

**Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ)
(Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике**

Л.Ю. Русина¹, О.В. Скороход¹, А.В. Гилев²

**Discrete variations of the coloration of *Polistes dominulus* (Christ)
paper-wasp (Hymenoptera: Vespidae) in the Black Sea Biosphere Reserve**

L.Yu. Rusina, O.V. Skorokhod, A.V. Gilev

¹Кафедра зоологии Херсонского государственного университета, пр-т 40 лет Октября, 27, Херсон, 73000, Украина.
E-mail: rusin@selen.net.ua, ksenia-p@yandex.ru

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620219, Россия. E-mail: gilev@ecology.uran.ru

Резюме. Описаны дискретные вариации окраски клипеуса, мезонотума и 1-го тергита брюшка самок-основательниц, рабочих и будущих основательниц осы *Polistes dominulus* (Christ) в Черноморском биосферном заповеднике. Проанализирована изменчивость окраски семьи в сезоне и показаны различия между семьями. Обсуждается возможность использования признаков окраски в исследовании популяций общественных ос.

Ключевые слова. Hymenoptera, Vespidae, *Polistes dominulus*, семья, дискретные признаки окраски, популяция.

Abstract. The discrete variations of colour on clypeus, mesonotum, and first metasomal tergite were revealed in queens, workers and future foundresses of *Polistes dominulus* (Christ) paper-wasp in the Black Sea Biosphere Reserve. The colour pattern change of the colony population during the season is shown. The differences between colonies are described. The use of discrete colour patterns in the study of the social wasp populations is discussed.

Key words. Hymenoptera, Vespidae, *Polistes dominulus*, colony, discrete colour patterns, population.

Введение

Особенности окраски отдельных частей тела ос рода *Polistes* Latreille Европы часто используются в определительных таблицах (Тобиас, 1978; Pekkarinen, Gustafsson, 1999; Starr, Luchetti, 1993), однако анализ внутривидовой изменчивости дискретных признаков окраски (фенов) у этих ос ранее не проводился. Такой анализ может способствовать пониманию специфики микроэволюционных процессов и описанию структуры вида у общественных ос (Еремина, 1988; Яблоков, 1976). Принципы выделения фенов окраски как для одиночных насекомых, так и для общественных, сходны (Абылкасымова, Бакирова, 1988; Артемьева, 1997; Васильев, 1988; Гилев, 2002; Еремина, 1983; Климец, 1997; Корсун, 1994; Кохманюк, 1981; Медведев, 2003; Присный, 1993; Ябло-

ков, Ларина, 1985 и др.), однако необходимо учитывать, что единицей популяции общественных насекомых является не особь, а семья, которой свойственно сезонное развитие (Длусский, 1984). По-видимому, этим объясняется заключение о проблематичности использования признаков окраски стернитов и тергитов брюшка *Paravespula germanica* (F.) для выделения фенотипов, которые могли бы маркировать популяции общественных ос (Батлуцкая, Скибина, 2002).

В данной работе показаны сезонные изменения фенооблика семей *P. dominulus* (Christ, 1791), и даны рекомендации по срокам проведения сборов материала для анализа популяций и характера внутривидовой дифференциации у ос-полистов.

Идея проведения этого исследования принадлежит профессору Владимиру Ивановичу Тобиасу. Авторы с глубокой признательностью посвящают эту работу Владимиру Ивановичу в связи с 75-летием со дня его рождения.

Материал и методика

На юге Украины *P. dominulus* доминирует по численности среди других видов ос-полистов. Он преимущественно заселяет металлические трубы, используемые человеком в самых разнообразных постройках (ограды, заборы, кресты на кладбищах и т. д.), а также гнездится на чердаках, под кровлями сараев и гаражей. В Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) обнаружено уникальное поселение этого вида на растениях (Русина, 1999). На лесостепных участках ЧБЗ осы предпочитают гнездиться лишь в некоторых биотопах, в основном на микросклонах неподалеку от колков и в злаково-полынных понижениях, в пограничной полосе тростниково-разнотравных ассоциаций.

