

УДК 595.798:591.51(477.72)

© 2005 г. Л. Ю. РУСИНА, Л. А. ФИРМАН,
О. В. СКОРОХОД, А. В. ГИЛЕВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ РИСУНКА ОС РОДА *POLISTES* (HYMENOPTERA: VESPIDAE) В НИЖНЕМ ПРИДНЕСТРОВЬЕ. 1. *POLISTES DOMINULUS* (CHRIST)

Введение. Яркая жёлто-чёрная или красновато-коричневая окраска общественных ос давно вызывает интерес учёных в связи с её защитным значением для самих ос (мюллеровская мимикрия) или для других насекомых (бейтсовская мимикрия) (Котт, 1950; Яблоков, Юсуфов, 1989). Окраска и меланиновые рисунки у одних видов социальных ос-веспид остаются относительно стабильными и несут диагностическую функцию (Тобиас, 1981; Eck, 1984; Variation ..., 1989; Das, Gupta, 1989; Archer, 1992; Pekkarinen, Gustafsson, 1999), а у других — оказываются полиморфными с проблематичным таксономическим значением (Enteman, 1904; Eck, 1981, 1983, 1999; Ерёмина, 1983; Tibbets, 2002; Русина, Скороход, Гилев, 2004; Вариации ..., 2005; Географическая ..., 2005; Tibbets, Dale, 2004).

В последнее время окраска и меланиновые рисунки изучаются в связи с внутрисемейным поведением у ос-полистов (Tibbets, 2002; Tibbets, Dale, 2004; Вариации ..., 2005; Географическая ..., 2005). В наших предыдущих работах приводилось краткое описание окраски самок и рабочих ос-полистов разных видов и обсуждалось возможное значение полиморфизма окраски в связи с выживаемостью и продуктивностью самок и индивидуальным распознаванием особей в семье (Русина, Скороход, Гилев, 2004; Вариации ..., 2005; Географическая ..., 2005). Такие работы требуют детального описания закономерностей изменчивости окраски и путей развития рисунков этих насекомых.

В настоящей работе приводится наиболее полное и детальное описание изменчивости рисунка покровов самок и самцов ос *Polistes dominulus* (Christ) в Нижнем Приднестровье Украины с учётом всех вновь обнаруженных вариантов окраски. Особое внимание уделено подробному рассмотрению основных путей развития и преобразования меланинового рисунка ос. Рассмотрены закономерности изменчивости рисунка для самок-основательниц, рабочих особей, будущих основательниц и самцов. Приводятся также достаточно простые схемы описания рисуночных морф, способы кодировки морф и всей окраски (целых фенотипов), что позволяет широко использовать признаки окраски ос в экологических исследованиях широкого профиля.

Материалы и методы. Исследования проводили на территории Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ), а также в различных точках Херсонской области (Геническ; с. Шабы Голопристанского р-на Херсонской обл., окраины Херсона) в мае–августе 2003–2004 гг. В нашем регионе данный вид обладает наибольшей экологической пластичностью среди других видов ос-полистов (Русина, 1999). Осы *P. dominulus* живут семьями, гнездятся на растениях и в разнообразных укрытиях: на чердаках, в трубах, под крышами сараев и т. д. Семья полистов имеет годичный цикл развития. Перезимовавшие осеменённые самки-основательницы весной строят картонное гнездо без оболочки и выращивают первое поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Половой диморфизм у этого вида отчётливо выражен. Самцы легко отличимы от самок по более стройному брюшку, окраске, числу члеников усиков (у самок — 11-члениковые, у самцов — 12-члениковые). Будущие основательницы отличаются от рабочих по специфике сезонного развития семьи: у этого вида будущие основательницы появляются после массового выхода самцов. Распад семьи происходит в конце лета. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Вместе с сезонными фенологическими наблюдениями над семьями ос-полистов, общее число которых за 2 года составило 365, изучали фенотипический состав семьи в различные периоды жизненного цикла, при этом основные исследования проводились в поселении этого вида на растениях в ЧБЗ. Общее число изученных ос составило 678 самок-основательниц, 7 570 рабочих, 6 537 будущих основательниц, 5 430 самцов.

