

УДК 595.798

© Л. Ю. Русина, И. Ю. Русин, Х. К. Стэрр, А. В. Фатерыга и Л. А. Фирман

**СПОСОБЫ ОСНОВАНИЯ СЕМЬИ САМКАМИ
РАЗЛИЧНЫХ МОРФОТИПОВ У БУМАЖНЫХ ОС-ПОЛИСТОВ
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTES LATR.)**

[L. Yu. RUSINA, I. Yu. RUSIN, C. K. STARR, A. B. FATERYGA a. L. A. FIRMAN. MODES OF COLONY FOUNDATION BY FEMALES OF DIFFERENT MORPHOTYPES IN THE PAPER WASPS (HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTES LATR.)]

В процессе эволюции общественные осы-полисты выработали разнообразные приспособления, направленные на выживание семей и повышение устойчивости популяций. Адаптации к определенной экологической обстановке заключаются прежде всего в изменчивости пространственно-этологической структуры популяции и жизненного цикла семьи (включая приуроченность сроков гнездования), способов основания семьи, продолжительности гнездового периода и размеров семьи (Strassmann, 1983; Gobbi, Zucchi, 1985; Jeanne, Morgan, 1992; Русина, 2006). Исследование структуры популяции на ранних этапах жизненного цикла у ос-полистов показывает, что закладка гнезда в умеренных широтах может осуществляться как одной самкой (гаплометрой), так и несколькими основательницами (плеометрой) (West-Eberhard, 1969; Röseler, 1985; Reeve, 1991). Известно, что семьи с несколькими основательницами более жизнеспособны и продуктивны, в них раньше появляются рабочие (Gamboa, 1980; Гречка, Кипятков, 1984), они успешнее противостоят внутривидовой узурпации семьи чужой самкой и защищают расплод от нападения беспозвоночных хищников (Gamboa, 1978; Gibo, 1978; Strassmann, 1981a; Röseler, 1991; Rusina, 2003). После разрушения гнезда восстановление его несколькими самками также более эффективно (Gibo, 1978). В тропиках у полистов преобладает групповая закладка гнезд (West-Eberhard, 1969; Giannotti, Mansur, 1993), а у некоторых видов группа основательниц закладывает и использует несколько гнезд (Jeanne, 1979; Giannotti, Machado, 1994). Последнее явление можно отнести к поликалии, расширяя значение этого термина, обычно употребляемого для обозначения одновременного обитания семьи в нескольких гнездах (Захаров, 1991). На ранних этапах развития семьи все самки в популяции откладывают яйца, хотя и отмечаются индивидуальные вариации плодовитости. В дальнейшем в плеометротичной семье устанавливается репродуктивный контроль доминантной самки над остальными (Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969). В плеометротичной семье 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). У ряда видов доминантные самки, как правило, крупнее, чем подчиненные особи (*Polistes dominulus* (Christ) — Turillazzi, Pardi, 1977; *P. metricus* Say — Drop-kin, Gamboa, 1981; *P. fuscatus* (F.) — Noonan, 1981), однако эта тенденция у *P. dominulus* была выра-

жена в разные годы в различной степени (Turillazzi, Pardi, 1977) или вообще отсутствовала (Cant, Field, 2001). У *P. annularis* (L.) такую зависимость обнаружить не удалось (Sullivan, Strassmann, 1984).

Вопросы популяционной организации полистов изучены в меньшей степени и касаются, например, тех различий в поведении самок-основательниц *P. dominulus*, которые маркируются признаками окраски. Показано, что пространственно-этологическая (размещение гнездящихся самок в микробиотопах, плотность гнезд в скоплении, число подчиненных самок в семье) и фенотипическая структуры взаимосвязаны и могут меняться в зависимости от экологической ситуации. Если в фазах депрессии и роста численности популяции склонность к формированию плеометротических семей проявляют самки разных окрасочных морф, то на пике численности отчетливо выражены различия в частотах окраски мезонотума между самками, предлагающими гнездование в скоплениях, и одиночными самками, а также между самками из гапло- и плеометротических семей (Русина и др., 2007). Многолетние исследования пространственно-временной изменчивости как у этого вида, так и у *P. gallicus* (L.) показывают существование динамической устойчивости полиморфизма по окраске и рисунку: осенью соотношение морф будущих самок-основательниц сходно, но оно сильно меняется весной и в ходе сезонного развития (Русина и др., 2005, 2006). Несмотря на то что изменчивость окраски отмечалась у многих видов полистов (Enteman, 1904), ее сигнальные свойства в семье изучались только у *P. fuscatus* и у *P. dominulus* (Tibbets, 2002; Tibbets, Dale, 2004), а ее организация на популяционном уровне остается малоисследованной.

Цель настоящей работы состоит в изучении взаимосвязи между окраской и размерами тела самок-основательниц и способом основания семьи у двух палеарктических и одного неотропического видов ос-полистов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отлов самок-основательниц *P. dominulus* и перенос их вместе с гнездами в садки проводились в пос. Курортное Феодосийского р-на Автономной Республики Крым Украины ($44^{\circ}59' с. ш.$, $34^{\circ}21' в. д.$) в конце апреля 2006 г., *P. nimbhus* (Christ) — в Ялте ($44^{\circ}29' с. ш.$, $34^{\circ}08' в. д.$) и Симферополе ($44^{\circ}57' с. ш.$, $34^{\circ}06' в. д.$) в первой декаде мая 2006 г. Характер гнездования *P. lanio* (F.) изучали на о. Тринидад в г. Санкт-Августин и его окрестностях ($10^{\circ}38' с. ш.$, $61^{\circ}26' з. д.$), в поселках Лопино ($10^{\circ}42' с. ш.$, $61^{\circ}9' з. д.$) и Кора ($10^{\circ}41' с. ш.$, $61^{\circ}22' з. д.$), а также на сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета (Тринидад и Тобаго) ($10^{\circ}38' с. ш.$, $61^{\circ}26' з. д.$) в октябре 2004 г.—январе 2005 г.

Вариации окраски клипеуса, мезосомы (функциональной груди) и метасомы (функционального брюшка) 106 самок *P. dominulus*, 126 — *P. nimbhus* и 58 — *P. lanio* регистрировали визуально, сверяясь с эталонными рисунками (рис. 1—3). Связь между окраской самок-основательниц и склонностью к определенному типу основания семьи оценивали при помощи критерия χ^2 . Анализ способа основания семьи включал количественный состав самок в семье и число гнезд, принадлежащих семье. Также выделялись: гаплометрозд — одиночная самка строит 1 гнездо; плеометрозд — группа самок закладывает 1 гнездо; поликалия (в широком смысле) — группа самок строит несколько гнезд. Изучение доминантной иерархии проводили путем наблюдений в лаборатории за поведением самок из плеометротических семей: 18 — *P. dominulus*, 23 — *P. nimbhus* и 9 семей *P. lanio*. Каждую семью наблюдали ежедневно 30—60 мин с 10 до 16 ч в течение 2—3 дней. Общая продолжительность наблюдений составила 108 ч. Доминантные самки были выделены по особым формам поведения, связанным с осуществлением репродуктивной монополии. На уровне оогенеза это было поведенческое доминирование, на уровне яйцекладки — заполнение пустых ячеек, на уровне эмбриогенеза — дифференциальная оофагия (West-Eberhard, 1969). Иерархическую структуру семьи определяли по характеру взаимоотношений самок с учетом линейного типа иерархии. При этом α -особью считали ту, которая демонстрировала поведение доминирования над всеми остальными самками, ощупывая усики голову, грудь, брюшко и крылья; β -особью — ту, которая доминировала над всеми, кроме α -самки; γ — над всеми, кроме

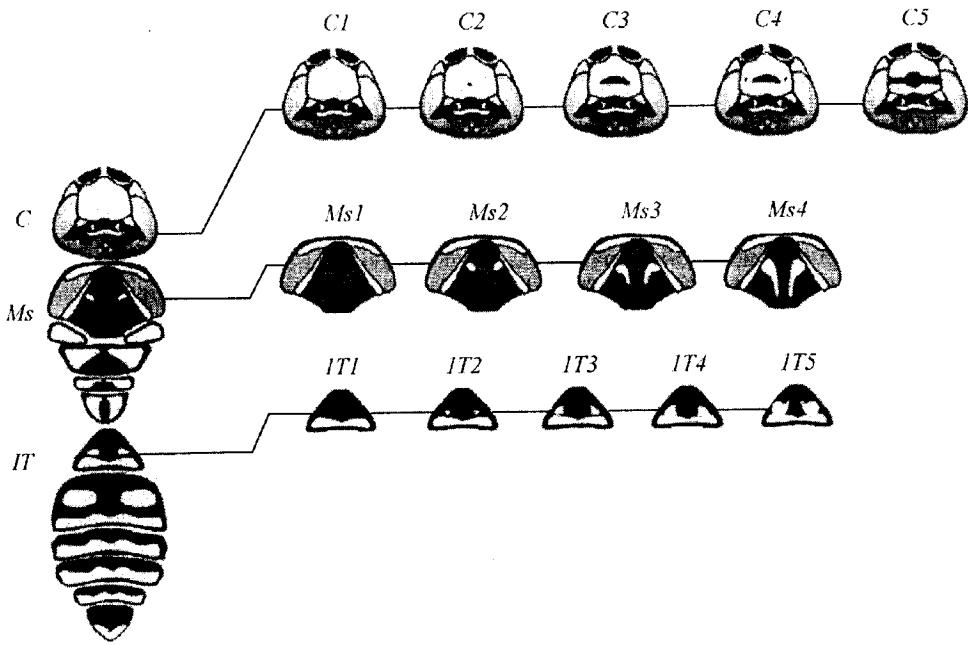


Рис. 1. *Polistes dominulus* (Ckrist.), вариации окраски самки.
С — клипеус, Ms — мезонотум, 1T — 1-й тергит брюшка.

ме α - и β - и т. д. (Pardi, 1948; Röseler, 1991, Русина, 1999). Подчиненный статус самки выражался в позе прижимания тела с опущенными усиками к субстрату и в избегании контактов.