Для изучения структуры и сезонной динамики развития семьи в природных условиях использовали оригинальные методы. Гнезда с самками-основательницами весной (основание семьи одной самкой носит название гаплотроп, а несколькими — плеотроп) находили в естественных местах обитания. Три скопления гнезд (всего 163 гнезда, доля плеотропических семей — 7.4 %) располагались друг от друга на расстоянии 1–3 км. Самок-основательниц отлавливали и каждой на стебелек надевали пластмассовое кольцо с индивидуальным набором цветных бусинок. Гнезда переносили в специальные пластмассовые сосуды со съёмным дном и затем привязывали к растению в том же месте. Повторные осмотры гнезд проводили до начала летной активности ос 1–2 раза в неделю (с 18 ч. вечера до 7 ч. утра) в лаборатории, куда забирали гнездовья с семьями. Одновременно с регистрацией состава семьи кольцевали молодых, не меченых ранее насекомых (рабочих, самцов и будущих основательниц). Фенологические параметры сезонного развития семьи были следующие: закладка гнезда, выход первых рабочих, максимальное число рабочих, выход самцов и будущих основательниц, конец гнездового цикла. Регулярная индивидуальная регистрация ос позволила получить данные о сезонной динамике количественного состава семьи, ее возрастном составе и выживаемости особей на различных этапах развития семьи.

Дискретные вариации окраски и изменения фенооблика семьи в течение сезона были показаны по результатам просмотра 1384 ос одного из скоплений (24 гаплотропических и 4 плеотропических семей). Было выделено 5 дискретных вариантов рисунка на клипеусе (рис. 1, I), 3 — на мезонотуме (рис. 1, II) и 3 — на 1-м тергите брюшка (рис. 1, III). Считалось, что варианты окраски на клипеусе связаны с появлением новых элементов (пятен и полос пигмента) и их последующим слиянием (1 — отсутствие пигментных пятен, 2 — маленькие центральные пятна, 3 — слияние центральных пятен и образование большого центрального пятна или полосы, 4 — появление боковых пятен, 5 — слияние боковых пятен с центральным и образование сплошной полосы поперек клипеуса) (рис. 1). Варианты рисунка на мезонотуме и 1-м тергите брюшка изменяются по одному принципу (1 — пятна в форме запятых, 2 — точки, 3 — отсутствие рисунка). Для обозначения отдельных частей тела применяли буквенно-цифровую запись (I-1-A и т.д.), а для описания цветовой композиции всей осы — позиционное кодирование (например, 1-1-1 или 2-3-3 и т. д., начиная с номера вариации окраски клипеуса).

Полученные результаты были обработаны статистически с использованием критерия χ^2 , методов Краскела-Уоллиса, кластерного и корреляционного анализа. Все расчеты проведены с использованием программ Microsoft Excel 97 и Statistica, v. 5.0 (Statsoft Ink, USA).

Результаты и обсуждение

Жизненный цикл *P. dominulus* в Черноморском заповеднике в 2003 г.

В 2003 году закладка гнезд самками *P. dominulus* проходила с 3 по 15 мая. Первая рабочая особь появилась 4 июня. Средняя фенологическая дата выхода рабочих — 9 июня \pm 5 дней, дата выхода самцов и будущих основательниц — 20 июля \pm 10.5 дней, конец календарного цикла — 11 августа \pm 6 дней. Максимальное число рабочих (в среднем 34 ± 17 особей) отмечено на гнездах 26 июля \pm 7 дней.

Каждая семья полистов на разных этапах сезонного развития характеризуется уникальным количественным и качественным (кастовым и возрастным) составом. Эта специфика усиливается к августу в связи с разной плодовитостью самок-основательниц и характером внутрисемейных отношений, а также в связи с непредсказуемой гибелью рабочих разных возрастных классов и отлетом из семьи будущих основательниц и самцов.

Вариации и сочетания окраски отдельных частей тела.

