей второй генерацией <i>L. argiolus</i> (середина июля)			
Число яиц	79 ± 12	126 [90; 140]	NS
Число личинок IV–V возрастов	7 ± 2	20 ± 9	**
Число куколок	14 [10; 14]	28 ± 21	*
В конце жизненного цикла			
Число яиц	151 ± 45	193 ± 83	NS
Число рабочих	32 ± 12	53 [40; 99]	*
Число самцов	18 ± 6	17 ± 12	NS
Число будущих основательниц	15 ± 14	33 ± 23	NS

Примечание. Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) или $M \pm SD$ (M – средняя арифметическая, SD – среднеквадратическое отклонение).

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$. NS – статистически незначимые различия.

Таблица В.5 – Краткая характеристика погодных условий зимовки и начала гнездования *Polistes dominula*; фенология развития хозяина и паразитоидов [по: Русина, 2008]

	2003	2004	2005	2006	2007
Среднесуточная температура воздуха зимы, °С	-3.9	0.9	1.7	-1.9	0.7
Сумма отрицательных температур за зиму	-392.3	-102.8	-101.3	-315.7	-94.3
Весенняя численность полистов	низкая	высокая	умеренная	низкая	умеренная
Среднесуточная температура первой декады мая / минимальная температура на поверхности почвы, °С	14.5 / 3	14.3 / 3	12.8 / 0	11.4 / 2	13.0 / 2
Среднесуточная температура второй декады мая / минимальная температура на поверхности почвы, °С	19.9 / 9	14.0 / 2	16.2 / 2	15.3 / 5	18.3 / 6
Массовое гнездование	04–06.V	19–23.V	12–15.V	06–09.V	07–09.V
Оукливание первой личинки*	16.V ± 2	07.V ± 8	29.V ± 7	17.V ± 4	18.V ± 5
Выход первых рабочих*	09.VI ± 4	22.VI ± 5	14.VI ± 5	10.VI ± 3	12.VI ± 4
Заражение хозяина первой генерацией <i>E. schmitti</i> до выхода рабочих	28.V	12.VI	02.VI	не наблюдали	не наблюдали
Заражение хозяина первой генерацией <i>L. argiolus</i> до выхода рабочих	06.VI	19.VI	04.VI	2.VI	не наблюдали

*M ± SD (M – средняя арифметическая, SD – среднеквадратическое отклонение).

Таблица В.6 – Сравнение демографических показателей незараженных и зараженных *Latibulus argiolus* и *Elasmus schmitti* семей *Polistes dominula* в 2003–2005 гг. [по: Gumovsky et al., 2006; Русина, 2009]

Год	Незараженные семьи	Семьи, зараженные <i>L. argiolus</i>	Семьи, зараженные <i>E. schmitti</i>	Q4	Q5
Число яиц					
2003	240 ± 87 (42)	144 ± 25 (3)	208 ± 107 (5)	NS	NS
2004	111[51; 216] (29)	178 ± 76 (12)	57 [46; 81] (10)	NS	*
2005	141 [45; 368] (38)	125 ± 74 (9)	134 ± 79 (8)	NS	NS
H	13.56***	3.00 NS	0.87 NS		
Q1	**	NS	NS		
Q2	NS	NS	NS		
Q3	**	NS	NS		
Продолжительность жизни самки на гнезде после выхода рабочих					
2003	45 ± 10 (16)	46 ± 2 (3)	32 ± 19 (4)	NS	NS
2004	24 ± 18 (26)	45 ± 19 (12)	29 ± 22 (4)	NS	NS
2005	28 [2; 79] (42)	31 ± 14 (6)	40 ± 16 (2)	NS	NS
H	12.82***	2.84*	0.03 NS		
Q1	**	NS	NS		
Q2	NS	NS	NS		
Q3	**	NS	NS		
Число самок (рабочие и будущие основательницы)					
2003	66 [17; 186] (42)	32 ± 12 (3)	54 ± 42 (4)	NS	NS
2004	39 [12; 129] (29)	84 [51; 104] (12)	10 [3; 12] (9)	*	**
2005	47 [12; 262] (33)	42 [29; 66] (7)	44 ± 30 (6)	NS	NS
H	4.92**	4.99**	5.26**		
Q1	NS	NS	NS		
Q2	NS	NS	NS		
Q3	NS	NS	NS		
Число самцов					
2003	28 [4; 75] (42)	12 ± 6 (3)	20 ± 16 (4)	NS	NS
2004	19 [4; 96] (29)	19 [8; 31] (12)	11 ± 10 (3)	NS	**
2005	21 [4; 96] (32)	15 ± 15 (7)	23 ± 16 (4)	NS	NS
H	0.39 NS	1.06 NS	0.56 NS		
Q1	NS	NS	NS		
Q2	NS	NS	NS		
Q3	NS	NS	NS		

Примечания. В скобках дано число семей. *H* – тест Краскела-Уоллиса, *Q* – множественное сравнение по Данну: *Q*¹ – 2003 и 2004; *Q*² – 2004 и 2005; *Q*³ – 2003 и 2005; *Q*⁴ – между незараженными семьями и семьями с *L. argiolus*; *Q*⁵ – между незараженными семьями и семьями с *E. schmitti*. Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) или *M* ± *SD* (*M* – средняя арифметическая, *SD* – среднее квадратическое отклонение).

* – *p* < 0.05; ** – *p* < 0.01 и *** – *p* < 0.001. *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица В.7 – Размеры семей *Polistes dominula* незараженных и зараженных *E. schmitti* в 2004–2005 гг. [по: Gumovsky et al., 2006]

Демографические показатели семьи	Незараженные семьи (A)†	Зараженность		Тест Краскела-Уоллиса, <i>H</i>	Множественное сравнение (тест Данна, <i>Q</i>)		
		менее 5 % (B)	более 5 % (C)		A и B	B и C	A и C
Число ячеек	121 [87; 125] (62)††	147 ± 75 (12)	48 ± 9 (6)	6.52*	<i>NS</i>	**	**
Продолжительность жизни самки на гнезде после выхода рабочих (в днях)	26 [11; 40] (71)	46 ± 17 (6)	13 ± 4 (2)	4.60 <i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
Число рабочих	44 [31; 63] (62)	45 ± 28 (7)	28 [13; 42] (6)	5.39 <i>NS</i>	<i>NS</i>	**	**
Число будущих основательниц	13 [3; 15] (62)	7 ± 10 (9)	3 [2; 8] (6)	6.96*	<i>NS</i>	<i>NS</i>	**
Число самцов	20 [12; 32] (62)	1 [0; 22] (9)	0 [0; 0] (6)	3.64 <i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>	**

Примечания: † – выделенные заглавные буквы в скобках кодируют сравниваемые группы семей; †† – число анализируемых семей. Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) или $M \pm SD$ (M – средняя арифметическая, SD – среднее квадратическое отклонение).

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица В.8 – Размеры семей *Polistes dominula* на растениях и в укрытиях [по: Русина, 2008]

	Гнездование на растениях			Гнездование в укрытиях			Тест Манна–Уитни			
	1	2	3	4	5	6	1 и 2	4 и 5	1 и 4	3 и 6
Размеры гнезда (в ячейках)	102 [85; 150]	106 [88; 172]	139 ± 93	154 [135; 173]	124 [62; 193]	145 [79; 193]	NS	*	*	NS
Число ячеек с 1 меконием	39 [36; 68]	47 [37; 80]	40 [36; 71]	124 ± 43	87 [43; 142]	107 [55; 144]	NS	*	***	**
Доля ячеек с 1 меконием (в %)	40.9 ± 8.7	46.3 ± 11.1	43.2 ± 10	72.1 [67.8; 78.0]	73.8 [67.4; 82]	73.3 [67.6; 80.8]	NS	NS	***	***
Число ячеек с 2 меконием	16 [8; 31]	18 ± 17	13 [8; 31]	10 [7; 14]	4 [1; 15]	8 [1; 15]	NS	*	NS	*
Доля ячеек с 2 мекониями (в %)	15.9 ± 11.1	12.0 ± 5.1	12.5 [6.9; 18.2]	6.5 [4.0; 11.3]	4.2 [0.7; 11.8]	4.6 [1.5; 11.4]	NS	NS	*	**
Число ячеек с 3 мекониями	0 [0; 0] [0; 6]	0 [0; 1]	0 [0; 1]	0	0 [0; 0] [0; 5]	0 [0; 0] [0; 5]	NS	NS	NS	NS
Доля пустых ячеек (в %)	42.7 ± 12.3	41.2 ± 13.2	42.0 ± 12.5	14.5 [0; 21.7]	17.8 [11.7; 26.2]	18.6 [12.9; 26.2]	NS	NS	***	*
Общее число мекониев	70 [58; 108]	104 ± 76	75 [54; 142]	136 [124; 178]	106 [47; 159]	122 [67; 169]	NS	*	*	NS
Число ячеек с <i>L. argiolus</i>	0	0 [0; 1]	0 [0; 0] [0; 67]	0	7 [3; 13.5]	5 [0; 11.0]	NS	***	NS	**
Доля ячеек с <i>L. argiolus</i>	0	0 [0; 1]	0 [0; 16.1]	0	6,9 [2.3; 15.4]	4,1 [0; 12.0]	NS	***	NS	***
Число ячеек с <i>E. schmitti</i>	0	2 [0; 2]	0 [0; 1]	0	0 [0; 0] [0; 5]	0 [0; 0] [0; 5]	*	NS	NS	NS
Доля ячеек с <i>E. schmitti</i>	0	1,4 [0; 4.1]	0 [0; 1.2]	0	0 [0; 0] [0.2; 4]	0 [0; 0] [0; 2.4]	**	NS	NS	NS
Эффективность использования ячеек гнезда	0.7 ± 0.23	0.7 ± 0.17	0.8 [0.6; 0.9]	0.9 ± 0.2	0.9 ± 0.2	0.9 ± 0.2	NS	NS	NS	*
Число имаго	70 [58; 108]	92 ± 58	74 [52; 129]	136 [124; 178]	97 [39; 150]	116 [53; 157]	NS	**	*	NS

Примечания: 1, 4 – незараженные семьи; 2, 5 – зараженные семьи; 3, 6 – общая выборка. Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили) или $M \pm SD$ (M – средняя арифметическая, SD – среднеквадратическое отклонение).

Таблица В.9 – Сравнение демографических показателей незараженных и зараженных *Latibulus argiolus* семей *Polistes gallicus* и *P. nimpha*

А. Ячей

Выборка	1 Зараженные на 5 и более % семьи	2 Зараженные менее 5 % семьи	3 Незараженные семьи	Тест Крускала- Уоллиса, <i>H</i>	Множественное сравнение (тест Данна, <i>Q</i>)		
					1 и 2	1 и 3	2 и 3
<i>P. gallicus</i> , Херсон, 2009	55.7 (45.70-65.64) 9.501 (<i>N</i> = 6)	50 [46; 72.5] (4)	47.1 (37.23-56.99) 12.850 (<i>N</i> = 9)	1.51 NS	0.10 NS	1.39 NS	0.48 NS
<i>P. nimpha</i> , Сумы, 2010	56.5 [53; 60] (<i>N</i> = 10)	88.6 (75.59-101.61) 10.479 (<i>N</i> = 5)	65.3 (54.89-75.61) 19.447 (<i>N</i> = 16)	7.29*	5.72*	0.99 NS	4.939*
<i>P. nimpha</i> , Провалье, ЛПЗ, 2007	50 [45; 63.5] (<i>N</i> = 12)	104.6 (84.78-124.45) 43.576 (<i>N</i> = 21)	88.1 (54.72-121.43) 55.193 (<i>N</i> = 13)	9.65**	10.25**	2.32 NS	1.33 NS
<i>P. nimpha</i> , Стрельцовка, ЛПЗ, 2008	53 (5.61-100.39) 19.079 (<i>N</i> = 3)	66.4 (57.25-75.55) 7.369 (<i>N</i> = 5)	55.4 (47.46-63.38) 20.934 (<i>N</i> = 29)	2.15 NS	0.56 NS	0.11 NS	2.13 NS
<i>P. nimpha</i> , Провалье, ЛПЗ, 2008	68.6 (49.80-87.40) 15.143 (<i>N</i> = 5)	87 [68; 106] (<i>N</i> = 27)	84 [66.5; 95] (<i>N</i> = 40)	2.91 NS	2.91 NS	0.85 NS	2.87 NS
<i>P. nimpha</i> , Провалье, ЛПЗ, 2009	69.6 (60.49-78.63) 17.025 (<i>N</i> = 16)	96 [71; 123] (<i>N</i> = 34)	75 [55.5; 104] (<i>N</i> = 20)	7.90*	8.01**	0.58 NS	2.46 NS
<i>P. gallicus</i> , окрестности Луганска, 2009	0 (<i>N</i> = 0)	123.5 [103; 144] (<i>N</i> = 14)	114.9 (97.82-131.95) 42.249 (<i>N</i> = 26)	1.63 NS	-	-	1.28 NS

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. NS – статистически незначимые различия.

Б. Куколки

Выборка	1 Зараженные на 5 и более % семьи	2 Зараженные менее 5 % семьи	3 Незараженные семьи	Тест Крускала- Уоллиса, <i>H</i>	Множественное сравнение (тест Данна, <i>Q</i>)		
					1 и 2	1 и 3	2 и 3
<i>P. gallicus</i> , Херсон, 2009	9.8 (5.17-14.50) 4.446 (6)	8.3 (-4.57-21.07) 8.057 (4)	7 (3.88-10.12) 4.06 (9)	1.57 NS	0.74 NS	1.40 NS	0.09 NS
<i>P. nimphe</i> , Сумы, 2010	5.9 (3.89-7.91) 2.807 (10)	11.6 (8.02-15.180) 2.881 (5)	9.5 (6.83-12.17) 5.020 (16)	7.13*	6.71**	4.75*	0.29 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2007	4 [0; 10.5] (12)	6 [1; 18] (21)	12 [2; 17] (13)	3.71 NS	1.89 NS	3.77 NS	0.37 NS
<i>P. nimphe</i> , Стрельцовка, ЛПЗ, 2008	3.3 (-3.84-10.50) 2.887 (3)	7.8 (3.83-11.77) 3.194 (5)	4 [1; 9] (29)	2.13 NS	2.86 NS	0.35 NS	1.32 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2008	9.2 (5.04-13.36) 3.347 (5)	12 [9; 19] (27)	12 (10.65-13.35) 4.237 (40)	2.19 NS	1.96 NS	1.89 NS	0.09 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2009	8 [5.5; 13] (16)	16.7 (13.17-20.18) 10.038 (34)	10 [8.5; 17.5] (20)	6.42*	5.25*	2.81 NS	1.69 NS
<i>P. gallicus</i> , окрестности Луганска, 2010	0 (0)	31 [22; 41] (14)	27.9 (21.60-34.17) 15.555 (26)	0.48 NS	-	-	0.69 NS

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. NS – статистически незначимые различия.

В. Рабочие

Выборка	1 Зараженные на 5 и более % семьи	2 Зараженные менее 5 % семьи	3 Незараженные семьи	Тест Крускала- Уоллиса, <i>H</i>	Множественное сравнение (тест Данна, <i>Q</i>)		
					1 и 2	1 и 3	2 и 3
<i>P. gallicus</i> , Херсон, 2009	3.8 (2.61-5.06) 1.169 (6)	4.3 (1.24-7.26) 1.893 (4)	2.6 (1.46-3.65) 1.424 (9)	4.02 NS	6.55*	2.90 NS	2.49 NS
<i>P. nimphe</i> , Сумы, 2010	4.2 (2.70-5.70) 2.098 (10)	5.4 (1.61-9.19) 3.050 (5)	5.1 (3.74-6.51) 2.604 (16)	1.62 NS	0.87 NS	2.96 NS	0.01 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2007	6.1 (2.98-9.19) 4.889 (12)	16.7 (11.31-22.02) 11.762 (21)	10.0 (5.17-14.83) 8 (13)	9.52**	9.09**	1.57 NS	2.78 NS
<i>P. nimphe</i> , Стрельцовка, ЛПЗ, 2008	3.7 (-3.92-11.26) 3.055 (3)	5.6 (3.72-7.48) 1.517 (5)	4.8 (3.80-5.80) 2.624 (29)	0.99 NS	1.10 NS	0.51 NS	0.32 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2008	5 [2; 5] (5)	7.1 (5.53-8.62) 3.902 (27)	5 [2; 9.5] (40)	4.19 NS	3.51 NS	0.48 NS	2.31 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2009	7.1 (4.71-9.42) 4.419 (16)	15.5 [10; 20] (34)	10.8 (7.90-13.70) 6.195 (20)	13.91**	12.73**	3.43 NS	3.90*
<i>P. gallicus</i> , окрестности Луганска, 2009	0 (0)	15.2 (11.65-18.78) 6.179 (14)	15.5 [10;17] (26)	0.02 NS	-	-	0.14 NS

Г. Личинки старших возрастов

Выборка	1 Зараженные на 5 и более % семьи	2 Зараженные менее 5 % семьи	3 Незаражен- ные семьи	Тест Крускала- Уоллиса, <i>H</i>	Множественное сравнение (тест Данна, <i>Q</i>)		
					1 и 2	1 и 3	2 и 3
<i>P. gallicus</i> , Херсон, 2009	11 [8; 11] (6)	6.8 (3.22-10.28) 2.217 (4)	4.2 (2.80-5.65) 1.856 (9)	12.07**	4.87*	10.00**	2.72 NS
<i>P. nimphe</i> , Сумы, 2010	6.3 (4.01-8.59) 3.199 (10)	6.2 (2.87-9.53) 2.683 (5)	5.3 (3.81-6.82) 2.822 (16)	0.67 NS	0.02 NS	0.19 NS	0.16 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2007	1.5 [0; 5] (12)	2 [0; 16] (21)	8 [3; 13] (13)	4.53 NS	0.49 NS	5.29*	1.72 NS
<i>P. nimphe</i> , Стрельцовка, ЛПЗ, 2008	6.0 (7.14-19.14) 5.292 (3)	13.4 (8.79-18.01) 3.715 (5)	7.9 (5.57-10.15) 6.016 (29)	4.51 NS	3.24 NS	0.18 NS	3.90 NS
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ, 2008	9.0 (1.81-16.19) 5.788 (5)	16.7 (13.13-20.20) 8.936 (27)	11.0 (9.16-12.89) 5.829 (40)	9.39**	3.69 NS	0.66 NS	7.86**
<i>P. nimphe</i> , Провалье, ЛПЗ 2009	8.2 (4.59-11.78) 6.745 (16)	12.7 (9.46-15.96) 9.314 (34)	12.05 (7.87-16.23) 8.924 (20)	2.74 NS	2.51 NS	1.71 NS	0.06 NS
<i>P. gallicus</i> , окрестности Луганска, 2009	0 (0)	12.5 [7; 20] (14)	10 [5; 14] (26)	3.10 NS	-	-	1.76 NS

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$. NS – статистически незначимые различия.