Для сравнения размеров самок-основательниц разных рангов и разных окрасочных морф использовались приготовленные по специальным методикам (Длусский и др., 1998; Перфильева, 2000) препараты голов и крыльев 88 самок-основательниц *P. dominulus*, 95 — *R. nimphus* и 34 — *P. lanio*. В программе Corel Draw 8.0 с использованием сканированных компьютерных

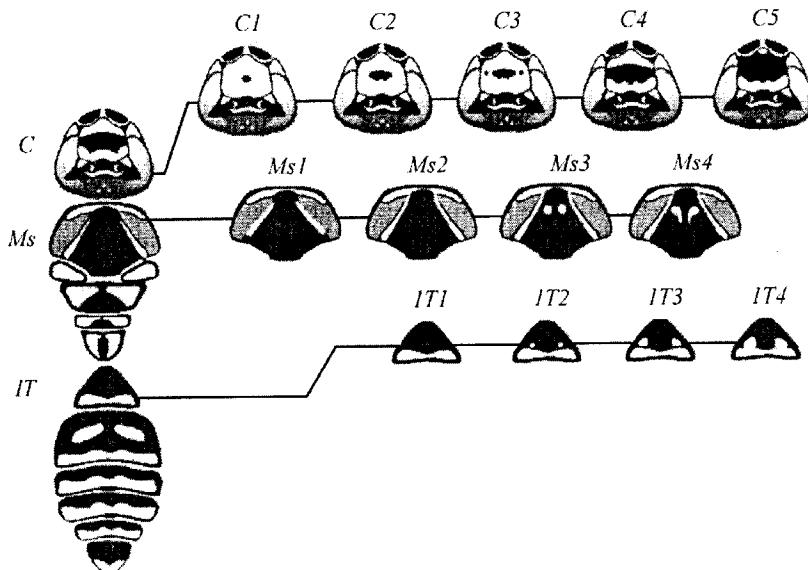


Рис. 2. *Polistes nimphus* (Ckrist.), вариации окраски самки.
С — клипеус, Ms — мезонотум, 1T — 1-й тергит брюшка.

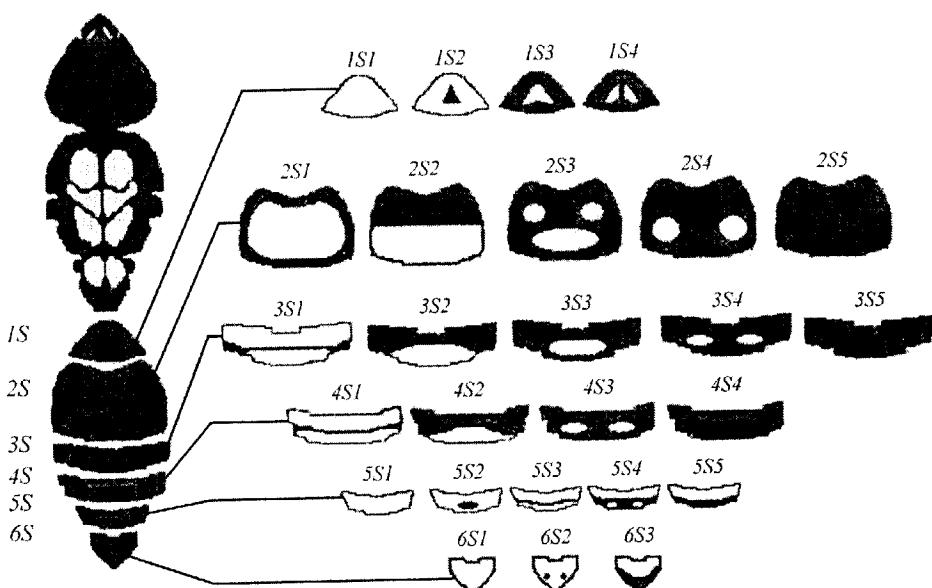
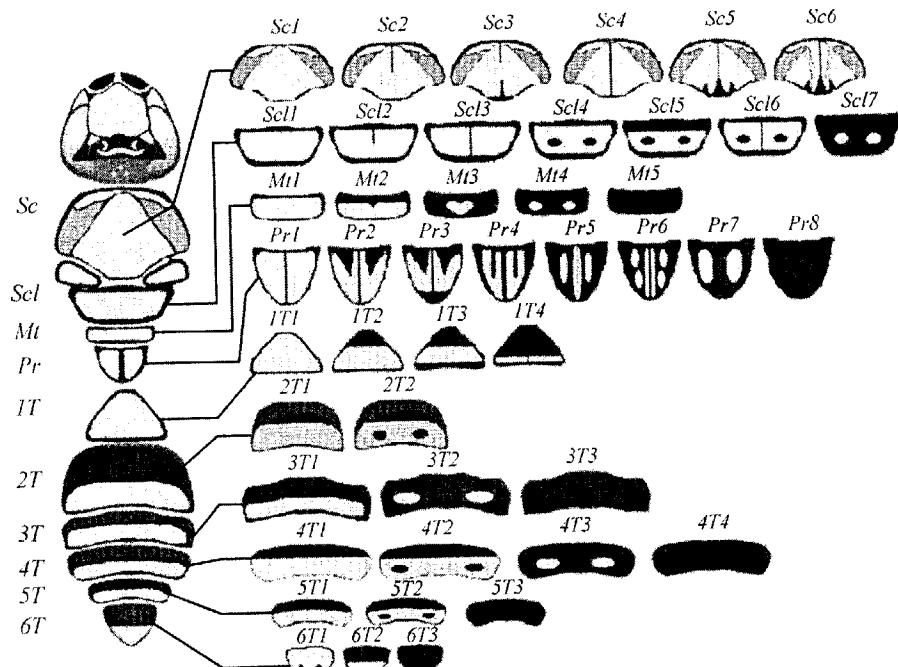


Рис. 3. *Polistes lanio* (F.), вариации окраски самки.

Sc — скутум, *Scl* — скутеллюм, *Mt* — метанотум, *Pr* — проподеум, *1T* — *6T* — 1—6-й тергиты брюшка; *IS* — *6S* — 1—6-й стерниты брюшка.

изображений головы и крыльев ос определяли следующие линейные размеры: длину (CL) и ширину (CW) клипеуса, максимальную ширину (HW) головы, а также длину и ширину 1-й и 2-й пары крыльев (соответственно — *WgIL*, *WgIW*, *WgIIIL*, *WgIIV*) (рис. 4). Описание выборочного распределения признаков в тексте и таблицах указывали в случае нормального распределения в виде среднего *M* (95 % доверительного интервала среднего); среднеквадратиче-

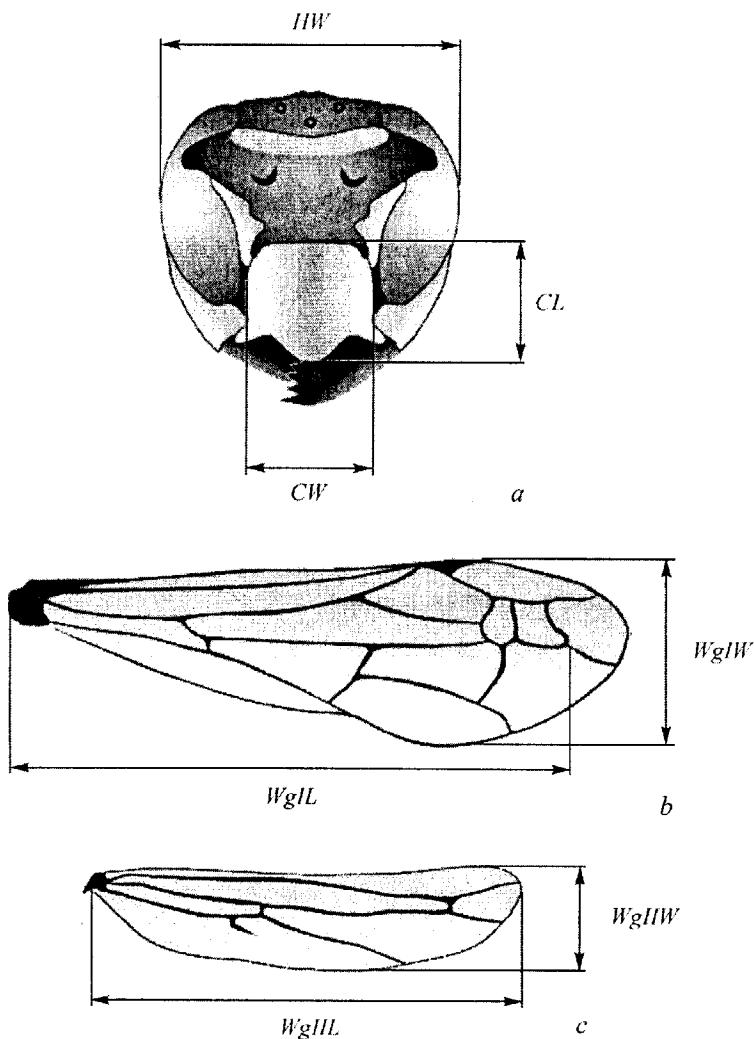


Рис. 4. Схема измерений параметров головы и крыльев самок ос=полистов (*Polistes*).
 а — голова, б — 1-я пара крыльев, в — 2-я пара крыльев, *HW*, *CL*, *CW*, *WgIL*, *WgIW*, *WgIII*, *WgIIW* — см. раздел «Материал и методика».

ского отклонения *s*; а в случае ненормального распределения параметров — *Me* [25; 75] (*Me* — медиана; 25 и 75—1-й и 3-й квартили). Для сравнения самок двух независимых выборок по размерам тела использовали критерии Стьюдента (в случае нормального распределения признаков) или Манна–Уитни (в случае ненормального распределения признаков); для сравнения связанных выборок применяли тест Уилкоксона; множественное сравнение проводили по критерию Данна (Гланц, 1999). Сравнение распределения социальных рангов у самок разных окрасочных морф выполнено с помощью критерия сравнения χ^2 . Для проверки предположения о взаимосвязи морфологических и поведенческих характеристик самок рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена: а) между размерами тела самок и их рангом, б) между окраской и рангом или в) между окраской самок и их размерами в популяции и в семье. Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 1984—2001) и программы Biostatistica 4.03 (S. A. Glantz, McGraw Hill, перевод на русский язык — «Практика», 1998).

Авторы выражают сердечную благодарность за помощь в проведении исследований и сборе материала С. П. Иванову, С. В. Глотову, С. А. Черствому, Алану Хуку (Alan Hook), Cape Bharat (Sarah Bharath), жителям пос. Кора Бобби и Сюзан Биссунди-ал (Bobby and Susanne Bissoondial), а

также Е. В. Русиной за изготовление препаратов для морфометрических измерений. Ценные советы и полезные замечания при обсуждении результатов исследования и статьи были высказаны С. А. Белокобыльским, А. В. Гилевым, Г. М. Длусским, А. А. Захаровым, Е. О. Козинец, А. Г. Радченко и В. В. Хлебовичем. Выражаем всем указанным лицам огромную признательность.

РЕЗУЛЬТАТЫ

СПОСОБ ОСНОВАНИЯ СЕМЬИ И ХАРАКТЕР ГНЕЗДОВАНИЯ

P. dominulus. Период сбора семей и проведения наблюдений пришелся на момент начала гнездования. Было обнаружено 57 гнезд в укрытиях и одно на растении. Предпочитаемые места гнездования в укрытиях — металлические каркасные трубы заборов, оград; 8 гнезд/семей ($8/57$; 14 %) обнаружено под навесами крыш. Доля плеометроя составила 31.6 % ($18/57$) (табл. 1). Некоторые самки ($18/122$, 14.8 %) к гнездованию не приступали и лишь располагались неподалеку от самок, строящих гнезда. Максимальное число самок в семье при плеометрое составило 10. Доля крупных семей с 5 и более самками — 11.1 % ($2/18$). Размеры гнезд варьировали от 2 до 13 ячеек, в составе расплода имелись яйца.