Анализ окраски 1384 представителей *P. dominulus* в ЧБЗ выявил изменчивость степени меланизации клипеуса (наиболее часто встречается признак 3 — 37% особей), переднегруди (признак 1 — 77% особей) и брюшка (признак 1 — 96% особей). Вариации рисунка появляются на клипеусе в связи с образованием новых элементов в рисунке, а на мезонотуме и 1-м тергите брюшка — в связи с усиливающейся депигментацией. Форма и размеры отдельных пятен могут сильно варьировать. Значительная изменчивость обнаружена у центральных пятен (на рис. 1 они обозначены буквами А, В, С и т. д.). Вместе с тем, поскольку появления нового качества (новых элементов) не происходит, все эти варианты мы объединили (на рис. 1 они обозначены цифрами 1–5). Поскольку степень меланизации — сложный признак, то удобно учитывать отдельно наличие-

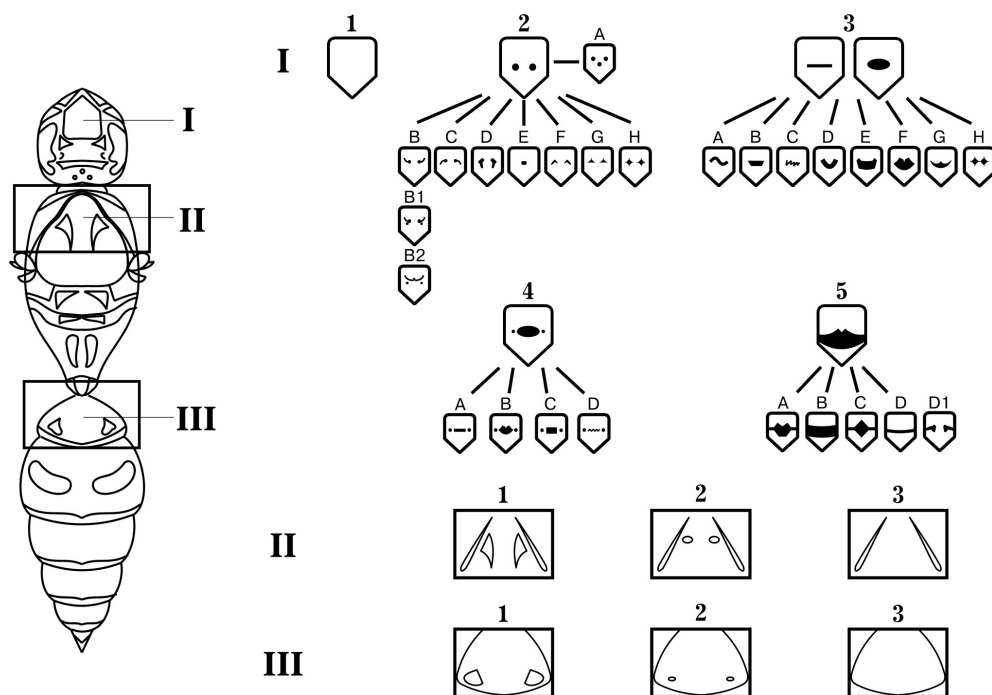


Рис. 1. Дискретные вариации окраски *Polistes dominulus* (Christ). 1–5 — основные типы вариации окраски; I — клипеус, II — мезонотум, III — 1-й тергит брюшка осы.

отсутствие пятна, форму пятна и его размер. В настоящей работе основное внимание мы уделили первому признаку (наличие-отсутствие пятна). Не исключено, что форма и размер пятна также могут маркировать отдельные семьи, поселения и даже популяции ос. Во всяком случае, по форме центрального пятна выявляется некоторое подобие параллельных рядов изменчивости окраски клипеуса (на рис. 2 обозначены цифрами I, II, III и т.д.).

Таким образом, новые элементы в структуре рисунка появляются при достижении определенного порогового уровня пигментации, и каждый элемент может рассматриваться как самостоятельный признак — фен (Васильев, 1988; Гилев, 2002). Возможные направления усложнения рисунка на клипеусе от желтого до сплошной линии или пятна у данного вида представлены на рис. 2.

Кроме того, дискретные варианты рисунков мезонотума и 1-го тергита брюшка взаимосвязаны в большей степени между собой (коэффициент корреляции Спирмена $r = 0.39$, $p < 0.001$) по сравнению с сочетаниями рисунков на клипеусе и мезонотуме ($r = 0.14$, $p < 0.001$) или на клипеусе и 1-м тергите брюшка ($r = 0.11$, $p < 0.001$).

Фенетическая структура семьи *P. dominulus* в Черноморском заповеднике.