Таблица В.10 – Корреляция между числом/долей ячеек с зараженным расплодом и демографией семей *Polistes gallicus* и *P. nimpha*

Выборка	1 число ячей	2 число куколок	3 число личинки младших возрастов	4 число личинки старших возрастов	5 число рабочих	6 потенциальное число имаго
<i>P. gallicus</i> , Херсон, 2009	<u>0.27 NS</u> 0.19 NS	<u>0.22 NS</u> 0.15 NS	<u>0.44 NS</u> 0.41*	0.72*** 0.68***	0.34* 0.30 NS	0.79*** 0.74***
<i>P. nimpha</i> , Сумы, 2010	<u>0.04 NS</u> -0.01 NS	-0.27* -0.29*	--	<u>0.12 NS</u> 0.13 NS	<u>-0.13 NS</u> -0.16 NS	0.43*** 0.39**
<i>P. nimpha</i> , Провалье, 2007	<u>-0.07 NS</u> -0.26*	-0.21* -0.28**	-0.32** -0.33**	-0.27** -0.24*	<u>-0.06 NS</u> -0.21*	0.20* 0.03 NS
<i>P. nimpha</i> , Стрельцовка, 2008	<u>0.12 NS</u> 0.09 NS	<u>0.06 NS</u> 0.05 NS	<u>-0.19 NS</u> -0.19 NS	<u>0.14 NS</u> 0.13 NS	<u>0.01 NS</u> 0.00 NS	0.23* 0.22 NS
<i>P. nimpha</i> , Провалье, 2008	<u>0.05 NS</u> -0.01 NS	<u>-0.03 NS</u> -0.07 NS	<u>-0.1 NS</u> -0.07 NS	<u>0.17 NS</u> 0.13 NS	0.07 NS 0.02 NS	0.25** 0.19*
<i>P. nimpha</i> , Провалье, 2009	<u>0.04 NS</u> -0.13 NS	<u>-0.02 NS</u> -0.13 NS	<u>-0.06 NS</u> -0.14 NS	<u>-0.07 NS</u> -0.18*	<u>-0.00 NS</u> -0.13 NS	0.20* 0.06 NS
<i>P. gallicus</i> , окрестности Луганска, 2010	<u>0.17 NS</u> 0.09 NS	<u>0.10 NS</u> 0.04 NS	<u>0.21 NS</u> 0.15 NS	0.23* 0.17 NS	<u>-0.01 NS</u> -0.01 NS	<u>0.12 NS</u> 0.12 NS

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица В.11 – Характер использования ячей для выращивания личинок до окукливания в гнездах *Polistes nimpha* на биостанции ВГУ «Веневитиново» [по: Русина и др., 2009а]

Параметры семьи	1. 2007 г. (N= 47)	2. 2007 г. (N=31)	3. 2007 г. (N= 16)	4. 2008 г. (N= 40)	5. 2008 г. (N= 15)	6. 2008 г. (N= 25)	Сравнение по тесту Манна–Уитни или Стьюдента				
							1 и 4	2 и 3	5 и 6	2 и 5	3 и 6
Размер гнезда (в ячейх)	100 [68; 158]	100 [68; 158]	199 [71; 151]	77.5 [49; 115]	48 [37; 69]	105 [78; 135]	*	NS	***	***	NS
Доля ячей с 1 меконием (в %)	65 [48; 70]	65.4 [48.9; 78.9]	60.8 ± 14.37	61.2 ± 15.72	46.8 ± 13.43	69.9 ± 9.32	NS	NS	***	**	NS
Доля ячей с 2 мекониями (в %)	8.1 [0.9; 14.2]	8.1 [0.9; 14.5]	8.0 ± 6.70	0 [0; 6.7]	0 [0; 0][0; 26.3]	4.4 [0; 8.6]	***	NS	**	***	NS
Общее число мекониев в гнезде	79 [42; 125]	70 [39; 138]	85.9 ± 41.26	56 [26.5; 101]	20 [13; 39]	91 [54; 113]	*	NS	***	***	NS
Эффективность использования ячей гнезда	0.8 [0.6; 0.9]	0.8 ± 0.20	0.8 ± 0.21	0.7 ± 0.21	0.5 ± 0.21	0.8 ± 0.12	NS	NS	***	***	NS
Число ячей с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 1]	0	1.5 [1; 3.5]	1 [0; 3]	0	2 [2; 4]	*	**	***	NS	NS
Доля ячей с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 1.2]	0	1.8 ± 1.28	1.1 [0; 3.5]	0	2.9 [1.3; 5.3]	*	**	***	NS	NS
Число ячей с <i>E. schmitti</i>	0 [0; 0][0; 6]	0	0 [0; 1]	0 [0; 1]	0	0 [0; 1]	NS	NS	NS	NS	NS
Доля ячей с двумя паразитоидами	0 [0; 1.5]	0	2 [1.4; 3.8]	1.3 [0; 3.8]	0	3.6 [1.4; 5.6]	**	***	***	NS	NS
Количество имаго	78 [42; 125]	70 [39; 138]	82.9 ± 39.88	5.5 [26; 95.5]	20 [13; 39]	87 [51; 104]	*	NS	***	***	NS

Примечание: 1, 4 – общая выборка; 2, 5 – незараженные семьи; 3, 6 – зараженные семьи. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица В.12 – Размеры семей *Polistes nimpha* и *P. gallicus* в окрестностях г. Луганска в 2007 г. [по: Русина, Шиян-Глотова, 2007]

Вид Параметры семьи	<i>P. nimpha</i>			<i>P. gallicus</i>			Тест Манна–Уитни				
	1. (N=9)	2. (N=15)	3. (N=24)	4. (N=12)	5. (N=24)	6. (N=36)	1 и 2	4 и 5	3 и 6	1 и 4	2 и 5
Размеры гнезда (в ячейх)	50 [44; 87]	47 [32; 75]	50 [32; 81]	145 [85; 239]	159.0 ± 69.8	163 ± 80	NS	NS	*	***	***
Число ячеек с 1 меконием	15 [13; 27]	20 [10; 39]	18 [10; 35]	69 [42; 100]	80.0 ± 36.7	76 [49; 94]	NS	NS	*	***	***
Доля ячеек с 1 меконием (в %)	31.4 ± 6.1	41.8 ± 12.0	37.9 ± 11.3	44.6 [38.9; 51.1]	48.4 [44.4; 57.1]	45.9 [43.6; 55.5]	*	NS	***	***	*
Число ячеек с 2 мекониями	3.6 ± 4.1	1 [0; 9]	2 [0; 8]	14.3 ± 9.1	10 [7; 19]	12 [7; 19]	NS	NS	*	***	***
Доля ячеек с 2 мекониями (в %)	4.1 ± 3.5	3.7 [0; 12]	4 [0; 9]	8.7 ± 4.2	9.1 ± 6.5	8.2 [5.8; 11.9]	NS	NS	*	**	NS
Число ячеек с 3 мекониями	0 [0; 0] [0; 0]	0 [0; 0] [0; 4]	0 [0; 0] [0; 4]	0 [0; 2]	0 [0; 1]	0 [0; 1]	NS	NS	NS	*	NS
Доля ячеек с 3 мекониями	0 [0; 0] [0; 0]	0 [0; 0] [0; 1.4]	0 [0; 0] [0; 1.4]	0 [0; 0.6]	0 [0; 0.9]	0 [0; 0.8]	NS	NS	NS	*	NS
Общее число мекониев	19 [13; 39]	22 [12; 57]	21 [13; 48]	101 [57; 139]	113 ± 57	101 [64; 134]	NS	NS	**	***	***
Число ячеек с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 0] [0; 0]	2 [1; 6]	1 [0; 2]	0 [0; 0] [0; 0]	3 [1.5; 5]	2 [0; 4]	***	***	***	NS	NS
Доля ячеек с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 0] [0; 0]	3.8 [2.1; 9.1]	1.9 [0; 5.8]	0 [0; 0] [0; 0]	2.6 [0.8; 3.9]	0.8 [0; 3.2]	***	***	***	NS	NS
Эффективность использования ячеек гнезда	19 [13; 39]	22 [12; 57]	21 [13; 48]	101 [57; 139]	113 ± 57	101 [64; 134]	NS	NS	***	***	***
Число имаго	19 [13; 39]	16 [11; 51]	17 [11; 47]	101 [57; 139]	108 ± 56	96 [64; 127]	NS	NS	**	***	***

Примечание: 1, 4 – незараженные семьи; 2, 5 – зараженные семьи; 3, 6 – общая выборка. *, **, ***, NS – как в табл. В.3 Приложения В.

Таблица В.13 – Характер использования ячеек для выращивания личинок до окукливания в гнездах *P. nimpha* и *P. dominula* в 2007-2008 гг. с растений Провальской степи и с чердаков зданий в с. Провалье Луганской обл. [по: Русина, Богуцкий, 2009]

Параметры семьи	1. <i>P. nimpha</i> , 2007 г., чердаки (<i>N</i> = 6)	2. <i>P. nimpha</i> , 2008 г., чердаки (<i>N</i> = 8)	3. <i>P. nimpha</i> , 2008 г., растения (<i>N</i> = 37)	4. <i>P. dominula</i> , 2007 г., чердаки (<i>N</i> = 11)	5. <i>P. dominula</i> , 2008 г., чердаки (<i>N</i> = 18)	Тест Манна–Уитни				
						1 и 2	2 и 3	4 и 5	2 и 5	3 и 5
Размер гнезда (в ячейх)	89 ± 51	78 ± 40	156 ± 58	214 ± 69	191 ± 108	<i>NS</i>	***	<i>NS</i>	**	<i>NS</i>
Число ячеек с 1 меконием	60.3 ± 33.4	55 ± 39	92 ± 35	139 ± 46	135 ± 73	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>	**	*
Доля ячеек с 1 меконием (в %)	67.9 ± 3.8	65.5 ± 15.2	59.0 ± 7.1	65.1 ± 5.3	72.0 ± 9.7	<i>NS</i>	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>	***
Число ячеек с 2 мекониями	9.2 ± 11.7	0 [0; 0] [0; 11]	13 [0; 22]	49 ± 21	38 ± 29	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>	<i>NS</i>	**
Доля ячеек с 2 мекониями (в %)	7 ± 8	0 [0; 0] [0; 9]	7.1 [0; 13.1]	22.3 ± 3.6	17.6 ± 9.6	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>	<i>NS</i>	***
Общее число мекониев в гнезде	79 ± 56	58 ± 42	121 ± 62	235 ± 85	210 ± 125	<i>NS</i>	**	<i>NS</i>	**	*
Эффективность использования ячеек гнезда	0.8 ± 0.2	0.7 ± 0.2	0.7 ± 0.2	1.1 ± 0.1	1.1 ± 0.2	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>	***	***
Число ячеек с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 0] [0; 3]	0 [0; 0] [0; 1]	2 [0; 5]	4 ± 4	2 [0; 2]	<i>NS</i>	**	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>
Доля ячеек с <i>L. argiolus</i>	0 [0; 0] [0; 2.7]	0 [0; 0] [0; 0.8]	1.4 [0; 3.3]	1.8 ± 1.5	0.8 [0; 2]	<i>NS</i>	**	<i>NS</i>	*	<i>NS</i>
Количество имаго	78 ± 56	58 ± 42	118 ± 62	231 ± 81	207 ± 123	<i>NS</i>	**	<i>NS</i>	**	*

Примечание: *, **, ***, *NS* – как в табл. В.3. Приложения В.

Таблица В.14 – Встречаемость смешанного заражения семей *Polistes nimpha* паразитоидами *Latibulus argiolus* и *Elasmus schmitti* [по: Русина, 2011в]

№ п/п	Место сбора гнезд	Число гнезд	Встречаемость смешанного заражения семей		Зараженность поселений, %	
			%	<i>D</i>	<i>Latibulus argiolus</i>	<i>Elasmus schmitti</i>
1	Херсонская обл., Голопристанский р-н, с. Рыбальче, Украина, 2005 г.	42	16.7	0	90.5	16.7
2	АР Крым, г. Ялта, Украина, 2005 г.	21	28.6	0	95.2	28.6
3	г. Херсон, Украина, 2006 г.	7	28.6	6.1	71.4	42.9
4	Херсонская обл., Белозерский р-н, с. Александровка, Украина, 2006 г.	28	7.1	16.1	71.4	32.1
5	Херсонская обл., Бериславский р-н, с. Львово, Украина, 2006 г.	25	12	9	68	28
6	Херсонская обл., Ивановский р-н, с. Благодатное, Украина, 2006 г.	37	5.4	5.3	70.3	13.5
7	Херсонская обл., Каланчакский р-н, с. Новокиевка, Украина, 2006 г.	8	12.5	0	75	12.5
8	Херсонская обл., Каланчакский р-н, с. Раздольное, Украина, 2006 г.	85	2.4	0	71.8	2.4
9	Одесская обл., Балтский р-н, с. Чернечье, Украина, 2006 г.	15	6.7	0	60	6.7
10	Кировоградская обл., г. Бобринец, Украина, 2006 г.	55	9.1	3.5	72.7	14.5
11	Херсонская обл., Цюрупинский р-н, с. Раденск, Украина, 2007 г.	11	9.1	6.6	27.3	45.5
12	Херсонская обл., Каланчакский р-н, с. Раздольное, Украина, 2007 г.	20	10	3.3	75	15
13	Николаевская обл., Октябрьский р-н, с. Котлярово, Украина, 2007 г.	24	4.2	4.5	58.3	12.5
14	Херсонская обл., Великоалександровский р-н, с. Чкалово, Украина, 2007 г.	34	14.7	2.1	38.2	23.5
15	Воронежская обл., учебно-научный центр «Веневитиново» ВГУ, РФ, 2007 г.	58	6.9	0	25.9	6.9
16	Курганская обл., Кетовский р-он, с. Сычево, Россия, 2007 г.	14	7.1	4.6	28.6	28.6

17	Херсонская обл., Генический р-н, с. Догмаровка, Украина, 2008 г.	11	36.4	0	72.7	36.4
18	Херсонская обл., пгт. Цюрупинск, Украина, 2008 г.	7	28.6	6.1	42.9	71.4
19	Кировоградская обл., Бобринский р-н, с. Чаривне, Украина, 2008 г.	24	4.2	0	75	4.2
20	Воронежская обл., «Веневитиново», ВГУ, РФ, 2008 г.	36	22.2	3.2	61.1	30.6
21	Херсонская обл., Голопристанский р-н, с. Старая Збурьевка, Украина, 2009 г.	22	4.5	1.9	18.2	18.2

Примечание. D – вероятность смешанного заражения семей.

Таблица В.15 – Временные параметры заражения поселений *Polistes nimpha* паразитоидами *Latibulus argiolus* и *Elasmus schmitti* [по: Русина, 2011в]

№ поселения	Семья заражена первой генерацией паразитоидов						Семья заражена второй генерацией паразитоидов			Доля незараженных семей, %
	до выхода рабочих			после выхода рабочих						
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Первый класс поселений										
3	0	0	0	0	1	0	3	0	2	14.3
11	0	0	0	0	3	0	2	1	1	36.4
17	0	0	0	0	0	0	4	0	4	27.3
18	0	0	0	0	2	0	1	1	2	14.3
Второй класс поселений										
1	4	0	0	6	0	1	4	0	5	4.8
2	9	0	0	9	0	1	13	0	6	9.5
4	6	0	0	6	6	0	6	1	2	3.6
Третий класс поселений										
5	2	0	0	4	2	1	8	2	2	16
10	2	1	0	9	0	1	24	2	4	21.8
12	1	0	0	4	0	0	8	1	2	20
14	1	1	0	3	1	1	4	1	4	52.9
16	1	1	0	1	1	0	1	1	1	50
20	1	0	0	7	2	2	6	1	6	30.6
21	1	1	0	1	0	0	1	2	1	68.2
Четвертый класс поселений										
6	2	0	0	4	1	0	14	1	2	35.1
7	0	0	0	1	0	0	4	0	1	25
8	3	0	0	9	0	0	47	0	2	28.2
9	0	0	0	5	0	0	3	0	1	40
13	1	0	0	2	0	0	10	2	1	33.3
15	2	0	0	6	0	2	3	0	2	74.1
19	5	0	0	8	0	0	4	0	1	25

Примечание. 1 – семья заражена *Latibulus argiolus*, 2 – семья заражена *Elasmus schmitti*, 3 – смешанное заражение семьи.