P. nimphus. На 6 чердаках жилых зданий Симферополя и Ялты в первой декаде мая было найдено 85 семей *P. nimphus*, доля плеометроя составила 27.1 % ($23/85$) (табл. 1). Гнезда в среднем насчитывали по 10 (4—20) ячеек, в них имелись яйца и личинки младших возрастов. 2 семьи своего гнезда не строили, а использовали для откладки яиц прошлогодние гнезда. Последние были небольших размеров (92 и 104 ячей) и содержали зимующие коконы паразитоида *Latibulus argiolus* Rossi (Hymenoptera, Ichneumonidae) (7 и 6 коконов соответственно). Максимальное число самок в семье при плеометрое составило 10, доля крупных семей с 5 и более самками — 4.3 % ($1/23$).

P. lanio. 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. 2). На

Таблица 1
Характер основания семьи у *Polistes dominulus* и *P. nimphus* в Крыму
(апрель—начало мая 2006 г.)

Вид	Гаплометроя	Плеометроя				Всего семей
		2 самки	3 самки	4 самки	≥ 5 самок	
<i>P. dominulus</i>	39	12	2	2	2	57
<i>P. nimphus</i>	62	14	6	2	1	85

Таблица 2
Состав семей *Polistes lanio* на о. Тринидад

Место и дата сбора	До выхода рабочих						После выхода рабочих
	1 самка	2 самки	3 самки	4 самки	5 и более самок	Поликалия	
Сельскохозяйственная станция Вест-Индского университета, 30 X 2004	4	3	6	1	4	2	2*
Тринидад: пос. Лопино, 9 I 2005	1	1	3	—	2	1	22
Окрестности Санкт-Августина, 24—26 XII 2004	—	1	3	3	—	—	12
Пос. Кора, 17 XI 2004	1	1	2	1	2	—	5

Примечание. * — в гнездах расплод отсутствует, в составе имагинального населения присутствуют самцы.

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 плеометрое составило 6, а при поликалии — 8. В последней категории семей было отмечено по 2—3 гнезда.

ОКРАСКА САМОК-ОСНОВАТЕЛЬНИЦ И ХАРАКТЕР ГНЕЗДОВАНИЯ

Варианты окраски самок-основательниц изучаемых видов приведены в табл. 3 и 4. Обнаружены различия по частотам окрасочных морф между самками из семей, основанных разным способом. Самки *P. dominulus*, основывающие гнезда в одиночку, имели вариант груди *M2* чаще, чем самки из

Таблица 3

Встречаемость вариантов окраски (в %) у самок-основательниц *Polistes dominulus* и *P. nimphus* при гапло- и плеометрое,
в малочисленных и больших семьях — при плеометрое

Клипеус					Мезонотум				Брюшко				
<i>C1</i>	<i>C2</i>	<i>C3</i>	<i>C4</i>	<i>C5</i>	<i>Ms1</i>	<i>Ms2</i>	<i>Ms3</i>	<i>Ms4</i>	<i>IT1</i>	<i>IT2</i>	<i>IT3</i>	<i>IT4</i>	<i>IT5</i>
<i>P. dominulus</i> , гаплометр (N = 41)													
7.3	19.5	53.7	7.3	12.2	0	22.0	58.5	19.5	0	2.4	80.5	14.6	2.5
<i>P. dominulus</i> , плеометр (N = 47)													
2.1	10.7	68.1	2.1	17.0	2.1	14.9	61.7	21.3	0	0	91.5	8.5	0
Незагнездившиеся самки <i>P. dominulus</i> (N = 18)													
5.6	22.2	55.5	11.1	5.6	0	44.4	44.4	11.2	0	0	66.7	33.3	0
Самки <i>P. dominulus</i> из малочисленных семей (N = 26)													
3.8	11.5	65.4	3.8	15.5	3.8	19.2	73.2	3.8	0	0	100	0	0
Самки <i>P. dominulus</i> из больших семей (N = 21)													
0	9.5	71.5	0	19.0	0	9.5	47.6	42.9	0	0	81.0	19.0	0
Самки <i>P. dominulus</i> высокого ранга (N = 28)													
3.6	10.7	60.7	3.6	21.4	0	10.7	78.6	10.7	0	0	96.4	3.6	0
Самки <i>P. dominulus</i> низкого ранга (N = 9)													
0	22.2	55.6	0	22.2	0	22.2	44.4	33.4	0	0	66.7	33.3	0
<i>P. nimphus</i> , гаплометр (N = 62)													
0	0	6.5	3.2	90.3	43.5	51.6	4.9	0	11.3	27.4	56.5	4.8	0
<i>P. nimphus</i> , плеометр (N = 64)													
0	0	26.6	0	73.4	71.9	25	3.1	0	21.9	37.5	39.1	1.5	0
Самки <i>P. nimphus</i> из малочисленных семей (N = 46)													
0	0	19.6	0	80.4	67.4	30.4	2.2	0	17.4	45.7	34.8	2.1	0
Самки <i>P. nimphus</i> из больших семей (N = 18)													
0	0	44.4	0	55.6	83.3	11.1	5.6	0	33.3	16.7	50	0	0
Самки <i>P. nimphus</i> высокого ранга (N = 41)													
0	0	24.4	0	75.6	68.3	26.8	4.9	0	14.6	46.4	36.6	2.4	0
Самки <i>P. nimphus</i> низкого ранга (N = 17)													
0	0	29.4	0	70.6	82.4	17.6	0	0	41.2	23.5	35.3	0	0

Примечание. *C1—C5* — варианты окраски клипеуса, *Ms1—Ms4* — мезонотума, *IT1—IT5* — брюшка.

Таблица 4

Встречаемость вариантов окраски (в %) у самок-основательниц *Polistes lanio* при плеометрозе и поликалии, а также у самок разных рангов

Группы самок или тип заселдки гнезда	Скрутым						Скутеллюм						Меганотум					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5
Плеометроз ($N = 14$)	0	0	0	0	14.3	85.7	0	0	100	0	0	0	0	0	28.6	71.4	0	0
Поликалия ($N = 10$)	0	0	0	0	70	30	0	0	100	0	0	0	0	0	80	10	10	0
Самки высокого ранга ($N = 9$)	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 ($N = 25$)	0	0	0	60	4	28	0	0	100	0	0	0	0	0	48	48	4	0
Прододесум																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	1	2	1	2	3	
Плеометроз ($N = 14$)	0	7.2	50	28.6	0	7.2	0	0	0	100	0	0	50	50	64.3	0	0	35.7
Поликалия ($N = 10$)	0	80	10	10	0	0	0	0	0	100	0	0	90	10	80	0	0	20
Самки высокого ранга ($N = 9$)	0	22.2	22.2	22.2	0	33.4	0	0	0	100	0	0	77.8	22.2				
Самки низкого ранга ($N = 25$)	0	24	32	16	4	16	8	0	0	100	0	0	88	12				
4-й тергит брюшка																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	1	2	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	92.9	7.1	0	0	71.4	28.6	0	0	7.1	92.9	28.6	0	0	71.4	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	100	0	0	0	90	10	0	0	0	100	50	0	0	50	0	0	100	0
3-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	1	2	3	4	1	2	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	85.7	14.3	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0
4-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	85.7	14.3	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0
5-й тергит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	1	2	3	4	1	2	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	92.9	7.1	0	0	71.4	28.6	0	0	7.1	92.9	28.6	0	0	71.4	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	100	0	0	0	90	10	0	0	0	100	50	0	0	50	0	0	100	0
6-й тергит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	85.7	14.3	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	100	0	0	0	100	0
1-й тергит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	7.2	50	28.6	0	7.2	0	0	100	0	0	0	0	0	50	50	64.3	0
Поликалия ($N = 10$)	0	80	10	10	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	90	10	80	0
Самки высокого ранга ($N = 9$)	0	22.2	22.2	22.2	0	33.4	0	0	0	100	0	0	0	0	77.8	22.2		
Самки низкого ранга ($N = 25$)	0	24	32	16	4	16	8	0	0	100	0	0	0	0	88	12		
2-й тергит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	7.2	50	28.6	0	7.2	0	0	100	0	0	0	0	0	50	50	64.3	0
Поликалия ($N = 10$)	0	80	10	10	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	90	10	80	0
Самки высокого ранга ($N = 9$)	0	22.2	22.2	22.2	0	33.4	0	0	0	100	0	0	0	0	77.8	22.2		
Самки низкого ранга ($N = 25$)	0	24	32	16	4	16	8	0	0	100	0	0	0	0	88	12		
3-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	92.9	7.1	0	0	71.4	28.6	0	0	7.1	92.9	28.6	0	0	71.4	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	100	0	0	0	90	10	0	0	0	100	50	0	0	50	0	0	100	0
4-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	50	50	64.3	0
Поликалия ($N = 10$)	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	90	10	80	0
5-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	92.9	7.1	0	0	71.4	28.6	0	0	7.1	92.9	28.6	0	0	71.4	0	0	100	0
Поликалия ($N = 10$)	100	0	0	0	90	10	0	0	0	100	50	0	0	50	0	0	100	0
6-й стернит брюшка																		
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	
Плеометroz ($N = 14$)	0	7.2	50	28.6	0	7.2	0	0	100	0	0	0	0	0	50	50	64.3	0
Поликалия ($N = 10$)	0	80	10	10	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	90	10	80	0
Самки высокого ранга ($N = 9$)	0	22.2	22.2	22.2	0	33.4	0	0	0	100	0	0	0	0	77.8	22.2		
Самки низкого ранга ($N = 25$)	0	24	32	16	4	16	8	0	0	100	0	0	0	0	88	12		

Примечание. Плеометр (6 семей) и поликалия (2 семьи) — принадлежат частоты окраски самок-основательниц из сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета. Частоты окраски самок разных рангов показаны по 9 семьям, собранным до выхода рабочих в окрестностях Санкт-Петербурга. I—Лопино, II—Коре и Лопино.

плеометротических семей (табл. 3, 5). Эта особенность усиливалась при сравнении самок из малочисленных (2—3 самки) и больших (более 3 особей) семей (табл. 3, 5). Самки из малочисленных семей (2—3 самки) статистически значимо отличались по частотам окрасочных морф от гаплометротических самок. Незагнездившиеся самки были сходны по частотам признаков окраски с гаплометротическими самками, но они значительно отличались от плеометротических самок более высокой долей признаков брюшка 1T4 (табл. 3, 5).