Результаты. Особенности окраски самок-основательниц, рабочих особей, будущих основательниц. Изменчивость окраски у самок *P. dominulus* выявлена на клипеусе, груди и двух первых тергитах брюшка (рис. 1).

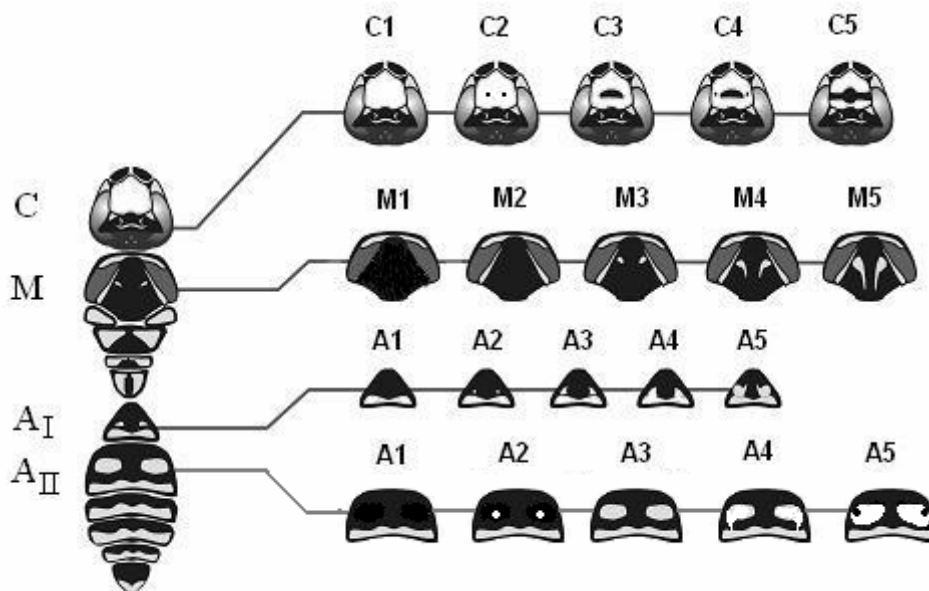


Рис. 1. Вариации окраски самок: С — клипеус, М — мезонотум, А_I — первый тергит брюшка, А_{II} — второй тергит брюшка.

На клипеусе вариации окраски выделяются в связи с появлением новых элементов — пятен пигмента — и их последующим слиянием. Сложный рисунок, состоящий из нескольких пятен, которые могут появляться независимо друг от друга и различным образом сливаться, представляет определённые трудности для анализа. Чем больше число варьирующих элементов в рисунке, тем больше и число возможных сочетаний, и по мере накопления материала число описанных вариантов значительно возрастает, что сильно затрудняет дальнейший анализ. Так, число описанных аберраций у усача изменчивого *Brachyta* (= *Evodinus*) *interrogationis* достигает нескольких сотен, а число теоретически возможных — превышает тысячу (Плавильщиков, 1936; Новоженев, Коробицын, 1972; Новоженев, 1980; Васильев, 1988; Новоженев, Михайлов, 1997; Корсун, 1999). Аналогичная картина наблюдается и у других насекомых (Новоженев, 1980; Ерёмина, 1983, 1988; Корсун, 1994, 1999; Михайлов, 1999). В последнее время получил распространение фенетический подход, связанный с анализом структуры рисунка, выявлением постоянных и варьирующих элементов и их описанием (Васильев, 1988; Климец, 1997; Корсун, 1994, 1999; Михайлов, 1999).

В нашем случае число варьирующих элементов невелико. Однако анализ структуры рисунка и путей его развития может представлять определенный интерес для исследования микроэволюционных процессов. Структура рисунка на клипеусе выглядит следующим образом (рис. 1): два центральных пятна (А), два боковых пятна меньших размеров (В), непарная перемычка между центральными пятнами (1), парные перемычки между боковыми и центральными пятнами (2). Все эти пятна и перемычки являются непостоянными и могут исчезать из рисунка по мере ослабления степени меланизации.