Таблица В.16 –. Сравнение эмпирических (1) и теоретических (2) распределений зараженных и незараженных семей *Polistes nimpha* по классам выборок

Класс поселений	Класс семей								N
	Число семей с <i>Latibulus argiolus</i>		Число семей с <i>Elasmus schmitti</i>		Число семей с <i>Latibulus argiolus</i> и <i>Elasmus schmitti</i>		Незараженные семьи		
	1	2	1	2	1	2	1	2	
Первый	10	18.5	8	2.47	9	3.8	9	11.3	36
χ^2	3.90*		12.42***		7.30**		0.46		
Второй	63	46.7	7	6.2	15	9.5	6	28.5	91
χ^2	5.65*		0.09		3.18		17.78***		
Третий	90	105.8	20	14.1	25	21.5	71	64.6	206
χ^2	2.37		2.46		0.56		0.64		
Четвертый	137	128.9	5	17.2	12	26.2	97	78.7	251
χ^2	0.05		8.65**		7.71**		4.28*		
Число семей	300		40		61		183		584

Примечание. Полужирным выделены статистически значимые различия.
* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$. N – число семей.

Таблица В. 17 – Зараженность семей и поселений ос-полистов паразитоидами *Latibulus argiolus* и *Elasmus schmitti* на территории Украины и России в 2006–2010 гг. [по: Русина, 2012]

Выборка	Место обитания	Виды хозяина/паразитоида	№	Коэффициент корреляции Кэндалла числа/доли зараженного расплода в гнезде					Доля зараженных семей в поселении (в %)	Доля семей, зараженных 1-ой генерацией паразитоида, в %	Доля семей, зараженных до выхода рабочих (в %)	Доля сильно зараженных семей	Расстояние к соседу, м	Скученность
				Число ячеек	Число ячеек с 1 меконием	Число ячеек с 2 мекониями	Общее число мекониев	Число имаго						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Херсонская обл., Черноморский биосферный заповедник, 2007 г., N = 23	P	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	1	<u>0.41 NS</u> 0.35 NS	<u>0.42 NS</u> 0.36 NS	<u>-0.01 NS</u> -0.06 NS	<u>0.35 NS</u> 0.29 NS	<u>0.34 NS</u> 0.27 NS	26.1	0	0	0	3.5 [2.2; 8] [0.5; 15]	4 [3; 5] [2; 6]
		<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	2	<u>0.34 NS</u> 0.34 NS	<u>0.30 NS</u> 0.29 NS	<u>0.04 NS</u> 0.04 NS	<u>0.18 NS</u> 0.18 NS	<u>0.16 NS</u> 0.16 NS	8.7	0	0	0		
		<i>P. dominula</i> / <i>E. schmitti</i>	3	<u>0.15 NS</u> 0.14 NS	<u>0.19 NS</u> 0.19 NS	<u>-0.08 NS</u> -0.09 NS	<u>0.23 NS</u> 0.21 NS	<u>0.23 NS</u> 0.21 NS	17.4	0	0	0		
г. Луганск, балки Плоская и Калмыцкий яр, 2007 г., N = 51	P	<i>P. gallicus</i> / <i>L. argiolus</i>	4	<u>-0.08 NS</u> -0.22 NS	<u>-0.01 NS</u> -0.15 NS	<u>0.00 NS</u> -0.15 NS	<u>-0.01 NS</u> -0.15 NS	<u>-0.10 NS</u> -0.23 NS	43.1	5.9	2	0	расстояние между гнездами более 20 м	
Краснодарский край, ст. Голубицкая, 2007 г., N = 25	P	<i>P. gallicus</i> / <i>E. schmitti</i>	5	<u>0.23 NS</u> 0.04 NS	<u>0.14 NS</u> 0.01 NS	<u>0.27 NS</u> 0.14 NS	<u>0.19 NS</u> 0.04 NS	<u>0.13 NS</u> -0.00 NS	72.0	8.0	0	0	расстояние между гнездами более 15 м	
Краснодарский край, побережье Азовского моря, 2007 г., N = 14	P	<i>P. gallicus</i> / <i>L. argiolus</i>	6	<u>-0.01 NS</u> -0.11 NS	<u>0.01 NS</u> -0.08 NS	<u>0.04 NS</u> -0.07 NS	<u>0.13 NS</u> 0.03 NS	<u>-0.03 NS</u> -0.12 NS	64.3	21.4	7.1	14.3	расстояние между гнездами более 30 м	
Курганская обл., Кетовский р-н, с. Сычево, 2007 г., N = 14	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	7	<u>-0.07 NS</u> -0.20 NS	<u>0.10 NS</u> 0.00 NS	<u>-0.26 NS</u> -0.28 NS	<u>0.07 NS</u> -0.04 NS	<u>0.00 NS</u> -0.01 NS	42.9	28.6	14.3	0	не измеряли	
Краснодарский край, урочище Дубовый рынок, 2007 г., N = 26	P	<i>P. gallicus</i> / <i>L. argiolus</i>	8	<u>0.12 NS</u> -0.09 NS	0.28* 0.08 NS	<u>0.04 NS</u> -0.09 NS	<u>0.27 NS</u> 0.09 NS	<u>0.17 NS</u> -0.01 NS	80.8	11.5	0	19.2	7 [3; 12] [0.5; 18]	1 [0; 1] [0; 2]
Донецкая обл., г. Краматорск, 2008 г., N = 22	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	9	0.45* 0.25 NS	0.50** 0.30 NS	<u>0.32 NS</u> 0.23 NS	0.51** 0.32 NS	0.51* 0.24 NS	72.7	45.5	4.5	22.7	не измеряли	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
г. Сумы, 2010 г., N = 18	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	10	<u>0.30 NS</u> <u>0.22 NS</u>	<u>0.40*</u> <u>0.34 NS</u>	<u>0.55*</u> <u>0.50*</u>	<u>0.39*</u> <u>0.32 NS</u>	<u>0.39*</u> <u>0.32 NS</u>	50.0	27.8	5.6	5.6	не измеряли	
Воронежская обл., учебно-научный центр «Веневитиново» ВГУ, 2007 г., N = 111	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	11	<u>0.17 NS</u> <u>0.13 NS</u>	<u>0.19*</u> <u>0.15 NS</u>	<u>0.03 NS</u> <u>0.02 NS</u>	<u>0.18*</u> <u>0.13 NS</u>	<u>0.16 NS</u> <u>0.12 NS</u>	19.8	6.3	0.9	0	0.10 [0.08; 0.16] [0.05; 1.4]	3 [2; 3] [1; 4]
		<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	12	<u>0.18*</u> <u>0.14 NS</u>	<u>0.20*</u> <u>0.16 NS</u>	<u>0.07 NS</u> <u>0.06 NS</u>	<u>0.19*</u> <u>0.15 NS</u>	<u>0.18*</u> <u>0.14 NS</u>	10.8	4.5	0.9	0		
		<i>P. nimpha</i> / <i>E. schmitti</i>	13	<u>0.10 NS</u> <u>0.10 NS</u>	<u>0.08 NS</u> <u>0.07 NS</u>	<u>0.00 NS</u> <u>0.00 NS</u>	<u>0.05 NS</u> <u>0.05 NS</u>	<u>0.04 NS</u> <u>0.04 NS</u>	6.3	1.8	0	0		
г. Херсон, микрор-он Таврический, 2006 г., N = 20	Р	<i>P. gallicus</i> / <i>L. argiolus</i>	14	<u>0.27 NS</u> <u>-0.03 NS</u>	<u>0.35*</u> <u>-0.04 NS</u>	<u>0.20 NS</u> <u>-0.11 NS</u>	<u>0.35*</u> <u>0.05 NS</u>	<u>0.32*</u> <u>0.03 NS</u>	75.0	25.0	15.0	20.0	6 [0.8; 4] [0.4; 15]	2 [1; 4] [0; 6]
Кировоградская обл., г. Бобринец, 2006 г., N = 41	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	15	<u>0.58***</u> <u>0.24 NS</u>	<u>0.57***</u> <u>0.23 NS</u>	<u>0.35 NS</u> <u>0.25 NS</u>	<u>0.60***</u> <u>0.31 NS</u>	<u>0.60**</u> <u>0.31 NS</u>	85.4	41.5	17.1	34.1	0.14 [0.07; 0.12] [0.04; 1.8]	2.5 [0; 4] [0; 6]
Кировоградская обл., Бобринецкий р-н, с. Чаривное, 2007 г., N = 23	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	16	<u>0.51***</u> <u>-0.04 NS</u>	<u>0.54***</u> <u>-0.01 NS</u>	<u>0.15 NS</u> <u>-0.05 NS</u>	<u>0.50***</u> <u>0.01 NS</u>	<u>0.47**</u> <u>-0.03 NS</u>	82.6	47.8	21.7	8.7	0.15 [0.08; 0.10] [0.05; 2.0]	2 [1; 4] [1; 7]
То же, 2008 г., N = 22	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	17	<u>0.63**</u> <u>0.29 NS</u>	<u>0.67**</u> <u>0.33 NS</u>	<u>0.44 NS</u> <u>0.37 NS</u>	<u>0.71**</u> <u>0.37 NS</u>	<u>0.71**</u> <u>0.37 NS</u>	72.7	36.4	9.1	0	0.12 [0.07; 0.12] [0.04; 1.8]	2 [0.5; 3] [0; 6]
Херсонская обл., Генический р-н, с. Ровное, 2010 г., N = 32	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	18	<u>0.44*</u> <u>0.19 NS</u>	<u>0.55**</u> <u>0.31 NS</u>	<u>0.25 NS</u> <u>0.04 NS</u>	<u>0.46**</u> <u>0.22 NS</u>	<u>0.44*</u> <u>0.20 NS</u>	62.5	9.4	6.3	3.1	0.15 [0.10; 0.24] [0.08; 2.4]	1.5 [1; 3] [1; 5]
Сумская обл., пгт. Липовая Долина, 2010 г., N = 37	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	19	<u>0.38*</u> <u>0.16 NS</u>	<u>0.43**</u> <u>0.20 NS</u>	<u>0.25</u> <u>0.04 NS</u>	<u>0.39*</u> <u>0.17 NS</u>	<u>0.23</u> <u>0.01 NS</u>	64.9	24.3	13.5	10.8	не измеряли	
Воронежская обл., учебно-научный центр «Веневитиново» ВГУ, 2008 г., N = 61	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	20	<u>0.58***</u> <u>0.50***</u>	<u>0.63***</u> <u>0.55***</u>	<u>0.54***</u> <u>0.45***</u>	<u>0.61***</u> <u>0.53***</u>	<u>0.60***</u> <u>0.52***</u>	41.0	19.7	1.6	3.3	0.06 [0.05; 0.11] [0.01; 0.7]	2 [0; 4.5] [0; 4]
		<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	21	<u>0.51***</u> <u>0.48***</u>	<u>0.56***</u> <u>0.50***</u>	<u>0.47***</u> <u>0.41***</u>	<u>0.54***</u> <u>0.48***</u>	<u>0.53***</u> <u>0.47***</u>	36.1	16.4	1.6	3.3		
		<i>P. nimpha</i> / <i>E. schmitti</i>	22	<u>0.42***</u> <u>0.39***</u>	<u>0.42***</u> <u>0.39***</u>	<u>0.42***</u> <u>0.39***</u>	<u>0.41***</u> <u>0.38***</u>	<u>0.41***</u> <u>0.38***</u>	18.0	6.6	0	0		
Черновицкая обл., Хотинский р-н, с. Крутеньки, 2009 г., N = 58	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	23	<u>0.75***</u> <u>0.47**</u>	<u>0.76***</u> <u>0.51***</u>	<u>0.50***</u> <u>0.42**</u>	<u>0.82***</u> <u>0.59**</u>	<u>0.78***</u> <u>0.54**</u>	65.5	31.0	10.3	22.4	не измеряли	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Донецкая обл., г. Зуевка, 2008 г., $N = 21$	Р	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	24	<u>0.55**</u> 0.45*	<u>0.60**</u> 0.50*	<u>0.43*</u> 0.34 NS	<u>0.63**</u> 0.53*	<u>0.54*</u> 0.44*	57.1	28.6	14.3	14.3	13.7 [9.5; 23.0] [3.0; 75.0]	3 [1.5; 3.5] [1; 5.0]
Днепропетровская обл., г. Павлоград, 2009 г., $N = 17$	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	25	<u>0.56**</u> 0.52**	<u>0.57**</u> 0.52**	<u>0.59**</u> 0.54**	<u>0.56**</u> 0.51**	<u>0.56**</u> 0.51**	47.1	23.5	5.9	23.5	не измеряли	
Луганская обл., Трехизбенский военный полигон, 2009 г., $N = 16$	Р	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	26	<u>0.33 NS</u> 0.26 NS	<u>0.48**</u> 0.40*	<u>0.19 NS</u> 0.12 NS	<u>0.31 NS</u> 0.24 NS	<u>0.30 NS</u> 0.23 NS	43.8	31.3	6.3	18.8	не измеряли	
г. Херсон, 2009 г., $N = 28$	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	27	<u>0.90**</u> 0.82*	<u>0.94**</u> 0.85*	<u>0.77*</u> 0.89**	<u>0.88**</u> 0.89**	<u>0.88**</u> 0.89**	78.6	0	0	0	не измеряли	
		<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	28	<u>0.47 NS</u> 0.34 NS	<u>0.54 NS</u> 0.38 NS	<u>0.33 NS</u> 0.25 NS	<u>0.54 NS</u> 0.41 NS	<u>0.54 NS</u> 0.41 NS	71.4	0	0	0		
		<i>P. dominula</i> / <i>E. schmitti</i>	29	<u>0.49 NS</u> 0.45 NS	<u>0.49 NS</u> 0.45 NS	<u>0.51 NS</u> 0.63 NS	<u>0.45 NS</u> 0.49 NS	<u>0.45 NS</u> 0.49 NS	42.9	0	0	0		
АР Крым, г. Ялта, 2006 г., $N = 42$	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	30	<u>0.37*</u> -0.49**	<u>0.44**</u> -0.42**	<u>0.19 NS</u> -0.57***	<u>0.37*</u> -0.48**	<u>0.31*</u> -0.53**	90.5	40.5	19.0	42.9	0.28 [0.28; 0.7] [0.1; 1.8]	2.5 [2; 3] [2; 7]
Херсонская обл., Голопристанский р-н, с. Таврийское, 2009 г., $N = 44$	У	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	31	<u>0.28*</u> -0.27*	<u>0.28**</u> -0.26**	<u>0.25**</u> -0.29**	<u>0.27**</u> -0.27**	<u>0.24*</u> -0.30**	50.0	38.6	15.9	31.8	0.3 [0.2; 0.7] [0.1; 2.5]	2.5 [2; 4] [2; 6.5]
г. Луганск, окрестности, 2007 г., 2007 г., $N = 51$	Р	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	32	<u>-0.15 NS</u> -0.25*	<u>0.03 NS</u> -0.07 NS	<u>0.00 NS</u> -0.06 NS	<u>0.05 NS</u> -0.05 NS	<u>-0.02 NS</u> -0.12 NS	52.9	33.3	19.6	21.6	14.5 [0.9; 2.5] [0.5; 9.5]	4.5 [3; 5.5] [1; 8]
Херсонская обл., Ивановский р-н, с. Благодатное, 2007 г. $N = 38$	У	<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i> + <i>E. schmitti</i>	33	<u>-0.05 NS</u> -0.41**	<u>-0.08 NS</u> -0.43**	<u>-0.19 NS</u> -0.44**	<u>-0.07 NS</u> -0.43**	<u>-0.17 NS</u> -0.51**	65.8	31.6	15.8	28.9	0.8 [0.5; 1.1] [0.1; 4.1]	5 [2; 6] [1; 7]
		<i>P. dominula</i> / <i>L. argiolus</i>	34	<u>-0.07 NS</u> -0.42**	<u>-0.10 NS</u> -0.44*	<u>-0.21 NS</u> -0.45**	<u>-0.10 NS</u> -0.44 NS	<u>-0.10 NS</u> -0.43 NS	60.5	28.9	15.8	26.3		
		<i>P. dominula</i> / <i>E. schmitti</i>	35	<u>0.16 NS</u> 0.16 NS	<u>0.14 NS</u> 0.14 NS	<u>0.04 NS</u> 0.04 NS	<u>0.13 NS</u> 0.13 NS	<u>0.13 NS</u> 0.13 NS	7.9	2.6	0	0		
Луганская обл., Провальская степь, ЛПР, 2006 г., $N = 18$	Р	<i>P. nimpha</i> / <i>L. argiolus</i>	36	<u>-0.68*</u> -0.82**	<u>-0.7*</u> -0.88**	<u>0.18 NS</u> 0.43 NS	<u>-0.88***</u> -0.87*	<u>-0.88**</u> -0.87**	100	33.3	11.1	55.6	не измеряли	

Примечание: Р – растения, У – укрытия; N – число гнезд. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$ и NS – статистически незначимые различия.