Гапло- и плеометротические самки *P. nimphus* различались по частотам окраски мезонотума и клипеуса. Одиночно гнездящиеся самки *P. nimphus* статистически значимо чаще имели темноокрашенный вариант клипеуса C5 и более светлый вариант мезонотума Ms2, чем самки при плеометротозе (табл. 3, 5). Самки из малочисленных семей (2—3 особи) не отличались от гаплометротических самок, однако самки из семей с большим числом особей (4—40 самок) отличались от гаплометротических самок по окраске клипеуса

Таблица 5
Различия окраски самок-основательниц ос-полилюстров (*Polistes*)
в разных группах по критерию χ^2

Группы самок или тип закладки гнезда	Признаки окраски		
	Клипеус	Мезонотум	Брюшко
Гапло- и плеометротоз, <i>P. dominulus</i>	3.06; $df = 4$; $p = 0.548$	12.94; $df = 4$; $p = 0.012$	1.49; $df = 3$; $p = 0.685$
Гапло- и плеометротоз, <i>P. nimphus</i>	10.81; $df = 2$; $p = 0.005$	10.45; $df = 2$; $p = 0.005$	6.16; $df = 3$; $p = 0.104$
Гаплометротоз и семья из 2 самок, <i>P. dominulus</i>	0.93; $df = 4$; $p = 0.920$	5.63; $df = 2$; $p = 0.060$	4.49; $df = 3$; $p = 0.213$
Гаплометротоз и семья из 2 самок, <i>P. nimphus</i>	4.30; $df = 2$; $p = 0.116$	4.98; $df = 2$; $p = 0.083$	3.09; $df = 3$; $p = 0.379$
Гаплометротоз и семья из 5—9 самок, <i>P. dominulus</i>	5.12; $df = 4$; $p = 0.276$	4.27; $df = 2$; $p = 0.118$	1.19; $df = 3$; $p = 0.755$
Гаплометротоз и семья из 5—9 самок, <i>P. nimphus</i>	16.04; $df = 2$; $p < 0.001$	9.60; $df = 2$; $p = 0.008$	5.79; $df = 3$; $p = 0.122$
Семьи из 2 самок и семья из 3—8 самок, <i>P. dominulus</i>	2.79; $df = 4$; $p = 0.593$	11.00; $df = 2$; $p = 0.004$	
Семьи из 2—4 самок и семья из 5—9 самок, <i>P. nimphus</i>	4.11; $df = 1$; $p = 0.042$	2.86; $df = 2$; $p = 0.239$	5.56; $df = 3$; $p = 0.135$
Гаплометротоз и незагнездившиеся самки, <i>P. dominulus</i>	0.87; ; $df = 4$; $p = 0.929$	3.17; $df = 2$; $p = 0.240$	3.34; $df = 3$; $p = 0.342$
Плеометротоз и незагнездившиеся самки, <i>P. dominulus</i>	5.59; $df = 4$; $p = 0.232$	6.72; $df = 3$; $p = 0.081$	6.16; $df = 1$; $p = 0.013$
Плеометротоз и поликалия, <i>P. lanio</i>	Скутум 7.73; $df = 1$; $p = 0.005$	Проподеум 9.29; $df = 2$; $p = 0.01$	2-й тергит брюшка 13.31; $df = 3$; $p = 0.004$

Примечание. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые отличия.

и груди: у них существенно преобладал вариант клипеуса C3, была снижена доля встречаемости варианта груди Ms2, но повышен соответствующий показатель Msl (табл. 3, 5). Самки из малочисленных семей чаще имели варианты клипеуса C5, но реже C3 по сравнению с самками из больших семей; по окраске груди и брюшка различий не найдено (табл. 3, 5).

Самки *P. lanio* из плеометротических семей и самки, основывающие поликалическую семью, собранные на территории сельскохозяйственной станции Вест-Индского университета, различались по частотам окраски скутума, проподеума и 2-го тергита брюшка (табл. 4, 5). У самок из поликалических семей чаще встречались варианты окраски скутума Sc5, проподеума Pr2, второго тергита брюшка 2T1, а реже — соответствующие варианты скутума Sc6, проподеума Pr3 и второго тергита брюшка 2T2.

РАЗМЕРЫ И ОКРАСКА САМОК В ПОСЕЛЕНИИ

В исследуемых поселениях самки-основательницы *P. dominulus* и *P. nimphus* разных окрасочных морф не различались по размерам. Однако в выборке самок *P. dominulus* при плеометрозе в отличие от гаплометроза такие различия найдены (табл. 6). Самки со светлыми вариантами окраски клипеуса (C1 и C2) были меньше по размерам крыльев и головы, чем самки с более темными вариантами (C3, C4 и C5). Особи с вариантом окраски мезонотума Ms2 уступали Ms4 в размерах ширины клипеуса, головы и длины обоих крыльев.

У *P. nimphus* при плеометрозе самки с вариантами окраски брюшка 1T1 и 1T2 уступали 1T3 в размерах крыльев, но были больше их по размерам клипеуса и головы (табл. 7). При гаплометрозе самки с вариантами окраски брюшка 1T1 были больше самок с вариантами окраски 1T3 по ширине головы и ширине второй пары крыльев (тест Манна-Уитни по HW — $p = 0.036$; по WgIW — $p = 0.036$).

Самки *P. lanio* при плеометрозе с вариантами окраски проподеума Pr2, Pr3 и Pr4 были больше самок с вариантом окраски Pr6 по ширине головы и ширине второй пары крыльев (табл. 8).

Гапло- и плеометротичные самки *P. dominulus* и *P. nimphus* различались по размерам (табл. 9, 10). Гаплометротичные самки *P. dominulus* уступали в размерах головы (CL) самкам из плеометротических семей (тест Манна-Уитни; по CL — $p < 0.05$). Гаплометротичные самки *P. nimphus* были больше, чем самки из плеометротических семей, по размерам крыльев, но уступали последним по размерам головы (тест Манна-Уитни; по WgIW — $p < 0.01$; по HW — $p < 0.01$, CW — $p < 0.04$). В поселении *P. nimphus* в отличие от *P. dominulus* 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 — $r_s = -0.38$, $n = 95$, $p < 0.01$).

ДОМИНАНТНЫЙ РАНГ, РАЗМЕРЫ И ОКРАСКА САМОК В СЕМЬЕ

У изучаемых видов ранг самок-основательниц не зависел от окраски: особь низкого ранга из одной семьи могла быть окрашена, как α -самка из другой. Самки *P. dominulus* высоких (α и β) и низких рангов (γ и ниже) не отличались по частотам вариантов окраски от гаплометротичных самок. У самок *P. dominulus* высоких рангов по сравнению с низкоранговыми особями статистически значимо чаще встречался вариант брюшка 1T3, а реже — 1T4 (табл. 3, 10). При плеометрозе *P. dominulus* статистически значимые корреляции между рангом и окраской, а также между рангом и размерами особи не обнаружены. Однако найдены корреляции между вариантами

Таблица 6

Размеры крыльев и голов плеометротических самок-основательниц *Polistes dominulus* с разными вариантами окраски клипеуса и мезонотума

Параметры	Признаки окраски			Множественное сравнение групп по критерию Данна		
Клипеус						
<i>WgIL</i>	<i>C1—C2, M</i> (95 % ДИ); <i>s</i> или <i>Me</i> [25; 75] (<i>N</i> = 13) 10.8 (10.61—11.06); 0.692	<i>C3, M</i> (95 % ДИ); <i>s</i> или <i>Me</i> [25; 75] (<i>N</i> = 32) 11.4 [11.1; 11.6]	<i>C4—C5, M</i> (95 % ДИ); <i>s</i> или <i>Me</i> [25; 75] (<i>N</i> = 10) 11.2 (10.89—11.48); 0.594	<i>C1—C2</i> **	<i>C1—C2</i> * <i>C4—C5</i>	<i>C3</i> и <i>C4—C5</i> <i>n. s.</i>
<i>WgIW</i>	3.9 (3.82—3.96); 0.218	4.0 [3.9; 4.2]	4.0 (3.95—4.14); 0.188	**	*	<i>n. s.</i>
<i>WgIIL</i>	8.1 [7.6; 8.4]	8.3 [8.3; 8.5]	8.3 (8.08—8.57); 0.459	**	*	<i>n. s.</i>
<i>WgIIW</i>	2.1 (2.07—2.17); 0.156	2.3 [2.2; 2.3]	2.2 (2.09—2.25); 0.161	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>
<i>CL</i>	1.5 (1.44—1.52); 0.105	1.5 (1.48—1.59); 0.075	1.6 (1.51—1.59); 0.086	<i>n. s.</i>	*	<i>n. s.</i>
<i>CW</i>	1.6 (1.59—1.65); 0.079	1.7 (1.65—1.72); 0.067	1.7 (1.63—1.70); 0.073	**	*	<i>n. s.</i>
<i>HW</i>	3.7 (3.69—3.70); 0.145	3.8 (3.78—3.91); 0.123	3.8 [3.75; 3.9]; 0.113	*	*	<i>n. s.</i>
Мезонотум						
<i>WgIL</i>	<i>Ms2</i> (<i>N</i> = 12)	<i>Ms3</i> (<i>N</i> = 33)	<i>Ms4</i> (<i>N</i> = 10)	<i>Ms2</i> и <i>Ms3</i>	<i>Ms2</i> и <i>Ms4</i>	<i>Ms3</i> и <i>Ms4</i>
<i>WgIW</i>	10.5 [10.2; 11.3]	11.2 [10.8; 11.6]	11.3 [11.0; 11.4]	**	***	<i>n. s.</i>
<i>WgIIL</i>	4.0 [3.9; 4.0]	4.0 (3.94—4.12); 0.205	4.1 (4.04—4.14); 0.103	*	***	*
<i>WgIIW</i>	8.0 [7.4; 8.1]	8.1 [7.7; 8.5]	8.2 [8.0; 8.5]	*	**	<i>n. s.</i>
<i>CL</i>	2.3 [2.0; 2.3]	2.2 [2.0; 2.3]	2.2 (2.11—2.22); 0.117	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>
<i>CW</i>	1.5 [1.4; 1.5]	1.5 (1.47—1.52); 0.104	1.5 (1.48—1.53); 0.057	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>	<i>n. s.</i>
<i>HW</i>	1.6 (1.55—1.63); 0.090	1.6 (1.58—1.63); 0.103	1.7 (1.64—1.71); 0.073	<i>n. s.</i>	**	*
	3.6 (3.57—3.71); 0.154	3.7 (3.63—3.72); 0.190	3.8 (3.72—3.84); 0.122	<i>n. s.</i>	**	*

Примечание. *HW*, *CL*, *CW*, *WgIL*, *WgIW*, *WgIIL*, *WgIIW* — см. раздел «Материал и методика»; *C1—C5*, *Ms2—Ms4* — варианты окраски; *n. s.* — статистически незначимые различия; * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p = 0.001$.

окраски мезонотума и размерами крыльев и голов (для *WgIL* — $r_s = 0.55$, $n = 47$, $p < 0.05$; для *WgIIL* — $r_s = 0.64$, $n = 47$, $p < 0.01$; для *HW* — $r_s = 0.55$, $n = 47$, $p < 0.05$).