Таким образом, структура рисунка на клипеусе состоит из варьирующих 7 элементов: 4 пятен и 3 перемычек. Следует помнить, впрочем, что перемычки не являются самостоятельными элементами. Фактически, перемычка — это удобное обозначение, констатация факта слияния пятен. Слияние же происходит, когда размеры пятна увеличиваются вплоть до касания с соседним пятном. При этом пятно может увеличиваться как во все стороны, так и в каком-то определённом направлении, образуя вытянутую

структуру. Последнее наблюдается при наличии каких-то неоднородностей в кутикуле, например у жуков на жилках надкрылий, при этом пигмент распространяется преимущественно вдоль жилок (Креславский, 1975, 1977). Существенным является то, что перемычка всегда соединяет два пятна и не может появиться в рисунке, пока не появились оба эти пятна (Филиппов, 1961; Креславский, 1975, 1977).

Самый светлый вариант окраски клипеуса — полностью жёлтый. Основное направление развития рисунка связано с усилением меланизации клипеуса. Вначале появляются маленькие центральные пятна, которые затем сливаются в одно большое, вытянутое в поперечном направлении. Далее появляются боковые пятна, и, наконец, образуется широкая поперечная полоса, доходящая до краёв клипеуса. Форма и размеры отдельных пятен могут сильно варьировать. Так, значительная изменчивость отмечена для центрального пятна (рис. 2). Однако появления новых элементов при этом не происходит. Каждый новый элемент появляется при достижении какого-то уровня пигментации, который может рассматриваться как пороговый для данного элемента. Таким образом, все эти вариации являются дискретными в строгом смысле слова и соответствуют абберациям Филиппова (1961) или композициям фенов Васильева (1988). Наличие или отсутствие отдельного элемента в данном случае рассматривается как фен, что делает возможным использование методов фенетики при изучении ос.

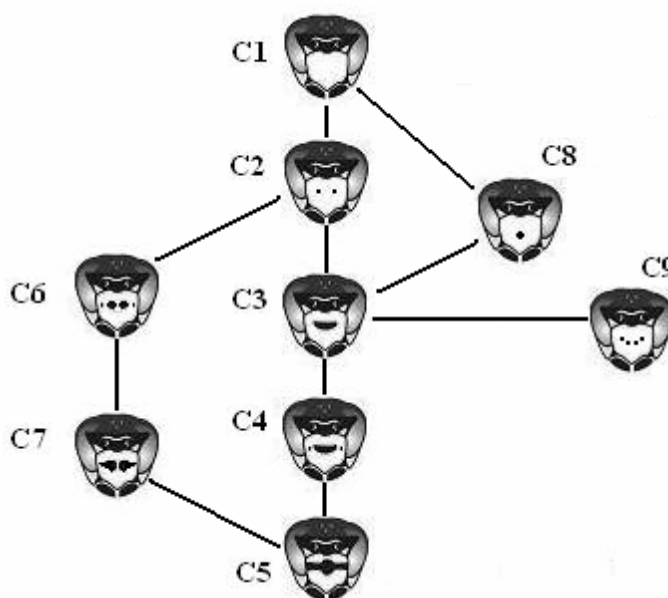


Рис. 2. Схема возможных путей развития и преобразования рисунка на клипеусе самок.

Следует отметить, что возможны и другие пути развития рисунка. Изредка встречаются такие варианты, когда маленькие боковые пятна появляются до слияния центральных пятен в одно большое (рис. 2). Иногда боковые пятна даже соединяются с центральными до слияния центральных в единое пятно. Таким образом, появление отдельных элементов в рисунке может происходить относительно независимо друг от друга, как это было описано для других видов насекомых (Васильев, 1988; Корсун, 1994; Михайлов, 1999). Учитывая это, мы можем построить теоретически возможный спектр изменчивости рисунка клипеуса, используя элементарные законы комбинаторики.