Таблица Г.1 – Частоты встречаемости вариантов рисунка разных частей тела самок и самцов трех видов ос-полистов на юге Украины [по: Русина, 2009]

		Самки			Самцы		
		<i>P. dominula</i>	<i>P. nimpha</i>	<i>P. gallicus</i>	<i>P. dominula</i>	<i>P. nimpha</i>	<i>P. gallicus</i>
Клипеус	C1	18.2	0	0.5	100	100	100
	C2	17.2	0.7	1.6	0	0	0
	C3	48.1	14.3	85.3	0	0	0
	C4	7.3	2.2	0	0	0	0
	C5	9.2	82.8	2.4	0	0	0
	C6	0	0	10.2	0	0	0
Жвалы	M1	97.3	0	100	100	100	100
	M2	2.7	100	0	0	0	0
Мезоскуту м	Ms1.1	0	0	0	0.1	0.2	0.3
	Ms1.2	0	0	0	0.2	0.3	0.2
	Ms1.3	0	23.7	0	0.2	0.4	0.5
	Ms1.4	0	6.2	0	0.1	0.3	0.4
	Ms1.5	0	0	0	0.1	0.2	0.3
	Ms2.1	0	0	0	0.3	0.4	0.3
	Ms2.2	0	1.8	0	1.2	0.5	0.2
	Ms2.3	0.04	3.1	0	1.1	0.6	0.3
	Ms2.4	0.01	4.7	5.5	1.3	0.3	0.2
	Ms2.5	0	1.8	0.5	0.9	0.4	0.2
	Ms3.1	0.23	2.7	0	65.7	63.3	1.5
	Ms3.2	13.86	3.9	0	22.1	23.4	87.4
	Ms3.3	56.78	26.1	0	1.4	4.7	2.9
	Ms3.4	27.79	24.3	84.3	0.5	2.2	2.3
	Ms3.5	1.29	1.7	3.1	3.1	0.3	2.2
	Ms4.1	0	0	0	0.3	0.5	0.1
	Ms4.2	0	0	0	0.3	0.4	0.2
	Ms4.3	0	0	0	0.7	0.3	0.3
	Ms4.4	0	0	3.9	0.2	0.6	0,1
	Ms4.5	0	0	2.7	0.2	0.7	0,1
	1-й тергит метасомы	1T1	1.0	0.4	0	6.9	0.9
1T2		19.0	14.5	23.5	14.1	12.6	10.3
1T3		73.5	45.4	29.6	77.5	66.8	28.7
1T4		5.3	17.7	25.5	0.5	13.0	32.7
1T5		1.2	22.0	21.4	1.0	6.7	25.7
2-й тергит метасомы	2T1	0	0	0	0	0	0
	2T2	0	0	0	0.4	6.3	1.0
	2T3	0	0	0	0	0.9	0
	2T4	0	0	0	1.1	0.4	0
	2T5	0	0	0	3.1	12.2	0
	2T6	0	0	0	2.2	2.2	0
	2T7	0	0	0	2.1	66.8	15.6
	2T8	0	0	4.9	0.4	4.0	55.5
	2T9	100	86.3	87.7	90.0	5.4	26.3
	2T10	0	13.7	6.7	0.5	1.6	1.0
	2T11	0	0	0.7	0.2	0.2	0.6

			Самки			Самцы		
			<i>P.</i>	<i>P.</i>	<i>P.</i>	<i>P.</i>	<i>P.</i>	<i>P.</i>
			<i>dominula</i>	<i>nimpha</i>	<i>gallicus</i>	<i>dominula</i>	<i>nimpha</i>	<i>gallicus</i>
Тазики пары ног	1-й	1Cx1	0	0	0	0.1	51.2	42.6
		1Cx2	0	0	0	0	48.8	0
		1Cx3	0	0	0	0	0	25.7
		1Cx4	0	0	0	1,6	0	26,7
		1Cx5	0	0	0	0	0	5,0
		1Cx6	0	0	0	35.5	0	0
		1Cx7	0	0	0	3.2	0	0
		1Cx8	0	0	0	50.7	0	0
		1Cx9	100	100	100	8.9	0	0
Мезоплевры		Mr1	0	0	0	13.2	53.1	4.0
		Mr2	0	0	0	0	0	0
		Mr3	0	0	0	10.7	0	0
		Mr4	0	0	0	0	46.9	8.9
		Mr5	0	0	0	8.8	0	0
		Mr6	0	0	0	6.2	0	39.6
		Mr7	0	0	0	22.3	0	30.7
		Mr8	0	0	0	5.6	0	16.8
		Mr9	100	100	100	33.2	0	0
Тазики пары ног	2-й	2Cx1	0	0	0	0.3	57.4	85.2
		2Cx2	0	0	0	0	42.6	14.8
		2Cx3	0	0	0	0.9	0	0
		2Cx4	0	0	0	1.2	0	0
		2Cx5	0	0	0	3.5	0	0
		2Cx6	0	0	0	0.7	0	0
		2Cx7	0	0	0	0.8	0	0
		2Cx8	0	0	0	17.2	0	0
		2Cx9	0	0	0	23.1	0	0
		2Cx10	100	100	100	52.3	0	0
Тазики пары ног	3-й	3Cx1	0	0	0	0	68.9	55.5
		3Cx2	0	0	0	0	31.1	0
		3Cx3	0	0	0	0.9	0	0
		3Cx4	0	0	0	0.4	0	0
		3Cx5	0	0	0	0.6	0	0
		3Cx6	0	0	0	0	0	32.6
		3Cx7	100	100	100	98.1	0	11.9
2-й стернит		2S1	0	0	0	0	93.6	0
		2S2	0	0	0	0	6.4	0
		2S3	0	0	0	0.3	0	0
		2S4	0	0	0	0.9	0	0
		2S5	0	0	0	1.1	0	0
		2S6	0	0	0	0.6	0	0
		2S7	100	100	100	97.1	0	100
4-й стернит		4S1	100	1.3	95.8	100	16.6	100
		4S2	0	98.7	2.3	0	83.4	0
		4S3	0	0	1.9	0	0	0
5-й стернит		5S1	100	0.1	3.4	100	100	100
		5S2	0	99.9	7.1	0	0	0
6-й стернит		5S3	0	0	89.5	0	0	0
		6S1	100	7.5	100	100	100	100
		6S2	0	92.5	0	0	0	0

Таблица Г.2 – Встречаемость вариантов рисунков у самок (основательниц и будущих основательниц) *Polistes gallicus* ЧБЗ в 2004–2005 гг. [по: Русина и др., 2005; Rusina et al., 2011]

Вариант	04-1 (N=88)	04-2 (N=37)	04-3 (N=11)	04-4 (N=201)	05-1 (N=121)	05-2 (N=51)	05-3 (N=34)	05-4 (N=1195)
Клипеус								
C1	0	0	0	1.9	0	0	0	0
C2	1.1	2.7	0	0.5	0	0	0	0.5
C3	75.0	86.5	81.8	84.1	76.1	84.3	82.3	83.9
C4	23.9	8.1	9.1	10.5	23.9	15.7	17.7	14.2
C5	0	2.7	9.1	3.0	0	0	0	1.4
C6	0	0	0	0	0	0	0	0
Мезоскутум								
Ms2.4	0	0	0	0	0	0	0	0.1
Ms2.5	67.1	54.1	54.5	13.4	1.6	1.9	2.9	7.4
Ms3.4	27.3	45.9	45.5	82.1	92.6	94.2	94.2	91.3
Ms3.5	5.6	0	0	4.5	5.8	3.9	2.9	1.2
1-й тергит метасомы								
1T2	32.9	35.2	27.3	28.9	40.5	35.3	32.4	22.8
1T3	15.9	32.4	54.5	32.3	7.4	21.6	26.5	35.8
1T4	23.8	8.1	18.2	17.9	17.4	23.5	17.6	23.8
1T5	27.4	24.3	0	20.9	34.7	19.7	23.5	17.6
2-й тергит метасомы								
2T8	3.4	0	0	0	0.9	0	0	0
2T9	89.8	100	100	85.6	85.9	94.1	91.2	97.7
2T10	3.4	0	0	14.4	12.4	3.9	5.9	2.3
2T11	3.4	0	0	0	0.8	2.0	2.9	0

Примечание: здесь и далее 4–1, 05–1 – варианты рисунка самок, загнездившихся весной; 04–2, 05–2 – варианты рисунка самок-основательниц, выживших к выходу рабочих; 04–3, 05–3 – варианты рисунка самок-основательниц, в семьях которых были выращены будущие основательницы; 04–4, 05–4 – варианты рисунка будущих основательниц.

Таблица Г.3 – Значения критерия χ^2 выборок самок-основательниц и будущих основательниц *Polistes gallicus* при сезонном изменении их состава в популяции [по: Русина и др., 2005; Rusina et al., 2011]

Признаки рисунка	Самки-основательницы 04–1 и 04–2	Самки-основательницы 04–2 и 04–3	Самки-основательницы 04–3 и будущие основательницы 04–4	Самки-основательницы 05–1 и 05–2	Самки-основательницы 05–2 и 05–3	Самки-основательницы 05–3 и будущие основательницы 05–4
C	6.58 <i>NS</i>	1.16 <i>NS</i>	1.48 <i>NS</i>	1.46 <i>NS</i>	0.06 <i>NS</i>	1.04 <i>NS</i>
Ms	5.57 <i>NS</i>	0.001 <i>NS</i>	13.6**	0.27 <i>NS</i>	0.14 <i>NS</i>	1.80 <i>NS</i>
1T	6.91 <i>NS</i>	4.77 <i>NS</i>	3.84 <i>NS</i>	9.83 <i>NS</i>	0.74 <i>NS</i>	3.30 <i>NS</i>

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Г.4 – Значения критерия χ^2 для выборок самок (самки-основательницы и будущие основательницы) 2004–2005 гг. [по: Русина и др., 2005]

	Самки-основательницы 04–1 и 05–1	Самки-основательницы 04–2 и 05–2	Самки-основательницы 04–3 и 05–3	Будущие основательницы 04–4 и 05–4
Клипеус	1.38 <i>NS</i>	3.75 <i>NS</i>	3.48 <i>NS</i>	28.54***
Мезоскутум	108.02***	32.57***	16.95**	20.92***
1-й тергит	6.07	4.18	4.62	6.86
метасомы	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>

*** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Г.5 – Встречаемость массовых и редких фенотипов самок *Polistes gallicus* (в %) в 2004–2005 гг. [по: Русина и др., 2005]

Фенотипы	1	2	3	4
2004 г.				
С3–Ms3.4–1Т5	4.6	8.1	0	10.0
С3–Ms3.4–1Т4	4.6	2.7	9.1	13.4
С3–Ms3.4–1Т3	2.3	18.9	18.2	27.9
С3–Ms3.4–1Т2	9.1	10.8	9.1	23.9
С3–Ms2.5–1Т5	6.8	10.8	0	0.5
С3–Ms2.5–1Т4	13.6	2.7	0	1.0
С3–Ms2.5–1Т3	11.4	10.8	27.2	2.0
С3–Ms2.5–1Т2	18.1	21.6	18.2	3.9
Все массовые	70.5	86.4	81.8	82.6
Прочие	29.5	13.6	18.2	17.4
2005 г.				
С3–Ms3.4–1Т5	25.6	13.7	20.6	14.3
С3–Ms3.4–1Т4	8.3	17.7	8.8	18.9
С3–Ms3.4–1Т3	4.9	19.6	23.5	29.8
С3–Ms3.4–1Т2	31.4	31.4	26.5	14.2
С3–Ms2.5–1Т5	1.2	0	0	0.1
С3–Ms2.5–1А2	0	0	0	0.3
С3–Ms2.5–1Т3	0	0	0	0.4
С3–Ms2.5–1Т2	1.2	0	0	4.9
Все массовые	72.6	82.4	79.4	82.9
Прочие	27.4	17.6	20.6	17.1

Примечание: 1 – весенняя выборка самок-основательниц; 2 – самки-основательницы, выжившие и вырастившие рабочих; 3 – самки-основательницы, вырастившие будущих самок-основательниц; 4 – будущие основательницы.

Таблица Г.6 – Коэффициенты корреляции Спирмена между фенотипами самок-основательниц и будущих основательниц в 2004–2005 гг.

Варианты рисунков будущих основательниц	Варианты рисунков самок-основательниц								
	С			Ms			1Т		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	2004								
С	0.34 ***	0.59 ***	0.07	-0.07	-0.31 ***	0.07	-0.19 **	-	0.07
Ms	-0.30 ***	-0.36 ***	- 0.15	-0.04	0.039	-0.15	0.03	-	-0.15
1Т	-0.22 ***	-0.19 **	-	0.18 **	0.13	-	0.15 *	-	-
	2005								
С	0.22 ***	0.21 ***	0.43 ***	0.15 ***	0.18 ***	-0.21*	-0.05	-0.07 *	0.17 *
Ms	-0.01	0.01	- 0.03	0.34	0.37	-0.01	-0.08	-0.05	-0.26 **
1Т	0.06	- 0.01	0.50 ***	0.02	0.05	-0.27**	0.30 ***	0.30 ***	0.12

Примечание. 1 – все семьи, 2 – успешные семьи, 3 – семьи, зараженные паразитоидами первой генерацией *Elasmus schmitti*. * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Г.7 – Встречаемость вариантов рисунка у будущих самок-основательниц *Polistes dominula* из семей с разным режимом кормления

Клипеус					Мезоскутум					1-й тергит метасомы			
C1	C2	C3	C4	C5	Ms3.1	Ms3.2	Ms3.3	Ms3.4	Ms3.5	T1	T2	T3	T4
Эксперимент 1 ($N = 21$)													
0	4.8	80.9	9.5	4.8	0	0	76.19	23.81	0	0	4.76	95.24	0
Контроль 1 ($N = 81$)													
0	7.4	61.7	11.1	19.8	0	9.9	85.2	4.9	0	0	12.3	85.2	2.5
Эксперимент 2 ($N = 36$)													
22.2	13.9	61.1	2.8	0	0	5.6	44.4	47.2	2.8	0	41.7	47.2	11.1
Контроль 2 ($N = 112$)													
1.8	19.6	57.2	19.6	1.8	0	40.2	52.7	7.1	0	4.5	40.1	55.4	0
Эксперимент 3 «прямокрылые» ($N = 41$)													
0	34.1	53.7	9.8	2.4	0	24.4	65.9	9.8	0	2.4	31.7	63.4	2.4
Эксперимент 3 «мухи» ($N = 24$)													
0	20.8	75.0	4.2	0	0	4.2	83.3	12.5	0	0	33.3	62.5	4.2
Контроль 3 ($N = 45$)													
4.4	26.7	60.0	8.9	0	0	11.1	71.1	17.8	0	0	13.3	86.7	0

Таблица Г.8 – Размеры будущих самок-основательниц *Polistes dominula*, выращенных при дефиците корма (Эксперимент 1)

Параметры	Экспериментальная группа	Контрольная группа	Тест Манна-Уитни
WgIL	307 [301; 328] ($N = 8$)	364.9 ± 19.01 ($N = 19$)	***
WgIW	119 [114; 124] ($N = 8$)	134.6 ± 5.49 ($N = 19$)	***
WgIIL	242 [234; 260] ($N = 8$)	282 ± 19.98 ($N = 19$)	**
WgIIW	59 [58; 62] ($N = 8$)	69.7 ± 5.54 ($N = 19$)	**
HW	103 [100; 116] ($N = 21$)	119 [117; 121] ($N = 19$)	***

Примечания: 1. Размеры даны в условных единицах. 2.* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Г.9 – Размеры будущих самок-основательниц *Polistes dominula*, выращенных при дефиците рабочих (Эксперимент 2)

Параметры	Экспериментальная группа ($N = 22$)	Контрольная группа ($N = 20$)	Тест Манна-Уитни
WgIL	11.6 ± 0.26	11.8 ± 0.34	*
WgIW	4.3 ± 0.51	3.6 ± 0.21	***
WgIIL	8.1 ± 0.37	8.4 [8.3; 8.6]	**
WgIIW	2.2 ± 0.23	2.4 ± 0.39	*
HW	3.4 [3.3; 3.6]	3.6 ± 0.21	**

Примечание: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Таблица Г.10 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самок-основательниц и будущих самок-основательниц *Polistes nimpha*

Мезоскутум						1-й тергит метасомы			4-й стернит метасомы	
<i>Ms2.3</i>	<i>Ms2.4</i>	<i>Ms2.5</i>	<i>Ms3.3</i>	<i>Ms3.4</i>	<i>Ms3.5</i>	<i>T3</i>	<i>T4</i>	<i>T5</i>	<i>S1</i>	<i>S2</i>
1. Раногнездящиеся на холмах ($N = 24$)										
4.17	4.17	4.17	8.33	12.5	66.66	12.5	20.83	66.67	75	25
2. Промежуточная по срокам гнездования группа основательниц на холмах ($N = 21$)										
0	0	9.52	0	19.05	71.43	9.52	9.52	80.96	80.95	19.05
3. Поздногнездящиеся на холмах ($N = 22$)										
0	9.09	0	4.55	9.09	77.27	9.09	13.64	77.27	86.36	13.64
4. Раногнездящиеся в долине ($N = 7$)										
0	0	0	0	28.57	71.43	28.57	0	71.43	71.43	28.57
5. Промежуточная по срокам гнездования группа основательниц в долине ($N = 24$)										
4.17	0	4.17	4.17	29.17	58.32	4.17	29.17	66.66	91.67	8.33
6. Поздногнездящиеся в долине ($N = 8$)										
0	25	0	12.5	12.5	50	25	0	75	87.5	12.5
7. Гнездящиеся в скоплениях ($N = 37$)										
5.41	16.22	0	0	13.5	64.87	18.92	13.51	67.57	81.08	18.92
8. Будущие самки-основательницы (общая выборка) ($N = 163$)										
3.68	13.5	10.43	0	2.45	69.94	26.99	15.34	67.67	79.75	20.25
9. Незараженные будущие самки-основательницы ($N = 45$)										
6.67	31.10	15.56	0	6.67	40	26.67	8.89	64.44	62.22	37.78
10. Будущие самки-основательницы, зараженные <i>Sphexicozela connivens</i> ($N = 43$)										
6.98	13.95	27.91	0	0	51.16	39.53	6.98	53.49	88.37	11.63
Сильно зараженные будущие основательницы ($N = 16$)										
6.25	18.75	25	0	0	50	25	0	75	93.75	6.25
Слабо зараженные будущие основательницы ($N = 27$)										
7.41	14.81	25.93	0	0	51.85	48.15	11.11	40.74	85.19	14.81

Таблица Г.11 – Размеры будущих самок-основательниц *Polistes nimpha*

Параметр	1. Сильно зараженные (<i>N</i> = 15)	2. Слабо зараженные (<i>N</i> = 27)	3. Незара- женные (<i>N</i> = 19)	<i>H</i> – тест Крускала –Уоллиса	Критерий Данна		
					1 и 2	2 и 3	1 и 3
HW	52.79 ± 1.57	52.47 ± 1.87	53.23 ± 1.60	2.18	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
WgIL	156.41 ± 6.42	160.89 ± 7.26	165.17 ± 7.03	8.39*	<i>NS</i>	<i>NS</i>	**
WgIW	60.49 ± 2.08	61.18 ± 3.05	61.90 ± 3.26	1.66	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
WgIIL	122.2 ± 6.54	126.08 ± 5.26	128.69 ± 5.84	6.23*	<i>NS</i>	<i>NS</i>	*
WgIIW	30.98 ± 1.89	32.02 ± 1.89	32.18 ± 1.78	3.14	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>

Примечание. Размеры даны в условных единицах.