Самки *P. nimphus* как высоких (α и β), так и низких рангов (γ и ниже) отличались от гаплометротических самок частотами вариантов окраски клипеуса и груди: у них были снижены частоты вариантов клипеуса *C5* и мезонотума *Ms2*, а повышенены соответствующие показатели окраски *C3* и *Ms1*. Однако α -самки *P. nimphus* были сходны по признакам окраски с гаплометротичными самками, но существенно отличались по окраске клипеуса и мезонотума от низкоранговых особей (табл. 3, 10). Ранг особи коррелировал с окраской мезонотума — $r_s = -0.41$, $n = 42$, $p < 0.05$ и с шириной клипеуса — $r_s = -0.46$, $n = 42$, $p < 0.05$. Кроме того, в каждой конкретной семье

Таблица 7

Размеры крыльев и голов плеометротических самок-основательниц *Polistes nimphus*
с разными вариантами окраски клипеуса, мезонотума и брюшка

Пара- метры	Признаки окраски			Сравнение 2 выборок по критериям Манна-Уитни или Стьюдента; множественное сравнение Дашпа		
	C3—M (95 % ДИ); s или Me [25; 75] (N = 17)	C5—M (95 % ДИ); s или Me [25; 75] (N = 47)	Клипеус	C3 и C5		
WgIL	10.1 (9.87—10.41); 0.539		10.0 (9.88—10.18); 0.549		n. s.	
WgIW	3.9 [3.8; 4.0]		3.9 (3.80—3.92); 0.216		n. s.	
WgIII	7.8 (7.59—8.02); 0.429		7.7 (7.57—7.83); 0.457		n. s.	
WgIIW	2.2 (2.13—2.27); 0.146		2.2 (2.11—2.20); 0.168		n. s.	
CL	1.4 (1.37—1.50); 0.089		1.4 [1.4; 1.5]		n. s.	
CW	1.6 (1.52—1.60); 0.058		1.6 [1.5; 1.6]		n. s.	
HW	3.5 (3.38—3.58); 0.137		3.4 (3.39—3.50); 0.149		n. s.	
Мезонотум						
WgIL	Ms1 (N = 46) 10.1 (9.94—10.30); 0.503		Ms2 (N = 16) 9.9 (9.71—10.18); 0.612		Ms1 и Ms2	
WgIW	3.9 (3.85—3.98); 0.192		3.8 (3.70—3.87); 0.226		n. s.	
WgIII	7.8 (7.65—7.94); 0.416		7.8 [7.4; 7.9]		*	
WgIIW	2.2 (2.14—2.24); 0.140		2.2 [2.0; 2.3]		n. s.	
CL	1.4 (1.39—1.46); 0.090		1.5 (1.41—1.52); 0.107		n. s.	
CW	1.6 [1.5; 1.6]		1.5 (1.55—1.58); 0.680		n. s.	
HW	3.5 (3.39—3.52); 0.147		3.5 (3.28—3.42); 0.125		n. s.	
Брюшко						
WgIL	IT1 (N = 14) 9.7 (9.15—10.26); 0.527	IT2 (N = 24) 9.9 (9.70—10.12); 0.569	IT3 (N = 25) 10.2 (10.07—10.42); 0.476	IT1 и IT2 n. s.	IT2 и IT3 *	IT1 и IT3 *
WgIW	3.8 (3.57—3.98); 0.198	3.8 (3.72—3.89); 0.229	3.9 (3.88—4.00); 0.173	n. s.	n. s.	*
WgIII	7.5 (7.08—7.94); 0.407	7.7 (7.48—7.84); 0.475	7.8 [7.6; 8.1]	n. s.	*	n. s.
WgIIW	2.1 (1.88—2.34); 0.221	2.2 [2.0; 2.3]	2.2 (2.15—2.260); 0.154	n. s.	n. s.	n. s.
CL	1.5 (1.39—1.60); 0.103	1.4 [1.4; 1.5]	1.4 (1.40—1.48); 0.066	*	n. s.	*
CW	1.6 (1.51—1.66); 0.072	1.6 (1.58—1.60); 0.077	1.5 [1.5; 1.6]	n. s.	*	*
HW	3.6 (3.37—3.76); 0.183	3.5 (3.40—3.51); 0.020	3.4 (3.25—3.52); 0.050	n. s.	*	**

Примечание. См. табл. 3.

Таблица 8

Размеры крыльев и головы самок-основательниц *Polistes lanio*
с разными вариантами окраски скутума, проподеума и второго тергита брюшка

Параметры	Признаки окраски				Сравнение 2 выборок по критериям Манна-Уитни или Стьюдента; множественное сравнение по критерию Данна
	Скутум				
<i>WgIL</i>	4— <i>M</i> (95 % ДИ); <i>s</i> или <i>Me</i> [25; 75] (<i>N</i> = 23)		6— <i>M</i> (95 % ДИ); <i>s</i> или <i>Me</i> [25; 75] (<i>N</i> = 8)		4 и 6
<i>WgIW</i>	18.2 (17.83—18.65); 0.953		17.9 (17.45—18.32); 0.521		<i>n. s.</i>
<i>WgIIL</i>	6.0 (5.86—6.13); 0.303		5.9 (5.75—6.12); 0.216		<i>n. s.</i>
<i>WgII</i>	12.3 (12.01—12.57); 0.655		12.2 (11.73—12.73); 0.596		<i>n. s.</i>
<i>W</i>	3.2 (3.14—3.28); 0.163		3.3 (3.08—3.50); 0.253		<i>n. s.</i>
<i>HW</i>	4.3 [4.2; 4.5]		4.4 (4.32—4.55); 0.141		<i>n. s.</i>
<i>HL</i>	4.0 (3.92—4.14); 0.256		4.1 [4.1; 4.1]		<i>n. s.</i>
Проподеум					
<i>WgIL</i>	2 (<i>N</i> = 8) 18.4 (17.83—19.05); 0.725	3 (<i>N</i> = 10) 18.1 (17.52—18.67); 0.805	4 (<i>N</i> = 6) 18.3 (17.39—19.20); 0.859	6 (<i>N</i> = 7) 18.1 [17.7; 18.3] 0.270	Все множественные сравнения — <i>n. s.</i>
<i>WgIW</i>	6.0 (5.81—6.28); 0.280	6.0 (5.82—6.17); 0.244	6.1 (5.84—6.32); 0.231	5.8 (5.56—6.06); 0.270	То же
<i>WgIIL</i>	12.5 (12.26—12.75); 0.297	12.2 (11.72—12.76); 0.729	12.5 (11.67—13.34); 0.795	12.1 (11.57—12.57); 0.538	» »
<i>WgII</i>	3.2 (3.14—3.35); 0.127	3.3 (3.11—3.40); 0.202	3.4 (3.18—3.56); 0.180	3.1 (2.95—3.22); 0.145	Между 2 и 6**; 3 и 6*; 4 и 6**
<i>W</i>	4.4 (4.25—4.52); 0.165	4.3 (4.23—4.42); 0.131	4.5 (4.36—4.66); 0.144	4.2 [4.1; 4.4]	Между 2 и 6**; 3 и 4*; 4 и 6**
2-й тергит брюшка					
<i>WgIL</i>	1 (<i>N</i> = 29) 18.1 (17.80—18.46); 0.875		2 (<i>N</i> = 5) 18.2 (17.45—18.91); 0.591		1 и 2
<i>WgIW</i>	6.0 (5.88—6.10); 0.287		5.9 (5.71—6.10); 0.156		<i>n. s.</i>
<i>WgIIL</i>	12.3 (12.01—12.51); 0.650		12.5 (12.19—12.84); 0.260		<i>n. s.</i>
<i>WgII</i>	3.2 (3.15—3.29); 0.183		3.3 (3.05—3.52); 0.187		<i>n. s.</i>
<i>W</i>	4.3 (4.28—4.40); 0.162		4.3 (4.01—4.63); 0.249		<i>n. s.</i>

Примечание. Курсивные цифры — варианты окраски, остальные обозначения, как в табл. 6.

P. nimphus относительная интенсивность окраски брюшка самки соотносилась с ее позицией в доминантной иерархии: $\chi^2 = 7.54$, $df = 2$, $p = 0.021$.

Самки-основательницы разных рангов из семей *P. nimphus* и *P. dominulus*, состоящих из 2 самок (14 и 12 семей соответственно), не различались по размерам.

В семьях *P. dominulus*, состоящих из нескольких основательниц (6 семей), α - и β -самки, а также α - и γ -самки не различались по размерам (табл. 11). В семьях *P. nimphus* (8 семей) и *P. lanio* (6 семей), состоящих из нескольких основательниц, особи разных рангов различались по размерам

Таблица 9

Размеры крыльев и головы самок-основательниц *Polistes dominulus* и *P. nimphus*
из гаплометротических семей

Параметры	<i>P. dominulus</i> ($N = 33$)	<i>P. nimphus</i> ($N = 31$)
<i>WgIL</i>	10.8 (10.81—10.92); 0.560	10.1 (9.92—0.18); 0.345
<i>WgIW</i>	4.0 (3.96—4.08); 0.183	3.9 (3.88—3.98); 0.134
<i>WgIIL</i>	2.27 (2.22—2.31); 0.138	7.6 (7.49—7.71); 0.299
<i>WgIIW</i>	8.2 [7.9; 8.5]	2.2 (2.16—2.21); 0.088
<i>CW</i>	1.5 [1.4; 1.6]	1.5 (1.47—1.56); 0.113
<i>CL</i>	1.5 [1.4; 1.6]	1.5 (1.46—1.55); 0.121
<i>HW</i>	3.6 [3.5; 3.7]	3.4 (3.32—3.41); 0.119

Примечание. См. табл. 3.

Таблица 10

Различия окраски частей тела самок-основательниц видов рода *Polistes*
разных рангов по критерию χ^2

Группы самок и тип закладки гнезда	Окраска частей тела		
	Клипеус	Мезонотум	Брюшко
<i>P. dominulus</i>			
Гаплометрозв и самки высоких рангов (α и β)	2.65, $df = 4$, $p = 0.618$	3.01, $df = 2$, $p = 0.221$	3.86, $df = 3$, $p = 0.278$
Гаплометрозв и самки низких рангов (γ и ниже)	0.96, $df = 3$, $p = 0.811$	1.41, $df = 3$, $p = 0.702$	0.45, $df = 1$, $p = 0.521$
Самки высоких ран- гов и самки низких рангов	1.34, $df = 4$, $p = 0.854$	3.95, $df = 2$, $p = 0.139$	6.26, $df = 1$, $p = 0.012$
Самки высоких ран- гов и незагнездив- шиеся особи	3.87, $df = 4$, $p = 0.424$	7.17, $df = 2$, $p = 0.028$	7.52, $df = 1$, $p = 0.006$
Самки низких рангов и незагнездившие- ся особи	3.01, $df = 4$, $p = 0.558$	2.40, $df = 2$, $p = 0.301$	—
<i>P. nimphus</i>			
Гаплометрозв и самки высоких рангов (α и β)	7.80, $df = 2$, $p = 0.020$	6.46, $df = 2$, $p = 0.039$	0.51, $df = 3$, $p = 0.163$
Гаплометрозв и α -самка	3.42, $df = 2$, $p = 0.181$	3.52, $df = 2$, $p = 0.172$	5.57, $df = 3$, $p = 0.135$
Гаплометрозв и самки низких рангов (γ и ниже)	12.71, $df = 2$, $p = 0.001$	12.26, $df = 2$, $p = 0.002$	4.83, $df = 3$, $p = 0.185$
α -самка и самки низ- ких рангов	26.19, $df = 4$, $p < 0.001$	11.53, $df = 3$, $p = 0.009$	3.48, $df = 3$, $p = 0.324$
	Скутум	Проподеум	2-й тергит брюшка
<i>P. lanio</i>			
Самки высоких и низких рангов	2.70, $df = 3$, $p = 0.441$	1.12, $df = 2$, $p = 0.572$	2.41, $df = 5$, $p = 0.789$

Примечание. См. табл. 5.