Все возможные варианты приведены на рис. 2. Сравнивая теоретический спектр с реально обнаруженными вариантами, можно определить, во-первых, так называемую реализованную изменчивость, и, во-вторых, возможные дополнительные ограничения, которые накладываются на изменчивость рисунка в процессе развития (Васильев, 1988; Коваленко, 1996 а, б; Коваленко, Попов, 1997; Михайлов, 1999). Из общих соображений некоторые ограничения можно предсказать заранее. Так, вероятнее всего, боковые пятна появляются в рисунке после центральных. Вероятно, чрезвычайно редкими могут оказаться сильно асимметричные варианты, особенно с одним центральным пятном. Вообще, асимметрия рисунка составляет обычно 1–2 элемента, редко больше (Васильев, 1996).

В данной работе асимметричные варианты не учитывались. Вместе с тем уровень асимметрии несёт дополнительную информацию об условиях существования популяции (Захаров, 1987). Для учёта асимметрии вполне можно использовать сравнительно простой подход раздельного учёта признаков на правой и левой стороне (Новоженков, 1980; Васильев, 1988; Корсун, 1994). Форма записи при этом

несколько усложняется. Разумеется, асимметричное проявление характерно лишь для парных элементов: пятен А, В и перемычки 2.

Для билатерально симметричных организмов показано относительно независимое проявление признаков на разных сторонах тела, обусловленное случайными отклонениями процесса развития (Астауров, 1974). Поэтому принципиально возможно проводить все расчеты не на особь, а на сторону тела, что автоматически удваивает размер выборки и делает статистический вывод более надёжным.

Как уже отмечалось выше, каждый элемент рисунка, и пятно, и перемычка, является феном в строгом смысле этого термина, то есть дискретным, альтернативно варьирующим признаком (по принципу наличия–отсутствия). А весь рисунок на клипеусе представляет собой композицию фенов, то есть является дискретностью второго порядка (Яблоков, Ларина, 1985; Васильев, 1988). При этом, в частности, оказываются возможными несколько подходов к описанию рисунка в популяциях ос. Во-первых, можно описывать целые композиции и их частоты, но, как уже указывалось, при большом числе композиций это становится затруднительно. Во-вторых, возможно описывать рисунок как набор соответствующих фенов и их частот (Васильев, 1988; Корсун, 1994, 1999). При этом описание становится гораздо более компактным, но вместе с тем вместо одного признака появляется сразу несколько. Кроме того, отчасти теряется целостность восприятия рисунка. В-третьих, можно группировать ос по уровням, различающимся по количеству элементов (как на рис. 2) или уровню меланизации (Васильев, 1988; Корсун, 1994; Михайлов, 1999). При этом описание может стать ещё более компактным и, в то же время, ещё менее подробным. Нам представляется наиболее продуктивным описание целых композиций. Из этого описания затем сравнительно легко получить и частоты фенов, и уровень меланизации. Вероятно, необходимо всё же сочетание этих подходов в разной комбинации, в зависимости от задач исследования, для извлечения максимальной информации и получения наиболее полной картины изменчивости и сходства или различия популяций, поскольку часто популяции различаются именно по редким вариантам.

До сих пор мы рассматривали возможные процессы преобразования стабильного, уже сложившегося рисунка, состоящего из конкретного числа элементов, пятен и перемычек, которые по мере усиления или ослабления меланизации кутикулы появляются или исчезают. Существуют варианты окраски клипеуса, которые всё же не укладываются в эту схему. Некоторые из них приведены на рис. 2. Чтобы понять, как они возникают, следует рассмотреть и другие возможные пути преобразования рисунка, такие, как перестабиллизацию и дестабиллизацию рисунка (Креславский, 1975, 1977). Перестабиллизация рисунка — это процесс возникновения новых устойчивых элементов за счёт объединения или распада ранее существующих. В случае объединения нескольких пятен, новое пятно далее изменяется, появляется или исчезает как единое целое, без распада на составляющие элементы. В случае с *P. dominulus* мы можем утверждать, что у части ос происходит стабилизация одного центрального пятна. При уменьшении пигмента в кутикуле это пятно не распадается на два, а постепенно уменьшается до одной точки (рис. 2).