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Г.12 – Различия встречаемости вариантов рисунков самок-основательниц *P. dominula* в разных местообитаниях по критерию χ^2 (по: Руси́на, 2009)

Выборки	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
07-1 и 07-2	9.84*; <i>df</i> = 4	0.74; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	1.48; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>
07-1 и 07-3	3.86; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	2.29; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	6.68*; <i>df</i> = 2
07-2 и 07-3	4.73; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	12.62**; <i>df</i> = 3	7.57*; <i>df</i> = 2
08-1 и 08-2	19.17***; <i>df</i> = 4	0.59; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	11.08*; <i>df</i> = 3
08-1 и 08-3	24.59***; <i>df</i> = 4	0.23; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	20.62***; <i>df</i> = 3
08-2 и 08-3	0.79; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	0.07; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	1.22; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>
07-1 и 08-1	10.13*; <i>df</i> = 4	76.32***; <i>df</i> = 3	5.71; <i>df</i> = 3; <i>NS</i>
07-2 и 08-2	4.26; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	10.08**; <i>df</i> = 2	5.26; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>
07-3 и 08-3	8.99*; <i>df</i> = 3	3.73; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	0.59; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>

Примечание: 07-1, 08-1 – выборки самок с растений 2007 и 2008 гг.; 07-2, 08-2 и 07-3, 08-3 – выборки самок из старых и новых укрытий по годам соответственно.

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Г.13 – Варианты рисунка (в %) самок-основательниц *P. nitpha* в разных отделениях ЛПЗ

Признак и вариант	I						II						III	
	2007		2008				2007		2008				2008	
	1	2	4	1	2	4	1	3	4	1	3	4	4	
Ms	3.2	4	0	3	2	0	1	0	0	0	0	3	2	4
	3.3	43	40	42	54	37	53	25	17	19	42	30	35	22
	3.4	0	0	0	3	0	3	8	8	8	0	0	0	4
	3.5	54	60	55	41	63	43	67	75	72	58	67	63	70
IT	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	3	25	60	30	37	37	37	17	21	19	10	13	11	7
	4	32	20	30	26	0	24	17	12	14	48	27	37	74
2S	5	43	20	40	35	63	38	66	67	67	42	60	52	19
	1	96	100	97	90	87	89	83	87	86	90	92	91	100
3S	2	4	0	3	10	13	11	17	13	14	10	8	9	0
	1	96	100	94	88	100	89	92	87	89	81	87	84	100
4S	2	4	0	6	12	0	11	8	13	11	19	13	16	0
	1	79	40	73	69	87	71	75	54	61	35	62	51	81
Число самок	2	21	60	27	31	13	29	25	46	39	65	38	49	19
		28	5	33	68	8	76	12	24	36	31	40	71	27

Примечание: гнездование самок (1) – на карагане; (2) – на миндале, (3) - на пырее; (4) – общая выборка на участке. I – Провальское отделение, II – Стрельцовское отделение, III – Станично-Луганское отделение.

Таблица Г.14 – Различия встречаемости вариантов рисунков у самок-основательниц *P. niphа* в разных частях ареала по критерию χ^2

	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Крым – Херсонская обл.	1.80; <i>df</i> = 1; <i>NS</i>	4.26; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	19.16***; <i>df</i> = 3
Крым – Луганская обл.	21.17***; <i>df</i> = 1	1.23; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	47.88***; <i>df</i> = 3
Крым – Сумская обл.	4.65*; <i>df</i> = 1	0.70; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	23.29***; <i>df</i> = 3
Крым – Курганская обл.	13.80**; <i>df</i> = 2	46.88***; <i>df</i> = 3	27.66***; <i>df</i> = 3
Херсонская обл. – Луганская обл.	9.34**; <i>df</i> = 1	2.38; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	57.91***; <i>df</i> = 3
Херсонская обл. – Сумская обл.	1.99*; <i>df</i> = 1	3.67; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	33.58***; <i>df</i> = 3
Херсонская обл. – Курганская обл.	5.36; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	29.55***; <i>df</i> = 3	32.86***; <i>df</i> = 3
Луганская обл. – Сумская обл.	---	2.09; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	0.99; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>
Луганская обл. – Курганская обл.	4.99*; <i>df</i> = 1	47.98***; <i>df</i> = 3	20.83***; <i>df</i> = 3
Сумская обл. – Курганская обл.	1.05; <i>df</i> = 1; <i>NS</i>	12.99**; <i>df</i> = 3	8.76*; <i>df</i> = 3

* – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Г.15 – Частоты встречаемости фенотипов самок-основательниц *P. nitrpa* в разных частях ареала

Фенотип	Крым (<i>N</i> = 126)	Херсон- ская обл. (<i>N</i> = 38)	Луган- ская обл. (<i>N</i> = 116)	Сумская обл. (<i>N</i> = 24)	Курган- ская обл., укрытия (<i>N</i> = 27)	Курган- ская обл., растения (<i>N</i> = 20)
C3-Ms3.4-1T5	1.6	0	0	0	0	0
C3-Ms3.4-1T4	3.2	0	0	0	0	0
C3-Ms3.4-1T3	4.7	0	0	0	0	0
C3-Ms3.4-1T2	0.8	5.2	0	0	0	0
C3-Ms3.3-1T5	0.8	0	0	0	0	0
C3-Ms3.3-1T4	4.7	2.6	0	0	0	0
C3-Ms3.2-1T4	0.8	0	0	0	0	0
C5-Ms3.5-1T5	0	0	0	0	18.5	90
C5-Ms3.5-1T4	0	0	0	0	3.7	0
C5-Ms3.5-1T3	0	0	0	0	14.8	0
C5-Ms3.4-1T5	12.7	0	32.8	58.3	0	0
C5-Ms3.4-1T4	15.9	10.5	16.4	8.3	7.4	0
C5-Ms3.4-1T3	18.3	21.1	1.7	0	3.7	0
C5-Ms3.4-1T2	0.8	5.3	0	0	3.7	0
C5-Ms3.3-1T5	1.6	0	14.6	0	0	0
C5-Ms3.3-1T4	10.3	15.8	23.3	25	0	0
C5-Ms3.3-1T3	22.2	21.1	6.9	4.2	0	0
C5-Ms3.3-1T2	0	7.9	0	0	0	0
C5-Ms3.2-1T5	0	0	0	0	3.7	0
C5-Ms3.2-1T4	0	5.3	0.9	0	7.4	0
C5-Ms3.2-1T3	0	2.6	3.4	4.2	33.3	0
C5-Ms3.2-1T2	1.6	2.6	0	0	3.7	0
C6-Ms3.5-1T5	0	0	0	0	0	10
Массовые фенотипы	96.8	100	99.1	100	100	100
Редкие фенотипы	3.2	0	0.9	0	0	0

Таблица Д 1 – Демографические параметры семей *Polistes gallicus* в Херсонской обл., 2005–2009 гг.

Параметр	Херсон, 2005 г. (N = 23)	ЧБЗ, 2006 г. (N = 66)	Херсон, 2006 г. (N = 107)	Херсон, 2007 г. (N = 107)	ЧБЗ, 2008 г. (N = 92)	Херсон, 2008 г. (N = 26)	ЧБЗ, 2009 г. (N = 27)	Херсон, 2009 г. (N = 69)
Ячей	46.2 (43.17 49.26) 7.039	35 [29; 44]	44 [38; 47]	43 [35; 47]	42.8 [30.5; 48]	47 [44; 54]	40.1 (36.33-43.82) 9.462	43 [39; 48]
Яйца	5.5 (4.49-6.56) 2.391	4 [0; 5]	6 [5; 8]	6 [5; 7]	4 [0; 5]	6 [5; 6]	3 [1; 5]	6 [5; 8]
Личинки I возраста	3.7 (3.21-4.26) 1.214	0 [0; 0]	4 [3; 5]	4 [3; 4]	0 [0; 0]	4 [3; 5]	0 [0; 2]	4 [3; 5]
Личинки II возраста	4.1 (3.51-4.75) 1.424	0 [0; 2]	4 [3; 5]	4 [3; 5]	0 [0; 2]	4 [3; 5]	0 [0; 2]	4 [3; 5]
Личинки III возраста	3 [1; 3]	2 [0; 3]	3 [2; 4]	3 [2; 4]	2 [1; 3]	1 [1; 4]	2 [1; 3]	3 [3; 4]
Личинки IV возраста	3.4 (2.53-4.25) 1.994	0 [0; 2]	3 [3; 4]	3 [2; 4]	0 [0; 3]	3 [2; 6]	2 [0; 3]	3 [2; 4]
Личинки V возраста	4.5 (3.75-5.20) 1.675	0 [0; 2]	4 [3; 5]	3 [2; 4]	0 [0; 2]	5 [4; 6]	0 [0; 2]	4 [3; 5]
Куколки	1 [0; 2]	0 [0; 2]	2 [1; 3]	2 [1; 3]	1 [0; 3]	2 [1; 4]	0 [0; 2]	3 [1; 4]
Пустые ячей	20.9 (18.72-23.02) 4.966	26.3 (24.31-28.30) 8.126	15 [13; 19]	15 [13; 16]	34 [22; 36]	20.4 (19.05-21.79) 3.396	28.8 (25.84-31.79) 7.514	14.8 (13.95-15.73) 3.693
Расстояние до ближайшего соседа, м	2.6 (2.15-3.09) 1.084	4 [3; 6.3]	2.8 [2; 3]	1.7 [0.9; 2.5]	25 [5; 50]	2 [1; 5]	0.3 [0.2; 0.3]	1.9 [1.4; 3.0]
Высота прикрепления гнезда, м	0.5 (0.48-0.56) 0.089	0.55 [0.46; 0.65]	0.54 [0.43; 0.63]	0.4 (0.01-0.42) 0.127	0.54 [0.46; 0.65]	0.5 [0.5; 0.6]	0.5 (0.43-0.49) 0.078	0.5 [0.43; 0.57]

Примечание: N – число гнезд.

Таблица Д 2 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самок-основательниц *Polistes gallicus* в Херсонской обл., 2005–2009 гг.

Варианты рисунка	Херсон, 2005 г. (N = 23)	ЧБЗ, 2006 г. (N = 66)	Херсон, 2006 г. (N = 107)	Херсон, 2007 г. (N = 107)	ЧБЗ, 2008 г. (N = 92)	Херсон, 2008 г. (N = 26)	ЧБЗ, 2009 г. (N = 27)	Херсон, 2009 г. (N = 69)	
Клипеус	C2	0	0	0	2.2	0	0	0	
	C3	65.2	81.8	84.1	81.5	80.8	84.1	75.4	
	C4	4.3	0	0.9	0	0	7.5	1.5	
	C5	30.5	18.2	15	16.3	19.2	8.4	25.9	23.2
	Мезо- скутум	Ms2.5	4.3	0	1.9	0	0	4.7	3.7
	Ms3.5	95.7	92.4	58.9	96.7	96.2	89.7	92.6	72.5
	Ms4.5	0	7.6	39.2	3.3	3.8	5.6	3.7	1.4
1-й тергит	1T1	0	0	0	0	0	0	0	5.8
	1T2	13.0	1.5	10.3	0	0	5.6	25.9	18.8
	1T3	43.5	42.4	40.2	55.4	61.5	52.3	25.9	40.6
	1T4	30.5	48.5	30.8	33.7	23.1	17.8	22.3	27.5
	1T5	13.0	7.6	18.7	10.9	15.4	24.3	25.9	7.3
2-й тергит	2T9	100	98.5	89.7	100	100	95.3	92.6	98.6
	2T10	0	1.5	10.3	0	0	3.7	7.4	1.4
	2T11	0	0	0	0	0	1.0	0	0
4-й стернит	4S1	69.6	93.9	100	78.3	88.5	94.4	85.2	76.8
	4S2	30.4	6.1	0	21.7	11.5	5.6	14.8	23.2
5-й стернит	5S1	0	0	0	0	0	13.1	25.9	0
	5S2	100	100	100	100	100	86.9	74.1	100

Таблица Д 3 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена демографических, пространственных и фенотипических характеристик самок-основательниц *Polistes gallicus* и их семей, 2005–2009 гг.

Демографические показатели	C	Ms	T	S	Высота прикрепления гнезда	Расстояние до ближайшего соседа
Окрестности г. Херсона, 2005 г. (N = 23)						
Ячеи					-0.43*	-0.44*
Яйца			0.30*	-0.38**		
Личинки II возраста	-0.30*				0.34*	
Личинки III возраста			0.32*	0.30*		
Личинки IV возраста				-0.30*		
Личинки V возраста				-0.43**		
Куколки	-0.49***			-0.32*		
Пустые			0.38**	0.61***		-0.44*
ЧБЗ, 2006 г. (N = 66)						
Ячеи					-0.64***	
Личинки I возраста					-0.28*	
Личинки IV возраста						
Куколки					-0.29*	
Окрестности г. Херсона, 2006 г. (N = 107)						
Ячеи					-0.42***	
Яйца					-0.29**	
Личинки I возраста					-0.40***	
Личинки II возраста					-0.47***	
Личинки III возраста					-0.29**	
Личинки IV возраста					-0.48***	
Личинки V возраста						-0.27**
Куколки			-0.21*		-0.20*	
Пустые					-0.28**	
Окрестности г. Херсона, 2007 г. (N = 107)						
Ячеи		0.20*				
Яйца	0.24*					
Личинки I возраста					-0.35***	
Личинки II возраста					-0.34***	
Личинки III возраста		0.24*			-0.40***	
Личинки IV возраста			-0.19*		-0.39***	
Личинки V возраста			-0.20*		-0.28**	
Пустые					-0.32***	
ЧБЗ, 2008 г. (N = 92)						
Куколки					-0.22*	
Окрестности г. Херсона, 2008 г. (N = 26)						
Ячеи					-0.67***	-0.51**
Личинки IV возраста					-0.51**	
Личинки V возраста				0.42*		
Куколки					-0.44*	-0.46*
ЧБЗ, 2009 г. (N = 27)						
Ячеи					0.47*	
Личинки I возраста					0.51***	
Личинки II возраста	-0.42*				0.49**	
Личинки V возраста					0.36*	
Куколки					0.66***	
Окрестности г. Херсона, 2009 г. (N = 69)						
Ячеи		0.23*				-0.26*
Яйца						-0.28*
Личинки I возраста		-0.27*				
Личинки IV возраста						-0.30*
Куколки	-0.24*				-0.30*	
Пустые ячеи					0.41***	

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Таблица Д 4 – Коэффициенты ранговой корреляции демографических характеристик семей и фенотипических характеристик самок-основательниц

Polistes nimpha

Демографические показатели семьи	Стрельцовское отделение					Провальское отделение			
	2007 г.		2008 г.			2007 г.		2008 г.	
	карагана		пырей		пырей			I	II
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Мезоскутум									
Число ячеек	-0.62	-0.24	0.06	-0.04	0.36*	-0.08	0.01	-0.04	-0.34
Число рабочих	-0.21	-0.27	0.00	-0.12	0.40*	-0.19	-0.06	-0.03	-0.06
Число ячеек с <i>L. argiolus</i>	0.85*	-0.49	-0.07	-0.15	-0.33	0.37	0.27	0.18	0.32
Доля ячеек с <i>L. argiolus</i>	0.84*	-0.37	-0.23	-0.21	-0.33	0.39	0.24	0.16	0.31
Доля личинок II возраста	0.41	0.12	-0.06	-0.16	-0.41*	-0.03	0.02	-	-
Доля личинок I и II возрастов	0.00	-0.12	0.10	0.10	-0.42*	0.32	0.26	0.07	-0.44*
Число личинок III возраста	0.61	-0.64*	-0.20	-0.07	-0.08	-0.16	-0.06	0.34	-0.36
Доля личинок III возраста	-0.83*	-0.80**	-0.19	-0.01	0.09	-0.12	-0.03	0.31	-0.23
Число личинок V возраста	-0.44	-0.28	0.23	-0.05	0.41*	-0.21	-0.16	0.13	-0.06
Доля личинок V возраста	-0.21	-0.16	0.39	-0.06	0.41*	0.01	0.07	0.26	0.12
I-й тергит метасомы									
Доля личинок I и II возрастов	-0.5	-0.23	-0.06	-0.16	0.17	0.04	-0.00	-0.10	-0.40*
Число личинок IV возраста	0.11	0.17	-0.52	0.55*	-0.12	-0.33	-0.26	-0.11	0.21
Доля личинок IV возраста	-0.14	0.11	-0.55	0.55*	-0.21	-0.34	-0.26	-0.23	0.11
Доля личинок V возраста	0.02	0.00	0.13	-0.39	0.40*	-0.12	-0.11	0.28	0.07
Число личинок IV и V возрастов	-0.54	0.28	0.07	0.48*	-0.07	-0.22	-0.17	0.22	0.15
Доля личинок IV и V возрастов	0.51	0.08	0.06	0.46*	-0.14	-0.20	-0.16	0.19	-0.38*
4-й стернит метасомы									
Доля личинок I возраста	-0.41	-0.42	0.22	0.02	-0.24	-0.44*	0.28	-	-
Число личинок I и II возрастов	-0.42	-0.42	0.29	0.06	-0.01	0.18	0.26	0.13	-0.41*
Доля личинок I и II возрастов	-0.41	-0.42	0.07	0.04	0.02	-0.47*	0.34	-0.10	0.33
Число личинок V возраста	-0.66	0.66*	0.17	-0.12	-0.06	-0.28	-0.24	0.35	0.05
Доля личинок V возраста	0.83*	0.75**	-0.05	-0.25	-0.09	-0.26	-0.28	0.30	-0.12

Примечание: 1, 3, 5, 6, 9 – успешные семьи; 2, 4, 7, 8 – группа успешных семей и семей, зараженных до выхода рабочих. I, II – выборки семей.