Таблица 11

Размеры особей разных рангов у ос-полистов (*Polistes*)

Параметры	Ранги			Сравнение групп по критериям Данна		
<i>P. dominulus</i>						
<i>WgIL</i>	α-самка (N = 6) 11.1 [10.6; 11.8]	β-самка (N = 6) 10.9 (10.39—11.56); 0.965	γ-самка (N = 19) 10.9 (10.42—11.44); 0.665	α и β <i>n.s.</i>	β и γ <i>n.s.</i>	α и γ <i>n.s.</i>
<i>WgIW</i>	4.1 (3.92—4.27); 0.289	4.1 (3.94—4.30); 0.298	4.0 (3.87—4.22); 0.225	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>WgIIL</i>	8.2 (7.68—8.73); 0.869	8.2 (7.78—8.62); 0.699	8.4 (7.96—8.77); 0.532	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>WgIIW</i>	2.3 (2.14—2.37); 0.191	2.3 (2.18—2.39); 0.172	2.3 (2.17—2.50); 0.213	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>CL</i>	1.5 (1.41—1.55); 0.107	1.5 (1.43—1.56); 0.103	1.5 (1.44—1.58); 0.091	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>CW</i>	1.6 (1.56—1.71); 0.118	1.6 (1.59—1.67); 0.069	1.6 (1.53—1.70); 0.111	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>HW</i>	3.7 (3.63—3.83); 0.158	3.7 (3.59—3.80); 0.166	3.6 (3.42—3.71); 0.187	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>P. nimphus</i>						
<i>WgIL</i>	α-самка (N = 9) 9.9 (9.75—10.21); 0.427	β-самка (N = 9) 9.7 (9.42—9.95); 0.498	γ-самка (N = 46) 9.7 [9.4; 9.8]	α и β * <i>n.s.</i>	β и γ <i>n.s.</i>	α и γ *
<i>WgIW</i>	3.8 (3.74—3.93); 0.183	3.8 (3.65—3.85); 0.191	3.7 (3.41—3.98); 0.230	*	<i>n.s.</i>	*
<i>WgIIL</i>	7.6 (7.42—7.85); 0.408	7.4 (7.16—7.68); 0.502	7.1 (6.33—7.97); 0.659	*	<i>n.s.</i>	*
<i>WgIIW</i>	2.2 (2.13—2.23); 0.098	2.1 (2.00—2.17); 0.168	1.9 (1.71—2.28); 0.226	*	<i>n.s.</i>	*
<i>CL</i>	1.5 (1.44—1.52); 0.078	1.5 (1.41—1.53); 0.118	1.5 (1.36—1.55); 0.094	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>CW</i>	1.6 [1.6; 1.6]	1.6 (1.48—1.60); 0.109	1.5 (1.42—1.66); 0.117	*	<i>n.s.</i>	*
<i>CH</i>	3.5 (3.44—3.58); 0.148	3.5 (3.39—3.54); 0.153	3.4 (3.24—3.54); 0.140	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	*
<i>P. lanio</i>						
<i>WgIL</i>	α-самка (N = 6) 19.0 [17.8; 18.7]	β-самка (N = 6) 18.1 (17.71—18.40); 0.833	γ-самка (N = 16) 18.1 (17.64—18.51); 0.569	α и β <i>n.s.</i>	β и γ <i>n.s.</i>	α и γ *
<i>WgIW</i>	6.1 (5.88—6.28); 0.259	5.9 (5.83—6.05); 0.271	5.9 (5.81—6.07); 0.230	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	*
<i>WgIIL</i>	12.5 (12.09—12.97); 0.571	12.2 (11.96—12.47); 0.614	12.2 (11.91—12.50); 0.593	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>WgIIW</i>	3.3 (3.22—3.41); 0.122	3.2 (3.12—3.28); 0.192	3.2 (3.11—3.29); 0.181	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>
<i>HW</i>	4.4 (4.29—4.48); 0.125	4.3 (4.24—4.40); 0.186	4.3 (3.93—4.17); 0.142	<i>n.s.</i>	<i>n.s.</i>	*

Примечание. См. табл. 6.

(табл. 11): γ -самки (а у *P. nimphus* по некоторым признакам и β -особи) уступали α -самке в размерах головы (*P. nimphus* — по CW и HW; *P. lanio* — по HW) и крыльев (*P. lanio* — по WgIL и WgIW). При плеометротезе *P. nimphus* обнаружены статистически значимые корреляции между длиной и шириной 1-й пары крыльев и длиной 2-й пары крыльев и вариантами окраски брюшка (для WgIL — $r_s = 0.37$, $n = 42$, $p < 0.01$; для WgIW — $r_s = 0.33$, $n = 42$, $p < 0.01$; для WgIIL — $r_s = 0.26$, $n = 42$, $p < 0.05$), а также между длиной клипеуса, шириной головы и вариантами окраски мезонотума (для CL — $r_s = -0.33$, $n = 42$, $p < 0.05$; для HW — $r_s = -0.31$, $n = 42$, $p < 0.05$).

Крылья гаплометротических самок *P. nimphus* были шире и длиннее, чем таковые у подчиненных особей плеометротических 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 -самки 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 WgIIL — гапло- и α -самки: $p > 0.05$, гапло- и β -самки: $p = 0.03$, гапло- и γ - и ниже по рангу самки: $p = 0.02$). Гаплометротические самки *P. dominulus* почти уступали α -самкам по длине клипеуса (тест Данна: по CL — $p = 0.05$), а были сходны с β -, γ -самками (все $p > 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что основой устойчивого функционирования биологических систем является их структурированность (Сетров, 1971; Свиражев, Логофет, 1978) и протекание динамических процессов в зоне неравновесных состояний (Сетров, 1975; Пригожин, Николис, 2003; Хлебович, 2007). Согласно теории функционирования систем (Сетров, 1975), «организация — это совокупность явлений, свойства которых проявляются как функции сохранения и развития этой совокупности». Раскрытие механизмов самоорганизации систем проводят через анализ: 1) локализации процессов в виде структур, 2) внутренней устойчивости и неустойчивости процессов на определенных стадиях их развертывания, 3) чередования этих стадий и режимов с обострением, 4) построение эволюционной холистики (Захаров, 1991; Князева, Курдюмов, 1994).

На популяционном уровне эти свойства выражаются в характере расположения особей и их группировок в пространстве (пространственная структура), а также в системе взаимоотношений отдельных особей (этологическая структура) (Шилов, 1977, 1991 а, б; Панов, 1983). Основу механизма интеграции популяции составляет процесс получения особями информации о местах пространственной локализации других особей, семей и их группировок, а также наследственно детерминированный стереотип поведения особи, стимулирующий ее к поиску и поддержанию определенного уровня ольфакторных и/или визуальных, акустических, тактильных взаимоотношений с себе подобными. Стереотипное поведение в виде поиска контактов, а также в виде гнездования в пределах «сигнального поля» соседних особей [рассматриваемого в понимании Наумова (1977)] описано у ос-полистов многими исследователями. Такое поведение включает контакты еще незагнездившихся особей на старом материнском гнезде, перемещения самок в поселении с гнезда на гнездо и их слабую привязанность к гнезду на ранних этапах семейного развития, периодические посещения соседских гнезд (West-Eberhard, 1969; Pratte, 1980; Strassmann, 1983; Itô, 1984, 1993; Starr, 1991; Giannotti, Mansur, 1993; Русина, 2000, 2006). Следует отметить организующую роль прямой и опосредованной коммуникации зимовавших самок *P. dominulus* и *P. nimphus* на материнских гнездах в формировании и развитии пространственной структуры поселений (Русина,

2006). Такие самки гнездятся вместе или неподалеку друг от друга и от материнского гнезда, формируя скопления гнезд. В год пика численности гнезда располагаются ближе друг к другу, чем в фазах роста или депрессии численности (Русина, 2006). Перемещение загнездившихся самок с гнезда на гнездо, отмечаемое у *P. dominulus* и *P. nitrophus* на чердаках в фазу пика численности, приводит к уменьшению доли гнезд с одиночной самкой, но при этом к повышению доли плеометроза и к снижению плотности гнездования (Русина, 2000). При гаплометрозе все самки без исключения вовлечены в размножение, однако при плеометрозе они вследствие конкуренции дифференцированы по репродуктивному успеху. Процессы самоорганизации на семейном уровне включают чередование периодов с разной выраженной агрессии и миролюбивых контактов, а также с разной степенью репродуктивной монополии доминантной самки. Степень выраженности репродуктивной монополии доминантной самки в семье видоспецифична (Reeve, 1991; Русина, 1999). Когда подчиненные самки *P. nitrophus* возобновляют яйцекладку, то доминантная самка изгоняет их из семьи (Русина, 1999). У *P. dominulus* характер отношений в семье и выраженность репродуктивной монополии зависят от плотности гнездования. Так, в укрытиях яйцекладка подчиненных самок *P. dominulus* в период откладки яиц полового поколения наблюдается редко (Русина, 2006). По данным генетического анализа, подчиненные самки из укрытий производят лишь от 0.2 до 2.6 % репродуктивных особей (Queller et al., 2000). При гнездовании на растениях плотность гнездования существенно ниже, чем в укрытиях (Русина, 2006). Отмечаются откладка яиц подчиненными особями и невысокая агрессивность к ним со стороны α-самки; по данным генетического анализа подчиненные самки производят до 10 % дочерних особей (Rusina, Firman, Paxton, uprbl.). В целом выход на относительно устойчивые структуры осуществляется в популяции через «режимы с обострением» благодаря разного рода стереотипным реакциям и информационным процессам (Князева, Курдюмов, 1994).

Таким образом, характер пространственного распределения особей, с одной стороны, смягчает конкуренцию, а с другой — обеспечивает поддержание устойчивых информационных и функциональных контактов между особями. Существование популяции как целостной системы предполагает, следовательно, сочетание механизмов пространственной дифференциации и функциональной интеграции особей, которые определяют тип пространственно-этологической структуры, лежащий в основе поддержания популяционного гомеостаза в условиях сложной и динамичной среды (Шилов, 1967).