Анализ дискретных вариантов рисунков самок-основательниц, рабочих, будущих основательниц 23 гаплотропических и 3 плеотропических семей показал, что большинство фенов и их сочетаний присутствуют в том или ином количестве в каждой семье. Редкие фены и их сочетания

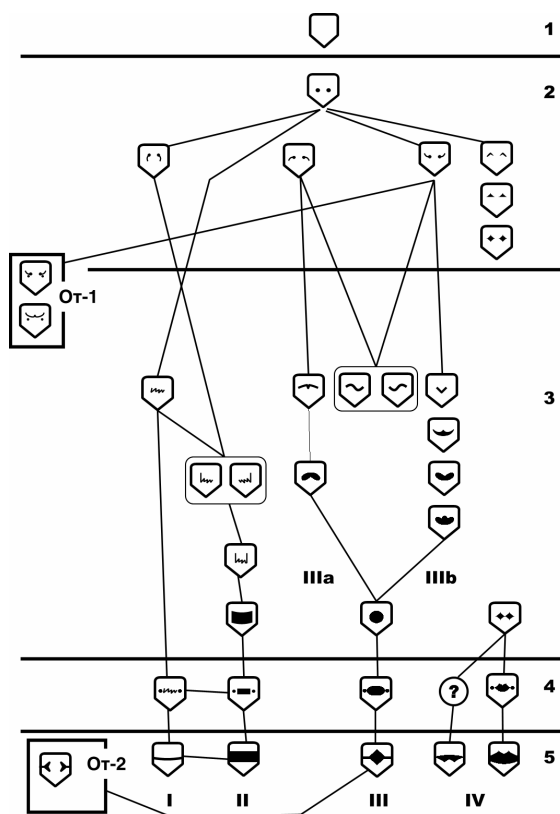


Рис. 2. Вероятная схема образования дискретных вариаций рисунка на клипеусе в связи с появлением новых элементов в структуре рисунка. 1–5 — основные типы вариации рисунка; I–IV — изменчивость вариаций; от -1 и от -2 — отклонения в общей последовательности появления новых элементов.

характерны для некоторых семей и могут выступать их маркерами (например, в семье № 16 сочетания фенотипов 5-2-1 и 5-2-2 имеют 63% особей). В целом в данном поселении редкими были варианты I-2-B1, I-2-B2 и I-5-D1.

Частоты темных фенотипов максимально представлены у самок-основательниц. Гаплометричные самки-основательницы, по сравнению с плеометричными, имеют более темные варианты окраски клипеуса (различия статистически значимы по критерию $\chi^2 = 8.79$, $P > 0.95$). Рабочие в целом всегда светлее и чаще имеют редкие фенотипы и их сочетания.

Тест Краскела-Уоллиса показал существенное влияние окраски клипеуса самок-основательниц на частоту встречаемости у рабочих ос вариантов окраски клипеуса 1 ($H = 12.55$, $p > 0.99$) и 5 ($H = 7.05$, $p > 0.95$). У светлоокрашенных самок-основательниц в потомстве повышена доля светлоокрашенных рабочих, а у темноокрашенных — соответственно темноокрашенных рабочих. Интересно, что доли вариантов окраски клипеуса 2–4 у рабочих достоверно не связаны с окраской самок-основательниц, что дает возможность более широко использовать именно эти варианты для межпопуляционных сравнений.

Анализ возрастного состава рабочих и их окраски в сезоне выявил сходство в изменении фенотипического облика молодых особей. Первые рабочие, которые появились в семьях в первой декаде июня, были самые светлые. Из них 72% не имели черного рисунка на клипеусе. Лишь позже выходят насекомые с более темными вариантами окраски. Самое большое разнообразие фенотипов наблюдается у особей, которые выходят в июле — первой декаде августа. Интересно, что будущие основательницы сходны по фенотипическому облику с самками-основательницами.