* – $p < 0.05$.

Таблица Д 5 – Показатели характера формирования скоплений гнезд *Polistes dominula* в 2003–2005 гг. [по: Русина и др., 2007б]

Параметр скопления	2003 г.	2004 г.	2005 г.	Отличия между годами (тест Краскела–Уоллиса, H)	Межгодовые сравнения (тест Данна)		
					2003 и 2004 гг.	2004 и 2005 гг.	2003 и 2005 гг.
Число самок-основательниц в скоплении	4 [3; 7]	4.5 [3; 8]	4 [3; 5]	1.22 NS	NS	NS	NS
Число гнезд в скоплении	3 [3; 5]	3 [2; 3]	4 [2.5; 4.5]	7.99*	**	**	NS

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 6 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самок-основательниц *Polistes dominula* при одиночном гнездовании и при гнездовании в скоплениях в 2004–2005 гг.

Клипеус		Мезоскутум				1-й тергит метасомы							
C1	C2	C3	C4	C5	Ms 3.1	Ms 3.2	Ms 3.3	Ms 3.4	1T1	1T2	1T3	1T4	1T5
Самки из одиночных гнезд, 2004 (N = 46)													
13	13	47.8	15.3	10.9	0	56.5	41.3	2.2	0	2.2	97.8	0	0
Самки из скоплений, 2004 (N = 149)													
13.4	17.4	50.3	8.2	10.7	0	24.2	62.4	13.4	0	7.4	86.6	6	0
Самки из одиночных гнезд, 2005 (N = 19)													
15.7	21.1	31.6	15.8	15.8	5.3	31.6	57.8	5.3	0	31.6	63.1	5.3	0
Самки из скоплений, 2005 (N = 85)													
14.1	20.0	49.4	11.8	4.7	0	3.5	82.4	14.1	2.4	20.0	65.8	11.8	0

Таблица Д 7 – Различия встречаемости вариантов рисунка у самок-основательниц *Polistes dominula* в разных группах в 2004 и в 2005 гг. по критерию χ^2

Группы самок	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Самки из одиночных гнезд и самки из гнезд в скоплениях, 2004 г.	2.32; $df = 4$; NS	19.27*** ; $df = 2$	4.83; $df = 2$; NS
Самки из одиночных гнезд и самки из гнезд в скоплениях, 2005 г.	4.14; $df = 2$; NS	20.76*** ; $df = 3$	2.03; $df = 3$; NS

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 8 – Коэффициенты ранговой корреляции демографических, пространственных и фенотипических характеристик самок-основательниц *Polistes dominula* и их семей [по: Русина, 2009]

Демографические показатели	Клипеус	Высота прикрепления гнезда	Расстояние до ближайшего соседа
Поселение №1 (дубовые колки, $N = 21$)			
Ячей	-0.43*		
Яйца		-0.67***	
Куколки		-0.65**	
Доля куколок		-0.54**	
Пустые ячей			-0.43*
Поселение №2 (полынный, $N = 15$)			
Ячей	-0.45*		
Личинки I–III возрастов	-0.49*	0.51*	
Поселение №3 (пырейный, $N = 14$)			
Ячей	0.5*		
Личинки III возраста		0.57*	
Доля личинок III возраста		0.69*	
Личинки V возраста	0.53*		
Личинки IV–V возрастов	0.77***		
Доля личинок IV–V возрастов	0.53*		
Поселение №4 (пырейный, $N = 15$)			
Личинки III возраста	-0.62*		
Доля личинок III возраста	-0.58*		
Куколки	0.54*		
Доля куколок	0.55*		

Примечание: N – число гнезд.

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$.

Таблица Д 9 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самок-основательниц *Polistes dominula* в 2004 г.

Клипеус					Мезоскутум				1-й тергит метасомы				
C1	C2	C3	C4	C5	Ms3.2	Ms3.3	Ms3.4	Ms3.5	1T1	1T2	1T3	1T4	1T5
Гаплометроз ($N = 489$)													
16.9	19.0	50.1	7.8	6.1	0	12.3	64.0	23.7	0.7	5.3	83.8	10.2	0
Плеометроз ($N = 226$)													
7.5	17.2	51.6	13	10.7	0	51.2	47.9	0.9	0	7.4	85.2	7.4	0
Самки из малочисленных семей ($N = 122$)													
4.9	11.5	52.5	14.8	16.3	0	47.6	50.8	1.6	0	3.3	85.3	11.4	0
Самки из больших семей ($N = 93$)													
10.8	24.7	50.5	10.8	3.2	0	56	44	0	0	12.8	85	2.2	0
Самки высоких рангов ($N = 68$)													
7.4	14.6	50	17.7	10.3	0	53	47	0	0	8.8	88.2	3.0	0
Самки низких рангов ($N = 147$)													
7.5	18.4	52.3	10.9	10.9	0	50.3	48.3	1.4	0	6.8	83.7	9.5	0

Таблица Д 10 – Сравнение встречаемости вариантов рисунка самок-основательниц *Polistes dominula* 2004 г. разного социального ранга по критерию χ^2

Группы самок	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Гапло- и плеометроз, 2004 г.	19.44***; <i>df</i> = 4	143.20***; <i>df</i> = 3	3.66; <i>df</i> = 3; <i>NS</i>
Гаплометроз и семьи из 2–4 самок, 2004 г.	5.19; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	13.56**; <i>df</i> = 4	10.66*; <i>df</i> = 4
Гаплометроз и семьи из 5–9 самок, 2004 г.	14.38**; <i>df</i> = 4	1.93; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	2.63; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>
Семьи из 2–4 самок и семьи из 5–9 самок, 2004 г.	17.04**; <i>df</i> = 4	11.16 <i>df</i> = 14; <i>NS</i>	12.75**; <i>df</i> = 4
Гаплометроз и самки 1–2 рангов	2.84; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	2.83; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	1.33; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>
Гаплометроз и самки низких рангов	5.66; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	10.84*; <i>df</i> = 4	4.91; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>
Самки 1–2 рангов и ниже (в популяции)	2.06; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	1.0; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	3.08; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>
Самки 1 ранга и ниже (в семье)	12.12; <i>df</i> = 20; <i>NS</i>	4.29; <i>df</i> = 5; <i>NS</i>	18.75*; <i>df</i> = 10

Примечание: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Д 11 – Размеры самок-основательниц *Polistes dominula* с разными вариантами рисунка клипеуса

Параметры	1. C1 – C2 (N = 27)	2. C3 (N = 16)	3. C4 – C5 (N = 12)	Тест Краскела– Уоллиса, <i>H</i>	Попарное сравнение групп по критерию Данна		
					1 и 2	2 и 3	1 и 3
WgIL	11.0 ± 0.52	10.9 ± 0.52	11.4 ± 0.42	9.22 NS	NS	**	**
WgIW	4.0 ± 0.17	4.0 ± 0.22	4.2 ± 0.22	3.66 NS	NS	NS	NS
WgIIL	8.9 ± 0.40	8.8 ± 0.45	9.2 ± 0.35	6.75 NS	NS	NS	*
WgIIW	2.1 ± 0.12	2.1 ± 0.13	2.1 ± 0.13	1.68 NS	NS	NS	NS
HW	3.7 ± 0.10	3.8 ± 0.12	3.8 ± 0.11	8.89 NS	NS	NS	**

Примечание: WgIL, WgIW, WgIIL, WgIIW, HW – как на рис. 4.4.

* – $p < 0.05$ и ** – $p < 0.01$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 12 – Состояние репродуктивной системы гаплетотичных самок разных морфотипов на разных этапах сезонного развития

Параметры	1. C1–C2	2. C3	3. C4–C5	Тест Краскела– Уоллиса, <i>H</i>	Сравнение групп по критерию Данна		
					1 и 2	2 и 3	1 и 3
10 мая 2008 г.							
Число яиц, готовых к откладке	5 ± 1	5 ± 3	7 ± 1	4.11 NS	NS	NS	*
Число развивающихся ооцитов	10 ± 2	7 ± 2	9 ± 3	4.95 NS	*	NS	NS
Число сформированных ооцитов	36 ± 7	27 ± 5	40 ± 6	6.63*	*	*	NS
25 мая 2008 г.							
Число яиц, готовых к откладке	3 ± 2	3 ± 1	4 ± 2	5.31 NS	NS	*	NS
Число развивающихся ооцитов	7 ± 4	9 ± 3	10 ± 1	4.69 NS	NS	NS	*
Число сформированных ооцитов	32 ± 8	37 ± 6	33 ± 5	2.64 NS	NS	NS	NS

* – $p < 0.05$, NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 13 – Встречаемость вариантов рисунков (в %) у самок-основательниц *Polistes dominula* при гапло- и плеометрозе, в малочисленных и больших семьях при плеометрозе, Крым 2006 г. [по: Русина и др., 2007а]

Клипеус					Мезоскутум				1-й тергит метасомы				
C1	C2	C3	C4	C5	Ms3.2	Ms3.3	Ms3.4	Ms3.5	1T1	1T2	1T3	1T4	1T5
Гаплометроз ($N = 41$)													
7.3	19.5	53.7	7.3	12.2	19.5	58.5	22.0	0	0	2.4	80.5	14.6	2.5
Плеометроз ($N = 47$)													
2.1	10.7	68.1	2.1	17.0	21.3	61.7	14.9	2.1	0	0	91.5	8.5	0
Незагнездившиеся самки ($N = 18$)													
5.6	22.2	55.5	11.1	5.6	11.2	44.4	44.4	0	0	0	66.7	33.3	0
Самки из малочисленных семей ($N = 26$)													
3.8	11.5	65.4	3.8	15.5	3.8	73.2	19.2	3.8	0	0	100	0	0
Самки из больших семей ($N = 21$)													
0	9.5	71.5	0	19.0	42.9	47.6	9.5	0	0	0	81.0	19.0	0
Самки высоких рангов ($N = 28$)													
3.6	10.7	60.7	3.6	21.4	10.7	78.6	10.7	0	0	0	96.4	3.6	0
Самки низких рангов ($N = 9$)													
0	22.2	56.6	0	22.2	33.4	44.4	22.2	0	0	0	66.7	33.3	0

Таблица Д 14 – Различия по встречаемости вариантов рисунков самок-основательниц *Polistes dominula* в разных группах по критерию χ^2 [по: Русина и др., 2007а]

Группы самок	Признаки рисунка		
	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Гапло- и плеометроз,	3.06; $df = 4$; <i>NS</i>	12.94* ; $df = 4$	1.49; $df = 3$; <i>NS</i>
Гаплометроз и семьи из 2 самок	0.93; $df = 4$; <i>NS</i>	5.63; $df = 2$; <i>NS</i>	4.49; $df = 3$; <i>NS</i>
Гаплометроз и семьи из 5–9 самок	5.12; $df = 4$; <i>NS</i>	4.27; $df = 2$; <i>NS</i>	1.19; $df = 3$; <i>NS</i>
Семьи из 2 самок и семьи из 3–8 самок	2.79; $df = 4$; <i>NS</i>	11.00** ; $df = 2$	
Гаплометроз и незагнездившиеся самки	0.87; $df = 4$; <i>NS</i>	3.17; $df = 2$; <i>NS</i>	3.34; $df = 3$; <i>NS</i>
Плеометроз и незагнездившиеся самки	5.59; $df = 4$; <i>NS</i>	6.72; $df = 3$; <i>NS</i>	6.16** ; $df = 1$

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Д 15 – Размеры крыльев и голов плеометротичных самок-основательниц *Polistes dominula* с разными вариантами рисунка клипеуса и мезоскутума [по: Русина и др., 2007а]

Параметр	Признаки рисунка			Множественное сравнение групп по тесту Данна		
	Клипеус			C1–C2 и C3	C1–C2 и C4–C5	C3 и C4–C5
	C1–C2 (N = 13)	C3 (N = 32)	C4–C5 (N = 10)			
WgIL	10.8 ± 0.69	11.4 [11.1; 11.6]	11.2 ± 0.59	**	*	NS
WgIW	3.9 ± 0.22	4.0 [3.9; 4.2]	4.0 ± 0.19	**	*	NS
WgIIL	8.1 [7.6; 8.4]	8.3 [8.3; 8.5]	8.3 ± 0.46	**	*	NS
WgIIW	2.1 ± 0.16	2.3 [2.2; 2.3]	2.2 ± 0.16	NS	NS	NS
CL	1.5 ± 0.11	1.5 ± 0.08	1.6 ± 0.09	NS	*	NS
CW	1.6 ± 0.08	1.7 ± 0.07	1.7 ± 0.07	**	*	NS
HW	3.7 ± 0.15	3.8 ± 0.12	3.8 [3.75; 3.9]	*	*	NS
			Мезоскутум			
	Ms3.2 (N = 10)	Ms3.3 (N = 33)	Ms3.4 (N = 12)	Ms3.2 и Ms3.3	Ms3.2 и Ms3.4	Ms3.3 и Ms3.4
WgIL	11.3 [11.0; 11.4]	11.2 [10.8; 11.6]	10.5 [10.2; 11.3]	NS	***	**
WgIL	4.1 ± 0.10	4.0 ± 0.21	4.0 [3.9; 4.0]	*	***	*
WgIIL	8.2 [8.0; 8.5]	8.1 [7.7; 8.5]	8.0 [7.4; 8.1]	NS	**	*
WgIIW	2.2 ± 0.12	2.2 [2.0; 2.3]	2.3 [2.0; 2.3]	NS	NS	NS
CL	1.5 ± 0.06	1.5 ± 0.10	1.5 [1.4; 1.5]	NS	NS	NS
CW	1.7 ± 0.07	1.6 ± 0.10	1.6 ± 0.09	*	**	NS
HW	3.8 ± 0.12	3.7 ± 0.19	3.6 ± 0.15	*	**	NS

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 16 – Размеры крыльев и голов самок-основательниц *Polistes dominula* из гапло- и плеометротичных семей [по: Русина и др., 2007а]

	Гаплометроз (N = 33)	Плеометроз (N = 48)	Тест Манна– Уитни
WgIL	10.8 ± 0.56	10.9 ± 0.72	NS
WgIW	4.0 ± 0.18	4.1 ± 0.25	NS
WgIIL	8.2 [7.9; 8.5]	8.3 ± 0.60	NS
WgIIW	2.3 ± 0.14	2.3 ± 0.16	NS
CL	1.5 [1.4; 1.6]	1.6 ± 0.09	NS
CW	1.5 [1.4; 1.6]	1.5 ± 0.08	*
HW	3.6 [3.5; 3.7]	3.7 ± 0.14	*

NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 17 – Различия в характере рисунков самок-основательниц *Polistes dominula* разных рангов по критерию χ^2

Группы самок	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Гаплометроз и самки высоких рангов (α и β)	2.65; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	3.01; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	3.86; <i>df</i> = 3; <i>NS</i>
Гаплометроз и самки низких рангов (γ и ниже)	0.96; <i>df</i> = 3; <i>NS</i>	1.41; <i>df</i> = 3; <i>NS</i>	0.45; <i>df</i> = 1; <i>NS</i>
Самки высоких рангов и самки низких рангов	1.34; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	3.95; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	6.26* ; <i>df</i> = 1
Самки высоких рангов и незагнездившиеся особи	3.87; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	7.17* ; <i>df</i> = 2	7.52** ; <i>df</i> = 1
Самки низких рангов и незагнездившиеся особи	3.01; <i>df</i> = 4; <i>NS</i>	2.40; <i>df</i> = 2; <i>NS</i>	-

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Д 18 – Размеры самок-основательниц *Polistes dominula* разных рангов

Параметр	Ранги			Сравнение групп по критерию Данна		
	α -самка (<i>N</i> = 6)	β -самка (<i>N</i> = 6)	γ -самка и особь ниже по рангу (<i>N</i> = 19)	α и β	β и γ	α и γ
WgIL	11.1 [10.6; 11.8]	10.9 ± 0.97	10.9 ± 0.67	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
WgIW	4.1 ± 0.29	4.1 ± 0.29	4.0 ± 0.23	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
WgIIL	8.2 ± 0.87	8.2 ± 0.69	8.4 ± 0.53	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
WgIIW	2.3 ± 0.19	2.3 ± 0.17	2.3 ± 0.21	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
CL	1.5 ± 0.11	1.5 ± 0.10	1.5 ± 0.09	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
CW	1.6 ± 0.12	1.6 ± 0.07	1.6 ± 0.11	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>
HW	3.7 ± 0.16	3.7 ± 0.17	3.6 ± 0.19	<i>NS</i>	<i>NS</i>	<i>NS</i>

NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 19 – Встречаемость вариантов рисунков (в %) у самок-основательниц *Polistes nimpha* в Крыму и Воронежской обл. (при гапло- и плеометрозе, в малочисленных и больших семьях при плеометрозе)

Клипеус, С			Мезоскутум, Ms					1-й тергит метасомы, 1Т					
3	4	5	1.3	1.4	1.5	3.3	3.4	3.5	1	2	3	4	5
Крым, общая выборка ($N = 126$)													
16.7	1.6	81.7	0	0	0	4.0	38.1	57.9	16.7	32.5	47.6	3.2	0
Гаплометроз ($N = 62$)													
6.5	3.2	90.3	0	0	0	4.9	51.6	43.5	11.3	27.4	56.5	4.8	0
Плеометроз ($N = 64$)													
26.6	0	73.4	0	0	0	3.1	25	71.9	21.9	37.5	39.1	1.5	0
Самки из малочисленных семей ($N = 46$)													
19.6	0	80.4	0	0	0	2.2	30.4	67.4	17.4	45.7	34.8	2.1	0
Самки из больших семей ($N = 18$)													
44.4	0	55.6	0	0	0	5.6	11.1	83.3	33.3	16.7	50	0	0
Самки высоких рангов ($N = 41$)													
24.4	0	75.6	0	0	0	4.9	26.8	68.3	14.6	46.4	36.6	2.4	0
Самки низких рангов ($N = 17$)													
29.4	0	70.6	0	0	0	0	17.6	82.4	41.2	23.5	35.3	0	0
Воронежская обл., общая выборка ($N = 58$)													
0	1.7	98.3	12.1	27.6	10.3	10.3	24.2	15.5	3.5	15.5	67.2	10.3	3.5
Гаплометроз ($N = 47$)													
0	2.1	97.9	10.6	29.8	8.5	12.8	25.5	12.8	4.2	19.2	59.6	12.8	4.2
Плеометроз ($N = 11$)													
0	0	100	18.2	18.2	18.2	0	18.2	27.3	0	0	100	0	0