Как известно, регуляция постоянных взаимодействий в системе «популяция — среда» поддерживается благодаря системе полиморфизма (Креспавский, 1984; Сергиевский, 1987). Полиморфные популяции состоят из нескольких групп особей, придерживающихся разных стратегий, по-разному реагирующих на условия внешней среды, в том числе и на разную плотность. Важно отметить, что процессы формирования поселений и иерархии доминирования при плеометрозе происходят не случайно. Эти процессы, проявляясь у разных видов неодинаково, детерминированы индивидуальной разнокачественностью насекомых в популяции и в семье по ряду морфо-физиологических и поведенческих свойств: размерным характеристикам, окраске, гормональной активности и агрессивности (Turillazzi, Pardi, 1977; Dropkin, Gamboa, 1981; Noonan, 1981; Sullivan, Strassmann, 1984; Röseler et al, 1984; Русина и др., 2007). Так, по результатам этой работы самки разных морфотипов проявляют предпочтения к разным способам основания семьи. Самки *P. nitrophus*, имеющие большие крылья, со многими вариантами окраски C5 для клипеуса, *Msl* и *Ms2* для мезонотума и *1T1—1T3* вариантами брюшка гнездятся в одиночку. К плеометрозу

тяготеют самки с более крупной головой массовых фенотипов C3 и C5 для клипеуса, преимущественно *Msl* для мезонотума, а также мелкие самки с редкими признаками окраски. Доминантные самки сходны с гаплометротичными самками по окраске, следовательно, они и были основательницами гнезда. Мелкие самки с редкими сочетаниями окраски формируют группу подчиненных особей.

У *P. dominulus* самки с вариантами C3 и C5 для клипеуса, Ms2 и Ms3 для мезонотума и 1T3 для брюшка гнездятся в одиночку. Более крупные из них привлекают самок редко отмечаемых признаков окраски брюшка 1T4 и занимают доминантные позиции в иерархии семьи. Незагнездившиеся к моменту проведения наблюдений особи *P. dominulus*, по всей видимости, состоят как из потенциально гаплометротичных самок, так и низкоранговых особей. У *P. dominulus* самки разных рангов оказались сходными по размежевам. Между тем α -самки *P. dominulus* из семей, состоящих из 2 основательниц, чаще, чем β -особи, были больше по ширине головы, груди и скакуна, а также по длине крыльев (Turillazzi, Pardi, 1977). На пике численности в каждой конкретной семье *P. dominulus*, селящегося на растениях в Нижнем Приднепровье, интенсивность окраски брюшка самки, а в малочисленных семьях — и клипеуса, соотносились с ее позицией в доминантной иерархии (Русина и др., 2007). Отличие полученных в этом исследовании результатов морфометрического анализа семей *P. dominulus* от данных, приводимых в литературных источниках (Turillazzi, Pardi, 1977; Русина и др., 2007), 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 между самками-носительницами разной окраски по размерам, фенотипическому разнообразию и репродуктивному успеху. Численность этого вида после крайне суровой зимы 2005/06 г. оказалась снижена, о чем свидетельствуют некоторые косвенные показатели. Для сравнения приводим данные по состоянию популяций этого вида на пике численности в Херсонской обл. (Русина, 2006): 1) доля плеометроза изучаемой популяции из пос. Курортное — 31.6 % против 48.9 % в 1991 г. на чердаках домов в Херсоне и 14.6 % в 2004 г. на растениях в Черноморском биосферном заповеднике (Херсонская обл.); 2) доля больших семей, основанных пятью и более самками (11.1 % против 18.2 % в 1991 г. на чердаках домов в Херсоне и 24.2 % в 2004 г. на растениях в Черноморском биосферном заповеднике). Показано, что при повышении плотности популяции *P. dominulus* в Нижнем Приднепровье (на пике численности или в защищенных местах гнездования) возрастает не только появление крупных плеометротичных семей, но и их фенотипическое разнообразие, а следовательно, и доля особей, «специалистов» (Русина и др., 2007). У *P. nimphus* в условиях Крыма в отличие от более северных его популяций Нижнего Приднепровья (Русина, 2006) в 2 раза выше доля плеометротичных семей и выше их фенотипическое разнообразие.

Как видно из данных этого исследования, самки *P. lanio* с признаками окраски скакуна Sc5, проподеума Pr2 и второго тергита брюшка 2T1 проявляют предпочтение к групповому основанию семьи, закладке и выращиванию расплода в нескольких гнездах. По данным Гианнотти (Giannotti, 1992, по: Giannotti, Machado, 1994), у этого вида на юго-востоке Бразилии 60.3 % семей развиваются в 2—16 гнездах. Джин (Jeanne, 1979) усматривает адаптивное значение такого способа гнездования у *P. canadensis canadensis* (L.) в защите расплода от паразитоида. Страсманн (Strassmann, 1981a), обсуждая таблицы выживания гапло-, плео- и поликалических (она их называет сателлитными) семей *P. exclamans* Viereck после воздействия хищников, показывает более высокую выживаемость последней категории. Роль поликалии не была исследована в данной работе, однако на осно-

вании 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, результаты этой работы и анализ данных пространственно-временной изменчивости *P. dominulus*, поселяющегося на растениях в Нижнем Приднепровье (Русина и др., 2007), позволяют заключить, что в структуре популяций ос-полистов могут быть выделены особи массовых фенотипов («генералисты») и особи, маркированные более редкими признаками («специалисты»). Массовые варианты окраски маркируют в популяции ос-«генералистов» — особей, способных гнездиться неподалеку от материнского гнезда в одиночку, а при групповой закладке гнезда — занимать доминантные позиции. Эти самки характеризуются высокой агрессивностью. Как показано в исследовании Тибетс и Дейла (Tibbets, Dale, 2002), степень агрессивности доминантной самки коррелирует с характером меланинового рисунка на клипеусе подчиненной особи: чем более разорван рисунок, тем выше агрессивность. Самки-основательницы с темными вариантами окраски клипеуса, подселяясь в чужую семью после разрушения их собственного гнезда хищниками, как правило, подчиняют самку-резидента (Русина и др., 2006). Самки низких рангов (γ и ниже) — более миролюбивые и мелкие особи — обладают редкими признаками окраски в популяции. Самки этой группы заметно отличаются по фенооблику от гаплометротических самок, они склонны к формированию большой семьи даже при наличии свободных мест для гнездования и, по-видимому, достаточной кормовой базы. Соответственно эти варианты окраски маркируют группу «специалистов», отчетливо предпочитающих групповую закладку. Возможно, такие самки более чувствительны к снижению уровня гормональной и овариальной активности в зависимости от их рангового положения в семье. Важно отметить, что в условиях Нижнего Приднепровья самки-«специалисты» у *P. dominulus* отмечаются в укрытиях лишь при высокой плотности гнездования, а при гнездовании на растениях — на пике численности после мягких зим (Русина и др., 2007). Особая группа «генералистов» представлена в популяции ос Нижнего Приднепровья Украины особями-мигрантами. Самки этой группы предпочитают 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, 2006). Фенотипическая маркировка особей в популяции (мельчание особей и/или окрасочный полиморфизм) известна у многих групп животных и имеет, по-видимому, приспособительное значение, позволяя удерживать высокую численность популяции при ограниченных ресурсах среды (Wall, Begon, 1987; Krebs, Davies, 1993). Механизмы, приводящие к размерной дифференциации самок в популяции, могут быть связаны с различным выкармливанием будущих основательниц в разных семьях (Turillazzi, 1980; Sullivan, Strassmann, 1984). Кроме того, по данным Туриллазци (Turillazzi, 1980), самые мелкие самки в популяции *P. dominulus* заражены паразитом *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae). Стилопизированные самки имеют небольшой объем corpora allata (CA) и неагgressивны (Röseler et al., 1984). Возможный способ поддержания полиморфизма по окраске основан, по-видимому, на существовании плейотропных эффектов генов окраски на социальное поведение.

Предположение о том, что существование в популяциях полистов самок с разными стратегиями основания семей связано с полиморфизмом, было высказано еще Вест-Эберхард (West, 1967, Wests-Eberhard, 1969), которая, однако, относила этот полиморфизм только к размерам и плодовитости (ги-

потеза субфертильности). Согласно этой гипотезе мелкие самки с низкой плодовитостью предпочитают присоединяться к более плодовитой самке. Эта гипотеза подвергалась критическому анализу, поскольку на ранних этапах формирования семьи самки разных рангов могли быть сходны по размерам, степени развития яичников и по уровню гормональной активности, или же они различались по какому-то одному из этих параметров, или же взаимосвязи между параметрами имели нелинейный характер (Turillazzi, Pardi, 1977; Röseler et al., 1984; Sullivan, Strassmarm, 1984). Например, в исследованиях Резелера с соавторами (Röseler et al., 1984) не найдено взаимосвязи между различиями в размерах самок разных рангов и различий в развитии их яичников и активности СА. Однако чем больше α -самки превышают по размерам β -самок, тем больше 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, 1981b; Turillazzi et al., 1982). Однако, как нам кажется, следует отдать должное самой идее Вест-Эберхард о существовании у полистов разнокачественных самок. Вместе с тем акцент при изучении полиморфизма должен быть смешен с уровня семьи на уровень популяции.

Хлебович (2007), анализируя механизмы гомеостаза, показывает, что одна из их функций заключена в удерживании биологической системы в зоне неравновесных состояний. Мы полагаем, что на популяционном уровне этот механизм включает разноуровневые процессы, касающиеся особи, семьи и популяции в целом и ведущие к повышению морфо-физиологического, фенотипического и поведенческого разнообразия. Важно отметить, что неравновесность, усиливаясь при повышении разнообразия на ранних этапах формирования поселения или в период формирования иерархических отношений в семье, расширяет возможности приобретения популяцией относительно устойчивой структуры. Косвенные проявления действия таких механизмов в их максимальном выражении фиксируются исследователями в фазе пика численности популяции. Механизмы самоорганизации системы затрагивают, таким образом, процессы повышения разнообразия и регулирования биологических процессов вблизи границ устойчивости, поскольку «резкие изменения свойств... вблизи критических точек могут быть вызваны минимальным воздействием» (Хлебович, 2007), сигнально-информационным в том числе.

Развитие внутривидовых механизмов регуляции численности Шмальгаузен (1983) и Викторов (1975) связывали с положением вида в цепи питания. У видов, занимающих нижние и средние ярусы цепей питания, отмечается интенсивная неизбирательная элиминация, вследствие чего отбор направлен на увеличение активности размножения, что приводит к переуплотнению. На основании многолетних изучений популяций животных были выделены разные типы динамики численности и обсуждены различные регулирующие механизмы (Викторов, 1975). У насекомых с лабильной динамикой численности (к последней могут быть отнесены и осы-полисты), по мнению Викторова (1975), «возможно возникновение ряда таких механизмов, действие которых проявляется на разных уровнях численности популяции». Его гипотеза ступенчатой организации регуляции плотности населения на примере этой группы насекомых особенно перспективна. Полное представление о взаимосвязи фенотипической изменчивости и механизмов популяционного гомеостаза можно получить только при длительных исследованиях динамики популяций, включающих периоды пика численности и депрессии.

Северцов (1990), обобщая материал по внутривидовому разнообразию, указывает на этот фактор как на основную причину эволюционной стабильности видов.