Результаты анализа динамики фенетической структуры семьи показали, что примерно у половины семей в поселении фенотипический облик остается стабильным на протяжении практически всего сезонного цикла (критерий χ^2 не показывает статистически значимых различий). Фенотипический облик части семей статистически значимо меняется на 4-й или 5-й неделе после выхода рабочих. Реже изменение фенотипического облика происходит на 8-й или 9-й неделе. При этом следует отметить, что и до и после этого изменения фенотипический облик семьи остается стабильным, то есть изменение происходит скачкообразно и, скорее всего, связано с какими-то переменами в жизни семьи. Следовательно, при исследовании различий между семьями ос, отдельными поселениями и популяциями необходимо учитывать сезонную динамику фенотипического облика. Поэтому для изучения межсемейных различий мы использовали данные фенотипического облика семьи 2–3-й недели после выхода рабочих (то есть до скачка в изменении фенотипического облика) и 8–9-й недели (после такого скачка). Множественное сравнение по критерию χ^2 показало, что в обоих случаях наблюдаются статистически значимые отличия между семьями ($\chi^2 = 146.39$, $P > 0.999$ для 2–3-й недели и $\chi^2 = 291.47$, $P > 0.999$ для 8–9-й недели). Кластерный анализ, проведенный по частотам фенотипов клипеуса, показал существенные различия фенотипического облика семей в эти два периода (рис. 3). Семьи в первой половине сезона по характеру окраски объединяются в два больших кластера (рис. 3, А). Для семей во второй половине сезона формируется совершенно иная кластерная структура (рис. 3, Б). Выделяются 4–5 различных кластеров, что свидетельствует о большем разнообразии фенотипического облика семей во второй половине сезона. О том же, в принципе, свидетельствует и большее значение критерия χ^2 , а также уже отмеченный ранее факт наибольшего разнообразия окраски рабочих ос во второй половине сезона. Иными словами, как отдельные семьи, так и поселение в целом более однородны по своему фенотипическому облику в начале сезона и более разнообразны в конце. Это явление весьма существенно в методическом плане. Для оценки межпопуляционных и даже межвидовых различий наиболее предпочтительной может оказаться как первая половина сезона (когда изменчивость минимальна и различия популяций могут выступать наиболее отчетливо), так и вторая половина (когда сравниваемые популяции фенетически наиболее разнообразны).

Как видно на рис. 3, Б и В, кластерные структуры семей по частотам окраски клипеуса молодых рабочих и семей с учетом частоты окраски рабочих всех возрастных групп во второй половине сезона сходны. Так же выделяются 4 кластера, включающие практически те же самые семьи. То есть, характер межсемейных различий, оцениваемых по молодым рабочим и по рабочим всех возрастов во второй половине сезона, практически одинаков. Это хорошо согласуется с отмеченным выше фактом стабилизации фенотипического облика молодых рабочих во второй половине сезона. Вместе