Таблица Д 20 – Различия встречаемости вариантов рисунка самок-основательниц *Polistes nimpha* в разных группах по критерию χ^2 [Русина и др., 2007а; Русина, Лопатин, 2009]

Группы самок	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Гапло- и плеометроз, Крым	10.81** ; $df = 2$	10.45** ; $df = 2$	6.16; $df = 3$, <i>NS</i>
Гаплометроз и семьи из 2 самок, Крым	4.30; $df = 2$; <i>NS</i>	4.98; $df = 2$; <i>NS</i>	3.09; $df = 3$; <i>NS</i>
Гаплометроз и семьи из 5–9 самок, Крым	16.04*** ; $df = 2$	9.60** ; $df = 2$	5.79; $df = 3$; <i>NS</i>
Семьи из 2–4 самок и семьи из 5–9 самок, Крым	4.11* ; $df = 1$	2.86; $df = 2$; <i>NS</i>	5.56; $df = 3$; <i>NS</i>
Гапло- и плеометроз, Воронеж	---	5.56; $df = 5$; <i>NS</i>	6.56; $df = 4$; <i>NS</i>
Гаплометроз, Крым и Воронеж	3.31; $df = 2$; <i>NS</i>	45.25*** ; $df = 5$	7.09; $df = 4$; <i>NS</i>
Плеометроз, Крым и Воронеж	3.78; $df = 1$; <i>NS</i>	38.29*** ; $df = 5$	13.96; $df = 3$; <i>NS</i>

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Д 21 – Размеры крыльев и голов плеометротичных самок-основательниц *Polistes nimpha* с разными вариантами рисунка клипеуса, мезоскутума и 1-го тергита метасомы [по: Русина и др., 2007а]

Параметр	Признаки рисунка		Сравнение выборок по критериям Манна–Уитни или Стьюдента; множественное сравнение Данна			
	Клипеус					
	C3 (N = 17)	C5 (N = 47)	C3 и C5			
WgIL	10.1 ± 0.54	10.0 ± 0.55	NS			
WgIW	3.9 [3.8;4.0]	3.9 ± 0.22	NS			
WgIIL	7.8 ± 0.43	7.7 ± 0.46	NS			
WgIIW	2.2 ± 0.15	2.2 ± 0.17	NS			
CL	1.4 ± 0.09	1.4 [1.4;1.5]	NS			
CW	1.6 ± 0.06	1.6 [1.5;1.6]	NS			
HW	3.5 ± 0.14	3.4 ± 0.15	NS			
	Мезоскутум					
	Ms3.4 (N = 16)	Ms3.5 (N = 46)	Ms3.4 и Ms3.5			
WgIL	9.9 ± 0.61	10.1 ± 0.50	NS			
WgIW	3.8 ± 0.23	3.9 ± 0.19	*			
WgIIL	7.8 [7.4; 7.9]	7.8 ± 0.42	NS			
WgIIW	2.2 [2.0;2.3]	2.2 ± 0.14	NS			
CL	1.5 ± 0.11	1.4 ± 0.09	NS			
CW	1.5 ± 0.68	1.6 [1.5; 1.6]	NS			
HW	3.5 ± 0.13	3.5 ± 0.15	NS			
	1-й тергит метасомы					
	1T1 (N = 14)	1T2 (N = 24)	1T3 (N = 25)	1T1 и 1T2	1T2 и 1T3	1T1 и 1T3
WgIL	9.7 ± 0.53	9.9 ± 0.57	10.2 ± 0.48	NS	*	*
WgIW	3.8 ± 0.19	3.8 ± 0.23	3.9 ± 0.17	NS	NS	*
WgIIL	7.5 ± 0.41	7.7 ± 0.48	7.8 [7.6; 8.1]	NS	*	NS
WgIIW	2.1 ± 0.22	2.2 [2.0; 2.3]	2.2 ± 0.15	NS	NS	NS
CL	1.5 ± 0.10	1.4 [1.4; 1.5]	1.4 ± 0.07	*	NS	*
CW	1.6 ± 0.07	1.6 ± 0.08	1.5 [1.5; 1.6]	NS	*	*
HW	3.6 ± 0.18	3.5 ± 0.02	3.4 ± 0.05	NS	*	**

*– $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 22 – Размеры крыльев и голов самок-основательниц *Polistes nimpha* из гапло- и плеометротичных семей [по: Русина и др., 2007а]

Параметр	Гаплометроз (N = 31)	Плеометроз (N = 65)	Тест Манна–Уитни
WgIL	10.1 ± 0.35	9.8 ± 0.52	*
WgIW	3.9 ± 0.13	3.8 ± 0.22	***
WgIIL	7.6 ± 0.29	7.5 ± 0.51	NS
WgIIW	2.2 ± 0.09	2.1 ± 0.15	*
CW	1.5 ± 0.11	1.5 [1.5; 1.6]	NS
CL	1.5 ± 0.12	1.4 ± 0.11	*
HW	3.4 ± 0.12	3.4 ± 0.15	*

* – $p < 0.05$, *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 23 – Различия встречаемости вариантов рисунков у самок-основательниц *Polistes nimpha* разных рангов по критерию χ^2 (Крым, 2006 г.) [по: Русина и др., 2007а]

Группы самок	Клипеус	Мезоскутум	1-й тергит метасомы
Гаплометроз- и самки высоких рангов (α и β)	7.80* ; $df = 2$	6.46* ; $df = 2$	0.51; $df = 3$; NS
Гаплометроз и α -самка	3.42; $df = 2$; NS	3.52; $df = 2$; NS	5.57; $df = 3$; NS
Гаплометроз и самки низких рангов (γ и ниже)	12.71** ; $df = 2$	12.26** ; $df = 2$	4.83; $df = 3$; NS
α -самка и самки низких рангов	26.19*** ; $df = 4$	11.53** ; $df = 3$	3.48; $df = 3$; NS

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 24 – Размеры самок *Polistes nimpha* разных рангов [по: Русина и др., 2007а]

Параметр	Ранги			Сравнение групп по критерию Данна		
	α -самка (N = 9)	β -самка (N = 9)	γ -самка и особь ниже по рангу (N = 46)	α и β	β и γ	α и γ
WgIL	9.9 ± 0.43	9.7 ± 0.49	9.7 [9.4; 9.8]	*	NS	*
WgWI	3.8 ± 0.18	3.8 ± 0.19	3.7 ± 0.23	*	NS	*
WgIIL	7.6 ± 0.41	7.4 ± 0.50	7.1 ± 0.66	*	NS	*
WgIIW	2.2 ± 0.09	2.1 ± 0.17	1.9 ± 0.23	*	NS	*
CL	1.5 ± 0.08	1.5 ± 0.12	1.5 ± 0.09	NS	NS	NS
CW	1.6 [1.6; 1.6]	1.6 ± 0.11	1.5 ± 0.12	*	NS	*
HW	3.5 ± 0.15	3.5 ± 0.15	3.4 ± 0.14	NS	NS	*

Таблица Д 25 – Состав семей *Polistes lanio* на о. Тринидад [по: Русина и др., 2007а]

Место и дата сбора	До выхода рабочих					Поликалия	После выхода рабочих
	Число самок						
	1	2	3	4	5		
Сельскохозяйственная станция университета, 30.10.04	4	3	6	1	4	2	2*
Пос. Лопино, 9.01.05	1	1	3	-	2	1	22
Окрестности Сент Августина, 24–26.12.04	-	1	3	3	-	-	12
Пос. Кора, 17.11.04	1	1	2	1	2		5

Примечание: * – в гнездах расплод отсутствует, в составе имагинального населения присутствуют самцы.

Таблица Д 26 – Встречаемость вариантов рисунков (в %) у самок-основательниц *Polistes lanio* при плеометрозе и поликалии, а также у самок разных рангов [по: Русина и др., 2007а]

	Мезоскутум					Скутеллюм							Метанотум						
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	
Плеометроз (<i>N</i> = 14)	0	0	0	0	14.3	85.7	0	0	100	0	0	0	0	0	28.6	71.4	0	0	
Поликалия (<i>N</i> = 10)	0	0	0	0	70	30	0	0	100	0	0	0	0	0	80	10	10	0	
Самки высоких рангов (<i>N</i> = 9)	0	0	0	88.9	0	11.1	0	0	100	0	0	0	0	0	33.3	66.7	0	0	
Самки низкого ранга (<i>N</i> = 25)	0	0	0	60	4	28	0	0	100	0	0	0	0	0	48	48	4	0	
	Проподеум								1-й тергит метасомы				2-й тергит метасомы		3-й тергит метасомы				
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	1	2	1	2	3		
Плеометроз (<i>N</i> = 14)	0	7.2	50	28.6	0	7.2	0	0	0	100	0	0	50	50	64.3	0	35.7		
Поликалия (<i>N</i> = 10)	0	80	10	10	0	0	0	0	0	100	0	0	90	10	80	0	20		
Самки высоких рангов (<i>N</i> = 9)	0	22.2	22.2	22.2	0	33.4	0	0	0	100	0	0	77.8	22.2					
Самки низких рангов (<i>N</i> = 25)	0	24	32	16	4	16	8	0	0	100	0	0	88	12					
	4-й тергит метасомы				5-й тергит метасомы			6-й тергит метасомы			1-й стернит метасомы				2-й стернит метасомы				
	1	2	3	4	1	2	3	1	2	3	1	2	3	4	1	2	3	4	5
Плеометроз (<i>N</i> = 14)	92.9	7.1	0	0	71.4	28.6	0	0	7.1	92.9	28.6	0	0	71.4	0	0	0	100	0
Поликалия (<i>N</i> = 10)	100	0	0	0	90	10	0	0	0	100	50	0	0	50	0	0	0	100	0
	3-й стернит метасомы				4-й стернит метасомы				5-й стернит метасомы					6-й стернит метасомы					
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3		
Плеометроз (<i>N</i> = 14)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	85.7	14.3	0	0	100		
Поликалия (<i>N</i> = 10)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	100		

Примечание: плеометроз (6 семей) и поликалия (2 семьи) – приведены частоты рисунка тела самок-основательниц из сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета. Частоты рисунка самок разных рангов показаны по 9 семьям, собранным до выхода рабочих в окрестностях Сент Августина и пос. Кора и Лопино.

Таблица Д 27 – Размеры самок-основательниц *Polistes lanio* разных рангов [по: Русина и др., 2007а]

Параметр	Ранги			Сравнение групп по критерию Данна		
	α -самка ($N = 6$)	β -самка ($N = 6$)	γ -самка и особь ниже по рангу ($N = 16$)	α и β	β и γ	α и γ
WgIL	19.0 [17.8; 18.7]	18.1 \pm 0.83	18.1 \pm 0.57	NS	NS	*
WgIW	6.1 \pm 0.26	5.9 \pm 0.27	5.9 \pm 0.23	NS	NS	*
WgILI	12.5 \pm 0.57	12.2 \pm 0.62	12.2 \pm 0.59	NS	NS	NS
WgIIW	3.3 \pm 0.12	3.2 \pm 0.19	3.2 \pm 0.18	NS	NS	NS
HW	4.4 \pm 0.13	4.3 \pm 0.19	4.3 \pm 0.14	NS	NS	*

* – $p < 0.05$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 28 – Зараженность самцов *Polistes dominula* клещом *Sphexicozella connivens* в разные годы [по: Русина и др., 2012]

Год	Территориальные самцы	Самцы- мигранты	Сравнение частоты встречаемости зараженных особей по χ^2	
			1	2
2006	0 [0; 4] [0; 38] ($N = 24$)	0 [0; 1] [0; 69] ($N = 21$)	1.05; $df = 1$; NS	NS
2007	2 [0; 12] [0; 39] ($N = 21$)	0 [0; 16] [0; 41] ($N = 15$)	1.03; $df = 1$; NS	NS
2008	2 [0; 4] [0; 10] ($N = 17$)	1 [0; 2] [0; 8] ($N = 7$)	0.50; $df = 1$; NS	NS

Примечание: N – число самцов в выборке. 1 – сравнение частоты встречаемости зараженных особей по χ^2 ; 2 – сравнение степени зараженности самцов по тесту Манна–Уитни. NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 29 – Встречаемость вариантов рисунков (в %) у токующих и мигрирующих самцов *Polistes dominula* в разные годы [по: Русина, 2009]

		2006*		2007		2008				
		1	2	1	2	1	2	3	4	
		(24)	(21)	(33)	(31)	(20)	(17)	(32)	(33)	
Мезоскутум	Ms3.1	29.2	14.3	0	0	0	0	0	0	
	Ms3.2	66.6	61.9	0	0	60	29.4	59.3	33.3	
	Ms3.3	4.2	14.4	0	0	0	41.2	28.1	54.6	
	Ms3.5	0	4.7	24.2	22.6	0	0	0	0	
	Ms4.2	0	0	12.1	41.9	15	0	6.3	9.1	
	Ms4.3	0	4.7	63.7	35.5	25	29.4	6.3	3.0	
1-й тергит метасомы	1Т3	8.3	4.7	36.4	16.2	10	0	18.8	24.2	
	1Т4	91.7	90.6	42.4	70.9	80	100	78.1	75.8	
	1Т5	0	4.7	21.2	12.9	10	0	3.1	0	
2-й тергит метасомы	2Т7	8.3	0	0	0	0	0	0	0	
	2Т9	91.7	100	100	90.3	100	100	100	100	
	2Т10	0	0	0	0	0	0	0	0	
	2Т11	0	0	0	9.7	0	0	0	0	
Тазики 1-й пары ног	Cx1	87.5	66.7	75.8	67.7	65	0	81.3	87.9	
	1Cx4	0	0	9.1	3.2	0	0	0	9.1	
	1Cx6	0	0	0	0	0	0	0	0	
	1Cx7	0	0	0	0	0	70.6	0	0	
	1Cx8	12.5	28.6	12.1	9.7	0	0	0	0	
	1Cx9	0	4.7	3.0	19.4	35	29.4	18.7	3.0	
Мезоплевры	Mr1	4.2	0	15.2	0	0	0	3.1	0	
	Mr6	4.2	4.7	27.3	6.5	40	0	12.5	6.1	
	Mr7	58.3	19.1	54.5	38.7	25	5.8	37.5	30.3	
	Mr8	20.8	9.5	0	0	0	47.1	15.6	18.2	
	Mr9	12.5	66.7	3.0	54.8	35	47.1	31.3	45.4	
	2Cx1	4.2	0	21.2	0	25	0	3.1	0	
Тазики 2-й пары ног	2Cx3	0	0	0	0	0	0	9.4	21.1	
	2Cx4	37.5	14.3	30.3	29.0	20	0	15.6	0	
	2Cx5	0	0	0	6.5	0	0	0	0	
	2Cx6	16.6	0	0	0	0	0	0	0	
	2Cx7	0	4.8	0	0	0	0	0	6.1	
	2Cx8	4.2	4.8	0	12.9	0	0	18.8	9.1	
	2Cx9	0	0	0	0	0	29.4	0	6.1	
	2Cx10	37.5	76.2	48.5	51.6	55	70.6	53.1	57.6	
	Тазики 3-й пары ног	3Cx5	8.3	0	0	0	0	0	0	3.1
		3Cx7	91.7	100	100	100	100	100	100	96.9
2-й стернит метасомы	2S3	20.8	4.7	0	0	0	0	0	0	
	2S4	0	0	21.2	0	0	0	0	0	
	2S5	50	19.1	15.2	6.5	0	0	6.3	0	
	2S6	12.5	0	9.1	9.7	0	0	3.1	3	
	2S7	16.7	76.2	54.6	83.8	100	100	90.6	97	

Примечание: 1 – самцы, токующие на ограждениях; 2 – мигрирующие самцы, пойманные на *S. radicans*; 3 – токующие самцы в колках; 4 – мигрирующие самцы, пойманные на степных растениях. В скобках указано число самцов. * – по: Фирман и др., 2007.

Таблица Д 30 – Сравнение встречаемости вариантов рисунков у самцов *Polistes dominula* по критерию χ^2 [по: Русина, 2009]

Признаки рисунка	Выборки токующих и нетокующих самцов			
	2006 (1)	2007 (1)	2008 (1)	2008 (2)
Мезоскутум	4.73; <i>df</i> = 4; NS	7.90; <i>df</i> = 2; NS	12.72** ; <i>df</i> = 3	5.65; <i>df</i> = 3; NS
Мезоплевры	14.82** ; <i>df</i> = 4	24.84*** ; <i>df</i> = 3	18.61*** ; <i>df</i> = 3	2.92; <i>df</i> = 4; NS
Тазики 1-й пары ног	3.21; <i>df</i> = 2; NS	5.00; <i>df</i> = 3; NS	25.26*** ; <i>df</i> = 2	61.57*** ; <i>df</i> = 3
Тазики 2-й пары ног	10.81* ; <i>df</i> = 5	13.00* ; <i>df</i> = 4	13.89*** ; <i>df</i> = 3	23.10*** ; <i>df</i> = 6
Все тазики	5.59; <i>df</i> = 2; NS	3.13; <i>df</i> = 2; NS	17.04*** ; <i>df</i> = 2	61.12*** ; <i>df</i> = 2
2-й стернит метасомы	16.74*** ; <i>df</i> = 3	9.69* ; <i>df</i> = 3	---	2.13; <i>df</i> = 2; NS

Примечание. В скобках указаны сравниваемые выборки самцов, отловленных в укрытиях (1) и на лесостепных участках ЧБЗ (2).

* – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ и *** – $p < 0.001$; NS – статистически незначимые различия.

Таблица Д 31 – Встречаемость вариантов рисунка (в %) у самцов *Polistes nimpha*

Варианты рисунка	1 (63)	2 (19)	3 (44)	4 (34)	5 (29)	
Мезоскутум	Ms3.3	15.8	0	22.7	20.6	3.5
	Ms3.5	15.8	15.8	15.9	26.5	41.3
	Ms4.2	63.6	84.2	54.6	52.9	55.2
	Ms4.3	4.8	0	6.8	0	0
1-й тергит метасомы	1T3	1.7	0	2.3	5.9	6.9
	1T4	53.9	68.4	47.7	50.0	41.6
	1T5	23.8	10.5	29.6	38.2	44.6
	1T6	20.6	21.1	20.5	5.9	6.9
2-й тергит метасомы	2T7	7.9	10.5	6.8	5.9	13.8
	2T9	71.4	68.4	72.7	79.4	68.9
	2T10	20.7	21.1	20.5	11.8	17.3
	2T11	0	0	0	2.9	0
2-й стернит метасомы	2S1	98.4	100	100	100	96.6
	2S2	1.6	0	0	0	3.4
4-й стернит метасомы	4S1	41.3	42.1	40.9	58.8	58.6
	4S2	58.7	57.9	59.1	41.2	41.4

Примечание: 1 – все токующие, 2 – токующие в одиночку на кампсисе, 3 – токующие в одиночку на заборе, 4 – роевые, 5 – мигранты. В скобках указано число самцов.

Таблица Д 32 – Сравнение встречаемости вариантов рисунков у самцов *Polistes nimpha* по критерию χ^2 [по: Русина, 2009]

	Мезоскутум	1-й тергит метасомы	2-й тергит метасомы	2-й стернит метасомы	4-й стернит метасомы
Токующие в одиночку на кампсисе и на заборе	7.45; df = 3; <i>NS</i>	3.50; df = 3; <i>NS</i>	0.27; df = 2; <i>NS</i>	0.44; df = 1; <i>NS</i>	0.01; df = 1; <i>NS</i>
Токующие в одиночку и роевые	3.58; df = 3; <i>NS</i>	6.08; df = 3; <i>NS</i>	3.16; df = 3; <i>NS</i>	0.55; df = 1; <i>NS</i>	2.73; df = 1; <i>NS</i>
Токующие на кампсисе и роевые	6.38* ; df = 2	7.63; df = 3; <i>NS</i>	1.80; df = 3; <i>NS</i>	---	1.37; df = 1; <i>NS</i>
Токующие на заборе и роевые	3.41; df = 3; <i>NS</i>	3.99; df = 3; <i>NS</i>	2.30; df = 3; <i>NS</i>	0.78; df = 1; <i>NS</i>	2.46; df = 1; <i>NS</i>
Токующие на кампсисе и мигранты	4.51; df = 2; <i>NS</i>	9.08* ; df = 3	0.19; df = 2; <i>NS</i>	0.67; df = 1; <i>NS</i>	1.25; df = 1; <i>NS</i>
Токующие на заборе и мигранты	10.65* ; df = 3	4.34 df = 3; <i>NS</i>	1.02; df = 2; <i>NS</i>	0.09; df = 1; <i>NS</i>	2.20; df = 1; <i>NS</i>
Роевые и мигранты	4.68; df = 2; <i>NS</i>	0.47; df = 3; <i>NS</i>	2.44; df = 3; <i>NS</i>	1.19; df = 1; <i>NS</i>	0.00; df = 1; <i>NS</i>

Примечание: * – $p < 0.05$; *NS* – статистически незначимые различия.

Таблица Д 33 – Частоты скрещиваний особей *P. dominula* с разной степенью клещевой инвазии (N – число гнезд; * – $p < 0.05$ и ** – $p < 0.01$)

А. 2006 и 2008 гг. ($N = 324$)

Классы			самцы					
			1		2		3	
			практ.	теор.	практ.	теор.	практ.	теор.
самки	1	частоты	128	104.58	37	37.70	32	54.72
		χ^2	5.24		0.01		9.43	
	2	частоты	27	30.79	9	11.10	22	16.11
		χ^2	0.47		0.40		2.15	
	3	частоты	17	36.63	16	13.20	36	19.17
		χ^2	10.52		0.59		14.78*	

Б. 2011 г. ($N = 130$)

Классы			самцы					
			1		2		3	
			практ.	теор.	практ.	теор.	практ.	теор.
самки	1	частоты	27	13.25	7	10.34	8	18.42
		χ^2	14.28*		1.08		5.89	
	2	частоты	3	12.62	16	9.85	21	17.54
		χ^2	7.33		3.85		0.68	
	3	частоты	11	15.14	9	11.82	28	21.05
		χ^2	1.13		0.67		2.30	

В. 2006, 2008 и 2011 гг. ($N = 454$)

Классы			самцы					
			1		2		3	
			практ.	теор.	практ.	теор.	практ.	теор.
самки	1	частоты	155	111.13	44	49.48	40	77.38
		χ^2	16.39**		0.60		18.06**	
	2	частоты	30	45.98	25	20.29	43	31.73
		χ^2	5.55		1.09		4.00	
	3	частоты	28	54.89	25	24.22	64	37.88
		χ^2	13.17*		0.02		18.00**	

Таблица Д 34 – Частоты скрещиваний самок и самцов *Polistes dominula* разных размерных классов [по: Фирман, Русина, 2009]

А.

Размерные классы по длине первой пары крыльев, в мм, Me [25; 75]			Самцы					
			9.7 [9.5; 9.9] (N = 25)		10.3 [10.1; 10.6] (N = 39)		11.3 [11.3; 11.7] (N = 13)	
			эмпир.	теор.	эмпир.	теор.	эмпир.	теор.
Самки	10.4 [10.1; 10.9] (N = 20)	частоты	10	9.2	13	12.5	5	6.3
		χ^2	0.07		0.02		0.26	
	11.3 [11.3; 11.4] (N = 35)	частоты	15	12.8	16	17.5	8	8.7
		χ^2	0.38		0.12		0.06	
	11.7 [11.6; 11.8] (N = 48)	частоты	16	19.0	27	25,9	15	12.9
		χ^2	0.48		0.04		0.31	

Б.

Размерные классы по ширине головы, в мм, Me [25; 75]			Самцы					
			3.3 [3.2; 3.4] (N = 10)		3.5 [3.4; 3.6] (N = 40)		3.7 [3.6; 3.7] (N = 27)	
			эмпир.	теор.	эмпир.	теор.	эмпир.	теор.
Самки	3.5 [3.5; 3.6] (N = 38)	частоты	11	10.9	19	18.8	17	17.3
		χ^2	0.001		0.02		0.01	
	3.7 [3.7; 3.7] (N = 47)	частоты	10	10.9	18	18.8	19	17.3
		χ^2	0.07		0.03		0.17	
	3.9 [3.9; 3.9] (N = 18)	частоты	8	7.2	13	12.4	10	11.4
		χ^2	0.09		0.03		0.17	

Таблица Д 35 – Частоты встречаемости фенотипов самок *Polistes dominula* [по: Фирман, Русина, 2009]

Фенотип самки	Спаривавшиеся самки, 2006 г. (N = 103)	Самки, спаривавшиеся однократно, 2006, (N = 86)	Самки, спаривавшиеся 2 и более раз, 2006, (N = 17)	Основательницы из одиночных гнезд, 2004–2007 гг. (N = 186)*	Основательницы из скоплений, 2004–2007 гг. (N = 671)*	Гаплометроз, 2003–2007 гг. (N = 1152)*	Плеометроз, 2003–2007 гг. (N = 292)*	Самки-основательницы 2006 г. (N = 71)*	Зимовавшие основательницы 2006–2007 г. (N = 228)*	Самки-основательницы 2007 г. (N = 201)*
C1–Ms3.5–1T3	1.0	1.2	0.0	0.0	2.8	2.7	2.7	1.4	0.9	2.0
C2–Ms3.5–1T3	3.9	2.3	11.8	1.2	0.0	1.9	7.9	1.4	4.4	2.0
C3–Ms3.5–1T3	1.9	2.3	0.0	3.5	7.0	5.0	17.1	9.9	16.7	8.0
C5–Ms3.5–1T3	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.3	4.5	0.0	0.0	1.
C1–Ms3.4–1T3	19.4	17.4	29.4	2.3	6.4	8.9	3.0	8.5	15.4	5.5
C1–Ms3.4–1T2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	1.3	0.7	1.4	0.0	0.5
C2–Ms3.4–1T3	17.5	16.3	23.5	7.0	9.8	9.8	9.3	2.8	11.0	12.4
C1–Ms3.4–1T2	0.0	0.0	0.0	2.3	1.3	1.7	2.1	0.0	0.0	0.5
C3–Ms3.4–1T2	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	2.3	1.0	7.0	0.0	3.0
C3–Ms3.4–1T3	16.5	17.4	11.8	25.6	33.3	35.2	24.7	42.3	14.0	34.8
C3–Ms3.4–1T4	1.0	1.2	0.0	0.0	1.5	1.5	0.7	0.0	0.4	0.5
C4–Ms3.4–1T2	0.0	0.0	0.0	1.2	1.5	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0
C4–Ms3.4–1T3	16.5	18.6	5.9	4.7	3.4	5.0	7.2	8.5	8.8	3.0
C4–Ms3.4–1T4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.4	0.7	0.0	0.0	0.0
C5–Ms3.4–1T2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.4	3.0	0.0	0.0	0.5
C5–Ms3.4–1T3	12.6	15.1	0.0	9.3	4.3	4.2	4.8	1.4	6.1	7.0
C5–Ms3.4–1T4	0.0	0.0	0.0	1.2	1.5	1.5	0.0	0.0	0.0	1.5
C1–Ms3.3–1T3	1.0	0.0	5.9	4.7	1.5	1.2	0.0	2.8	6.6	2.0
C2–Ms3.3–1T2	0.0	0.0	0.0	1.2	1.1	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0
C2–Ms3.3–1T3	1.9	0.0	11.8	4.7	1.7	1.6	0.0	0.0	1.8	1.5
C3–Ms3.3–1T3	2.9	3.5	0.0	17.4	7.0	6.2	1.0	2.8	4.4	6.0
C5–Ms3.3–1T3	1.0	1.2	0.0	3.5	1.3	1.2	0.0	0.0	0.9	0.0
Все массовые фенотипы	97.1	96.5	100	89.8	92.0	94.3	91.4	90.2	91.4	92.7
Редкие фенотипы	2.9	3.5	0	10.2	8.0	5.7	8.6	9.8	8.6	7.3

*– данные приведены по Русиной и др., 2007а с дополнениями.

Таблица Д 36 – Частоты встречаемости вариантов рисунка самцов *Polistes dominula* [по: Фирман, Русина, 2009]

Мезоскутум			2-й тергит метасомы				Тазики 1-й пары ног				Мезоплевры				
3.1	3.2	3.3–3.5	4.2–4.5	6	7	9	10	1	2–3	5	6	1–3	6–7	8–9	
Общая выборка ($N = 227$)															
2.8	46.3	21.6	5.3	0.9	5.7	91.6	1.8	4.3	9.2	80.2	6.3	1.7	50.7	47.6	
Копулировавшие самцы ($N = 77$)															
42.8	27.3	28.6	1.3	2.6	9.1	83.1	5.2	3.9	5.2	85.7	5.2	3.9	74.0	22.1	
Не копулировавшие самцы ($N = 150$)															
18.7	56	18	7.3	0	4	96	0	4.7	11.3	77.3	6.7	0.7	38.7	60.6	
Территориальные самцы ($N = 36$)															
3.6	44.4	8.3	16.7	0	5.6	94.4	0	0	13.9	86.1	0	8.3	55.6	36.1	
Тазики 2-й пары ног							2-й стернит метасомы								
1–3			4–5		6–8		9–10		3–4		5		6		7
Общая выборка самцов ($N = 227$)															
2.2			33.9		18.1		45.8		10.5		12.8		5.3		71.4
Копулировавшие самцы ($N = 77$)															
2.6			59.7		18.2		19.5		23.4		37.7		9.1		29.8
Не копулировавшие самцы ($N = 150$)															
2			20.7		18		59.3		4		0		3.3		92.7
Территориальные самцы ($N = 36$)															
2.7			36.1		19.5		41.7		13.9		50		19.4		16.7

Таблица Д 37 – Частоты скрещиваний самок и самцов *Polistes dominula* с различными вариантами рисунка

А.

		частоты	Самцы															
			Варианты рисунка 2-го стернита метасомы															
			2S3		2S4		2S5		2S6		2S7							
			1	2	1	2	1	2	1	2	1	2						
Самки	Сочетания вариантов рисунка клипеуса и мезоскутума	C1–Ms3.3–1T3	0	0.4	0	0.3	2	1.4	0	0.6	2	1.3	χ^2	0.42	0.28	0.25	0.59	0.38
		C1–Ms3.4–1T3	5	1.9	0	1.3	8	6.3	2	2.7	3	5.8		χ^2	5.09	1.26	0.45	0.17
		C2–Ms3.4–1T3	0	2.3	0	1.5	4	7.7	5	3.3	13	7.1	χ^2	2.32	1.54	1.79	0.90	4.81
		C2–Ms3.5–1T3	0	0.4	2	0.3	0	1.4	0	0.6	2	1.3	χ^2	0.42	10.53	1.40	0.59	0.38
		C3–Ms3.4–1T3	1	4.5	5	3.0	19	15.1	6	6.4	12	13.9	χ^2	2.75	1.30	1.01	0.03	0.27
		C4–Ms3.4–1T3	3	1.2	1	0.8	3	3.9	2	1.6	2	3.6	χ^2	2.93	0.07	0.19	0.08	0.69
		C5–Ms3.4–1T3	3	1.3	0	0.8	4	4.2	2	1.8	3	3.9	χ^2	2.39	0.84	0.01	0.02	0.21

Б.

		Самцы										
		частоты	Варианты рисунка мезоплевр									
			Мр3		Мр6		Мр7		Мр8		Мр9	
			1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Самки	Сочетания вариантов рисунка клипеуса и мезоскутума	C1–Ms3.3–1T3	0	0.1	0	0.9	3	1.5	1	0.8	0	0.7
		χ^2	0.11		0.95		1.58		0.07		0.70	
		C1–Ms3.4–1T3	2	0.5	6	4.3	5	6.6	2	3.5	3	3.2
		χ^2	4.92		0.71		0.40		0.63		0.01	
		C2–M3.4–1T3	0	0.6	6	5.2	12	8.1	1	4.3	3	3.9
		χ^2	0.58		0.12		1.87		2.48		0.19	
		C2–M3.5–1T3	0	0.1	0	0.9	0	1.5	4	0.8	0	0.7
		χ^2	0.11		0.95		1.47		13.49		0.70	
		C3–M3.4–1T3	1	1.1	7	10.2	18	15.8	3	8.3	14	7.5
		χ^2	0.02		0.99		0.29		3.38		5.53	
C4–M3.4–1T3	0	0.3	0	2.6	2	4.1	9	2.1	0	1.9		
χ^2	0.29		2.61		1.04		22.28*		1.93			
C5–M3.4–1T3	0	0.3	8	2.8	2	4.4	2	2.3	0	2.1		
χ^2	0.32		9.36		1.33		0.04		2.11			

В.

		частоты	Самцы					
			Варианты рисунка мезоскутума					
			Ms3.1		Ms3.2		Ms3.3	
			1	2	1	2	1	2
Самки	Сочетания вариантов рисунка клипеуса и мезоскутума	C1–Ms3.3–1T3	2	1.3	2	1.8	0	0.9
		χ^2	0.43		0.03		0.98	
		C1–Ms3.4–1T3	7	5.7	6	7.9	5	4.4
		χ^2	0.30		0.45		0.08	
		C2–Ms3.4–1T3	4	6.9	12	9.7	6	5.4
		χ^2	1.25		0.57		0.07	
		C2–Ms3.5–1T3	5	1.6	0	2.2	0	1.2
		χ^2	7.41**		2.19		1.23	
		C3–Ms3.4–1T3	13	13.3	19	18.4	10	10.3
		χ^2	0.01		0.02		0.01	
C4–Ms3.4–1T3	0	3.5	4	4.8	7	2.7		
χ^2	3.47		0.14		6.84**			
C5–Ms3.4–1T3	5	3.8	7	5.3	0	2.9		
χ^2	0.39		0.57		2.95			

Примечание: 1 – эмпирические частоты, 2 – теоретические частоты.
Полужирным выделены статистически значимые отличия.

Таблица Д 38 – Сравнение рисунка самцов *P. dominula* по критерию χ^2 [по: Фирман, Русина, 2009]

Группы самцов	Ms	2Г	1Сх	Мр	2Сх	2S
Копулировавшие и не копулировавшие самцы	26.29***	14.91**	21.07*	34.72***	53.68***	106.29***
Копулировавшие самцы и токующие самцы	17.06***	3.55 <i>NS</i>	7.29 <i>NS</i>	8.54 <i>NS</i>	8.76 <i>NS</i>	8.99 <i>NS</i>
Не копулировавшие самцы и токующие самцы	7.13 <i>NS</i>	0.17 <i>NS</i>	6.84 <i>NS</i>	21.83***	20.93*	121.31***
Самцы, копулировавшие 2 и более раз и токующие самцы	6.50 <i>NS</i>	3.19 <i>NS</i>	2.23 <i>NS</i>	4.18 <i>NS</i>	5.09 <i>NS</i>	7.83 <i>NS</i>