В целом можно заключить, что дифференцированный выбор среды обитания особями разных морфотипов влияет на пространственно-этологическую структуру популяции. Сильные различия частот фенотипов возникают на близких расстояниях благодаря поведенческой сегрегации, а репродуктивная дифференциация самок разных морфотипов при плеометрозе и поликалии усиливает неравномерность их репродуктивного успеха, что может приводить к генетической неоднородности популяции. Очевидно, тот или иной тип пространственно-этологической структуры популяций, определяясь сбалансированным действием видоспецифических механизмов пространственной сегрегации и функциональной интеграции (Шилов, 1991 а, б), со пряжен с механизмами поддержания внутрипопуляционного полиморфизма. Популяционные системы полистов благодаря сложному внутреннему строению, наличию разноуровневых связей и способности к самоорганизации имеют многообразные механизмы адаптации к воздействиям внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Викторов Г. А. Динамика численности животных и управление ею // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 6. С. 804—821.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Гречка Е. О., Кипятков В. Е. Сезонный цикл развития и кастовая дифференциация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Нутраптера, Vespidae). II. Динамика роста и продуктивность колоний // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 1. С. 81—94.
- Длусский Г. М., Федосеева Е. Б., Томпсон Л. Ч. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Нутраптера, Formicidae): статистический анализ морфологических признаков // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118, вып. 3. С. 283—298.
- Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
- Князева Е. Н., Курдюмов С. П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М.: Наука, 1994. 236 с.
- Краславский А. Г. Экологическая структура популяций и организация изменчивости // Бюл. МОИП. 1984. Т. 89, вып. 5. С. 687—696.
- Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи соврем. териол. М.: Наука, 1977. С. 93—110.
- Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 424 с.
- Перфильева К. С. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Нутраптера, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоол. журн. 2000. Т. 79, вып. 11. С. 1305—1312.
- Пригоzin И. Н., Николис Г. Познание сложного. Введение. М.: Эдиториал УРСС, 2003. 344 с.
- Русина Л. Ю. Социальная структура плеометрических семей ос-полистов (Нутраптера: Vespidae) на юге Украины // Вестн. зоол. 1999. Вып. 4—5. С. 3—10.
- Русина Л. Ю. Перемещения самок на соседние гнезда в фазе основания семьи у ос-полистов (Нутраптера: Vespidae) // Изв. Харьков. энтомол. общ.-ва. 2000. Т. 8, вып. 1. С. 14—115.
- Русина Л. Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Херсон: Изд-во ХГУ, 2006. 200 с.
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Скороход О. В., Гилев А. В. Географическая и хронографическая изменчивость окраски в популяции *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Нутраптера, Vespidae) // Кавказ. энтомол. бюл. 2005. Т. 1(2). С. 179—188.
- Русина Л. Ю., Гилев А. В., Скороход О. В., Фирман Л. А. Сезонная динамика фенотипической структуры популяций бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (Нутраптера, Vespidae) // Энтомол. обзор. 2006. Т. 85, вып. 1. С. 39—48.
- Русина Л. Ю., Гилев А. В., Скороход О. В., Филимонова Н. Б., Фирман Л. А. Связь окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднепровье // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127, вып. 2. С. 157—165.
- Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, вып. 5. С. 579—589.
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. А. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Сергиевский С. О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 160. С. 41—58.

- Сетров М. И. Организация биосистем. Л.: Наука, 1971. 271 с.
- Сетров М. И. Информационные процессы в биологических системах. Л.: Наука, 1975. 153 с.
- Хлебович В.В. Уровни гомеостаза // Природа. 2007. Вып. 2. С. 61—65.
- Шилов И. А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Успехи соврем. биол. 1967. Т. 64, вып. 2. С. 333—351.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Шилов И. А. Принципы внутрипопуляционной организации и биологическая роль пространственно-этологической структуры // Структура популяций у млекопитающих. М., 1991а. С. 5—20.
- Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М., 1991б. С. 65—85.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Cant M. A., Field J. Helping efford and future fitness in cooperative animal societies // Proc. R. Soc. London, 2001. B 268. P. 1959—1964.
- Dropkin J. A., Gamboa G. J. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) // Canad. Ent. 1981. Vol. 113. P. 457—461.
- Enteman W. M. Coloration in *Polistes*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1904. 88 p.
- Gamboa G. J. Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasps foundresses // Science. 1978. Vol. 199. P. 1463—1465.
- Gamboa G. J. Comparative timing of brood development between multiple- and single-foundress colonies of the paper wasp, *Polistes metricus* // Ecol. Ent. 1980. Vol. 5. P. 221—225.
- Gibb D. L. The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae): a field study of the effects of predation on productivity // Canad. Ent. 1978. Vol. 110. P. 519—540.
- Giannotti E., Machado V. L. L. The seasonal variation of brood stages duration of *Polistes lanius* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae) // Naturalia. Sao Paulo. 1994. Vol. 19. P. 97—102.
- Giannotti E., Mansur C. B. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae) // Ann. Soc. Ent. Brasil. 1993. Vol. 22, N 2. P. 307—316.
- Gobbi N., Zucchi R. On the ecology of the *Polistes versicolor versicolor* (Oliver) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). II. Colonial productivity // Naturalia. Sao Paulo. 1985. Vol. 10. P. 21—25.
- Itô Y. Shifts of females between adjacent nests of *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) in Panama // Insectes soc. 1984. Vol. 31(1). P. 103—111.
- Itô Y. Behaviour and social evolution of wasps: the communal aggregation hypothesis. Oxford: Oxford University Press, 1993. 159 p.
- Jeanne R. L. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth // Behav. Ecol. Sociobiol. 1979. Vol. 4. P. 293—310.
- Jeanne R. L., Morgan R. C. The influence of temperature on nest site choice and reproductive strategy in a temperate zone *Polistes* wasp // Ecol. Ent. 1992. Vol. 17. P. 135—141.
- Krebs J. R., Davies N. B. An introduction to behavioural ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1993. 420 p.
- Noonan K. M. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus*; foundress // Natural selection and social behavior: recent research and new theory / R.D. Alexander, D.W. Tinkle (eds). New York: Chiron Press, 1981. P. 18—44.
- Pardi L. Dominance order in *Polistes* wasps // Physiol. Zool. 1948. Vol. 21. P. 1—13.
- Pratt M. Mobilité des fondatrices de *Polistes gallicus* // Ecologie des Insectes Sociaux / D. Cherix (ed.). Lausanna. 1980. P. 133—140.
- Queller D. C., Zucchi F., Cervo R., Turillazzi S., Henshaw M. T., Santorelli L. A., Strassmann J. L. Unrelated helpers in a social insects // Nature. 2000. Vol. 405. P. 784—787.
- Reeve H. K. *Polistes* // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). Ithaca. New York: Cornell University Press, 1991. P. 99—148.
- Röseler P. F. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps // Experimental behavioral ecology / B. Hölldobler, M. Lindauer (eds). Sunderland, 1985. P. 259—270.
- Röseler P. F. Reproductive competition during colony establishment // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). New York: Cornell University Press, 1991. P. 309—335.
- Röseler P. F., Röseler I., Strambi A. The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus* // Insectes Soc. 1980. Vol. 27. P. 97—107.
- Röseler P. F., Röseler I., Strambi A. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 15. P. 133—142.
- Röseler P. F., Röseler I., Strambi A. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1985. Vol. 18. P. 9—13.
- Röseler P. F., Röseler I., Strambi A. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) // Monitore Zool. Ital. (N. S.). 1986. Vol. 20. P. 283—290.

- Rusina L. Yu. The impact of birds and a grasshopper *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae) on *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and *P. gallicus* paper-wasp populations in the Black Sea Reserve // Vestn. Zool. 2003. Vol. 37. P. 96.
- Starr C. K. Nest reutilization by *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) and possible limitation of multiple-foundress associations by parasitoids // J. Kansas Ent. Soc. 1976. Vol. 49 (1). P. 142—144.
- Starr C. K. Nest reutilization in North American *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae): two possible selective factors // J. Kansas Ent. Soc. 1978. Vol. 51, N 3. P. 394—397.
- Starr C. K. The nest as the locus of social life // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). Ithaca. New York: Cornell University Press, 1991. P. 520—539.
- Strassmann J. E. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles // Behav. Ecol. Sociobiol. 1981a. Vol. 8. P. 55—64.
- Strassmann J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses // Florida Ent. 1981 b. Vol. 64. N 1. P. 74—88.
- Strassmann J. E. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera, Vespidae) // J. Kansas Ent. Soc. 1983. Vol. 56, N 4. P 621—634.
- Sullivan J. D., Strassmann J. E. Physical variability among nest foundresses in the polygynous social wasp, *Polistes annularis* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1984. Vol. 15. P. 249—256.
- Tibbets E. A. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus* // Proc. R. Soc. London. B. 2002. Vol. 269. P. 1423—1428.
- Tibbets E. A., Dale J. A. Socially enforced signal of quality in a paper wasp // Nature. 2004. Vol. 432. P. 218—222.
- Turillazzi S. Seasonal variations in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae) // Monitore Zool. Ital. (N. S.). 1980. Vol. 14. P. 63—75.
- Turillazzi S., Marino Piccioli M. T., Hervatin L., Pardi J. Reproductive capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae) // Monitore Zool. Ital. (N. S.). 1982. Vol. 16. P. 75—88.
- Turillazzi S., Pardi L. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera Vespidae) // Monitore Zool. Ital. (N. S.). 1977. Vol. 11. P. 101—112.
- West M. J. Foundress associations in polistine wasps: dominance hierarchies and the evolution of social behavior // Science. 1967. Vol. 157. P. 1584—1585.
- West-Eberhard M. J. The social biology of Polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan. 1969. Vol. 140. P. 1—101.
- Wall R., Begon M. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus* // Oikos. 1987. Vol. 49, N 1. P. 15—27.

Херсонский государственный университет, Украина;
Вест-Индский университет, Тринидад и Тобаго;
Таврический национальный университет, Украина.

Поступила 10 VIII 2007.

SUMMARY

Polistes paper wasps exhibit wide variation both of colour and size of foundresses, and mode of colony foundation. The colony foundation and social hierarchy were studied in populations of two Palaearctic *Polistes* species, *P. dominulus* (Christ.) and *P. nimphus* (Christ.) (April-May 2006, the Crimean Peninsula, Ukraine), and one Neotropical species, *P. lanio* (F.) (October 2004—January 2005, Trinidad). It was shown that foundresses of various morphs (colour and size) tended to found nests in a peculiar way: singly (haplometrosis), by groups (pleometrosis), or by founding several nests (polycalia). The relationship between coloration, size, and mode of nest foundation has a species-specific character. *P. dominulus* foundresses with darker clypeus and paler mesonotum preferred to found nests alone and had dominant position in pleometrosis. Haplometric *P. nimphus* foundresses had more often darker variants of the clypeus and paler variants of the mesonotum than foundresses from pleometrotic colonies. *P. lanio* foundresses from pleometrotic colonies differed from foundresses from polycalic colonies in the coloration variability of the scutum, propodeum and second metasomal tergite. Dominant and subordinate *P. nimphus* and *P. lanio* foundresses differed in the head and wings sizes. Possible influence of subdividing foundresses into a group of generalists and specialized group on organization of variability in population is considered.