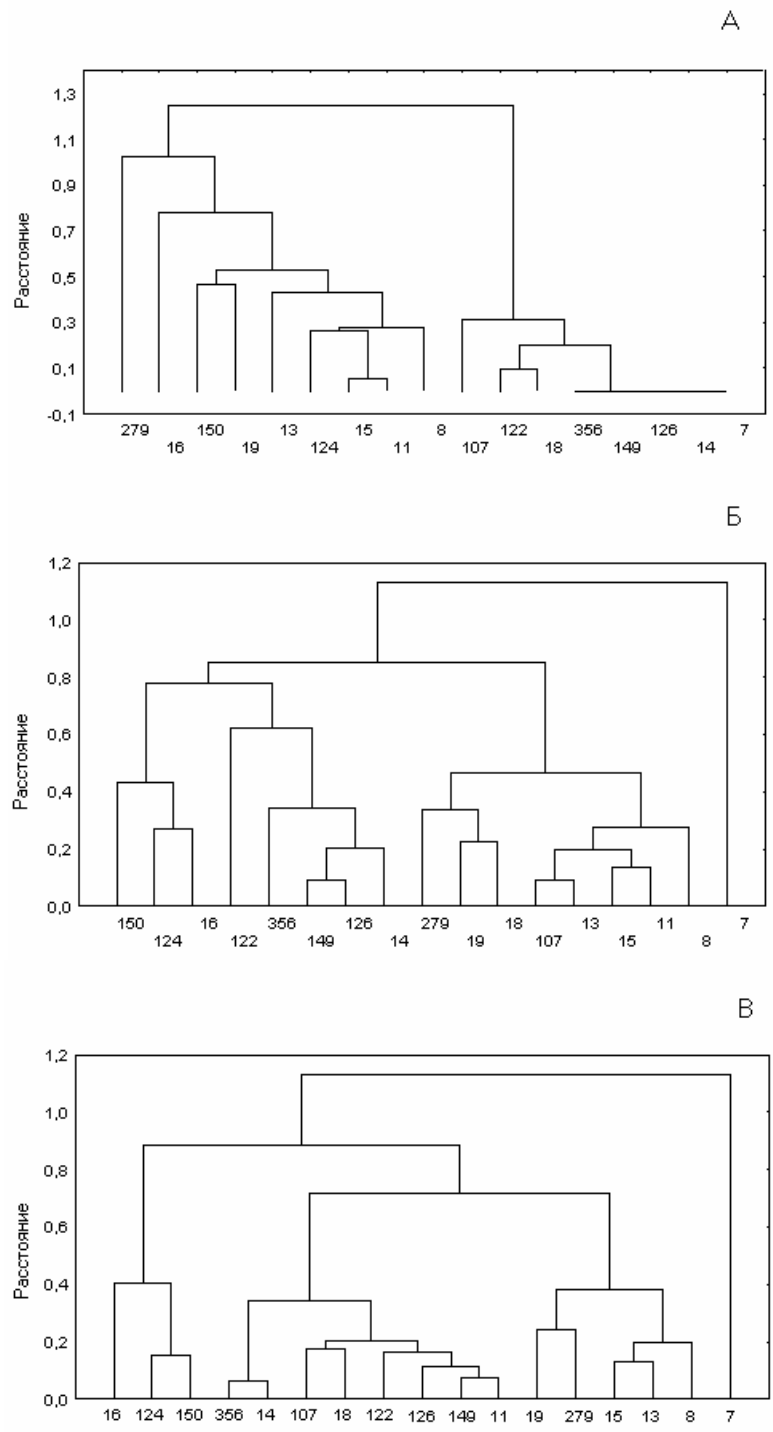


Рис. 3. Кластерный анализ межсемейных различий по признакам окраски клипеуса у всех рабочих в первой половине сезона (А — 2-я и 3-я недели после выхода рабочих), во второй половине сезона (Б — 8-я и 9-я недели после выхода рабочих) и только у молодых рабочих (В — за весь сезон в целом). По оси абсцисс указаны номера гнезд.

с тем, определенные различия в кластерных структурах могут свидетельствовать и об избирательной смертности рабочих определенных фенотипов. Явление избирательности попадания ос в ловушки отмечалось уже для *Vespula vulgaris* L. (Еремина, 1983). Таким образом, сравнительный анализ фенотипов молодых рабочих и рабочих всех возрастов во второй половине сезона дают практически одинаковую картину. Полученные данные могут быть использованы в дальнейшем с целью упрощения методики сбора материала.

Примечательно, что разный характер рисунков клипеуса, тергита и стернита брюшка у рабочих в семье *P. fuscatus* (F.) играет роль зрительных сигналов при индивидуальном опознании особей (Tibbets, 2002). Исследования на другом виде ос-полистов *P. instabilis* Saussure показали, что позиция особи в доминантной иерархии ее семьи зависит от возраста: чем старше рабочая особь, тем ее доминантный ранг выше (Hughes, Strassmann, 1988). От возраста зависит и степень потемнения кутикулы. Не исключено, что у *P. dominulus* окраска клипеуса и брюшка, а также степень потемнения кутикулы могут быть одними из механизмов распознавания членов семьи и их социального статуса. Характер меланизации рисунка может учитываться особями в популяции весной при закладке гнезд. Так как плеометротичные объединения у данного вида формируются не только сестрами, но и чужими самками, то возможно, что определенную роль при отборе вероятных партнеров имеет степень окраски: на растениях предпочитают селиться вместе светлоокрашенные особи. Так, в Испании на растениях популяция весной слагается преимущественно из самок-основательниц с желтым клипеусом без рисунка (личное сообщение д-ра Филда), и плеометроз у них составляет около 80%. В Черноморском же заповеднике среднегодовой плеометрозис составляет около 10% (Русина, 1999), и доля самок-основательниц с желтым клипеусом значительно ниже. У трех рабочих, которые любезно переданы нам д-ром Филдом (Dr. J. Field), желтые пятна имеются на мандибулах, что в целом не характерно для европейских популяций. Изучение межпопуляционной изменчивости фенотипов окраски разных частей тела осы *P. dominulus* с учетом ее широкого распространения в Палеарктике и недавней экспансии в США (Cervo et al., 2000; Jacobson, 1991) дает уникальную возможность анализа характера дивергентных процессов в разных частях ареала, выявления взаимосвязи между социальной структурой семьи и организацией популяций.

Литература

- Абылкасымова Т.А., Бакирова Ч.М. 1988. Каталог фенотипов окраски жуков-нарывников (Coleoptera, Meloidae). В кн.: *Фенетика природных популяций*. М. : 65–70.
- Артемьева Е.А. 1997. Опыт выделения дискретных вариаций и фенотипов крылового рисунка бабочек голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). В кн.: *Популяционная фенетика*. М. : 59–66.
- Батлущкая И.В., Скибина Е.В. 2002. Изменчивость меланизированного рисунка тергитов и стернитов брюшка *Paravespula germanica*. В кн.: *XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. Тезисы докладов*. С.-Петербург : 30.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. В кн.: *Фенетика природных популяций*. М. : 158–169.
- Гилев А.В. 2002. Дискретные вариации окраски и некоторые закономерности изменчивости пигментации рабочих особей рыжих лесных муравьев подрода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Зоол. журн.* **81**(3): 336–341.
- Длусский Г.М. 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых. В кн.: *Поведение насекомых*. М. : 3–25.
- Еремина И.В. 1983. Изменчивость окраски в семьях некоторых ос (*Vespa vulgaris* L.). В кн.: *Физиологическая и популяционная экология (популяционная изменчивость)*. Саратов : 108–111.
- Еремина И.В. 1988. Уровень реализации фенотипа как показатель микроэволюционного состояния популяции. В кн.: *Фенетика природных популяций*. М. : 177–185.
- Климец Е.П. 1997. Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*). В кн.: *Популяционная фенетика*. М. : 45–58.
- Корсун О.В. 1994. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Экология*. **5**: 73–81.
- Кохманюк Ф.С. 1981. Колорадский жук как модель микроэволюции. *Природа*. **12**: 86–87.

- Медведев В.Л. 2003. Особенности изменчивости рисунка покровов жуков-листоедов на примере видов рода *Gonioctena* Chevrolat (Coleoptera, Chrysomelidae). *Энтомол. обозр.* **82**(2): 289–299.
- Присный А.В. 1993. Механизмы изменчивости рисунка переднеспинки у колорадского жука (к вопросу о методике фенетических исследований). *Изв. Харьковск. энтомол. общ-ва.* **1**(1): 87–103.
- Русина Л.Ю. 1999. О гнездовании ос-полистов в Черноморском заповеднике. В кн.: *Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем.* Оренбург: 118–119.
- Тобиас В.И. 1978. Сем. Vespidae. В кн.: Медведев Г.С. (ред.). *Определитель насекомых европейской части СССР. Перепончатокрылые.* **3**(1): 147–152.
- Яблоков А.В. 1976. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований. *Журн. общей биол.* **37**(5): 649–659.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. *Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций.* М.: Высшая школа. 159 с.
- Cervo R., Zacchi F., Turillazzi S. 2000. *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) invading North America: some hypotheses for its rapid spread. *Insect. Soc.* **47**(2): 155–157.
- Hughes C.R., Strassmann J.E. 1988. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour.* **107**: 1–15.
- Jacobson R.S. 1991. *Polistes dominulus* spreading in USA. *Sphecos.* **21**: 14–15.
- Pekkarinen A., Gustafsson B. 1999. The *Polistes* species in northern Europe (Hymenoptera: Vespidae). *Entomol. Fenn.* **10**: 191–194.
- Starr C.K., Luchetti D. 1993. Key to *Polistes* species of Europe. *Sphecos.* **24**: 14.
- Tibbets A.E. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proc. roy. Soc. Lond. (B).* **269**: 1423–1428.