Дестабиллизация рисунка, согласно А. Г. Креславскому (1977), происходит при уменьшении количества пигмента в кутикуле. При этом рисунок теряет регулярное строение, распадается на множество мелких пятен, размер и количество которых сильно варьирует. В нашем случае это появление «пунктирных» вариантов окраски клипеуса, когда вместо большого центрального пятна имеется группа из нескольких маленьких пятен (рис. 2). Интересно отметить, что эти два процесса в нашем случае могут оказаться тесно связаны. Перестабиллизация рисунка, образование одного центрального пятна, приводит к потере устойчивости и распаду рисунка. Возможно, это происходит вследствие того, что у *P. dominulus* одно центральное пятно — это не основной путь развития рисунка. Процесс перестабиллизации ещё не завершился, и рисунок в целом неустойчив.

На клипеусе, таким образом, отчётливо проявляются практически все основные закономерности изменчивости окраски, так как пигмента на нём сравнительно немного, и структура рисунка видна отчётливо. Остальные части тела оси меланизированы гораздо сильнее и структура рисунка скрыта.

На груди и брюшке вариации окраски ос выделяются в связи с появлением депигментированных (жёлтых) участков — просветов (Филиппову, 1961). Появление пятен и просветов — процессы различные, несмотря на внешнее сходство. Пятна, согласно Н. Н. Филиппову (1961), это наиболее стойко пигментированные участки кутикулы. Они часто приурочены к каким-либо структурным образованиям (Ковалёв, 1989, Креславский, 1977, Присный, 1980, 1988). Просветы — это наименее стойко пигментированные участки, где ослабление пигментации при распаде рисунка происходит в первую очередь. Усложнение рисунка на клипеусе идёт, таким образом, по мере усиления пигментации, а на груди и брюшке — по мере ослабления. Пятна и перемычки на клипеусе являются фенами, а просветы на груди и брюшке, скорее всего, таковыми не являются. Вместе с тем следует помнить, что развитие рисунка на

всех частях тела осы является проявлением единого процесса накопления и распределения пигмента в кутикуле.

На груди выделяются две области, где появляются просветы. Это участки вдоль шва пронотума и мезонотума, и парные участки в центре мезонотума. Для просветов вдоль шва выделяются 3 варианта: нет просветов, просветы не достигают края мезонотума, просветы достигают края мезонотума. Для центральных просветов — 4 варианта: нет просветов, просветы в виде точки, в виде запятой, большие просветы в виде удлинённой запятой. Принципиально возможно независимое проявление этих вариантов, и, соответственно, 12 возможных сочетаний. У самок-основательниц, рабочих и будущих основательниц *P. dominulus* независимого проявления не отмечено, сначала появляются парные просветы вдоль швов, затем появляются и увеличиваются просветы в виде запятой на мезонотуме. Самый тёмный вариант — полное отсутствие просветов. Всего выделено 5 вариантов (рис. 1).

На тергитах варианты окраски выделяются в связи с появлением парных просветов, сначала в виде точек, которые, увеличиваясь, либо сливаются с нижней жёлтой полосой, либо не сливаются и приобретают сложную форму. Всего выделено 5 вариантов окраски (рис. 1).

Особенности окраски самца. Самцы *P. dominulus* гораздо более изменчивы, чем самки, и в целом окрашены заметно светлее. Это, впрочем, отмечается и для других видов полистов. Изменчивость окраски у них выявлена на лбу, клипеусе, груди (мезонотуме), мезостерните, тазаках всех пар ног, 1–3-м тергитах и 1-м стерните брюшка (рис. 3–7).

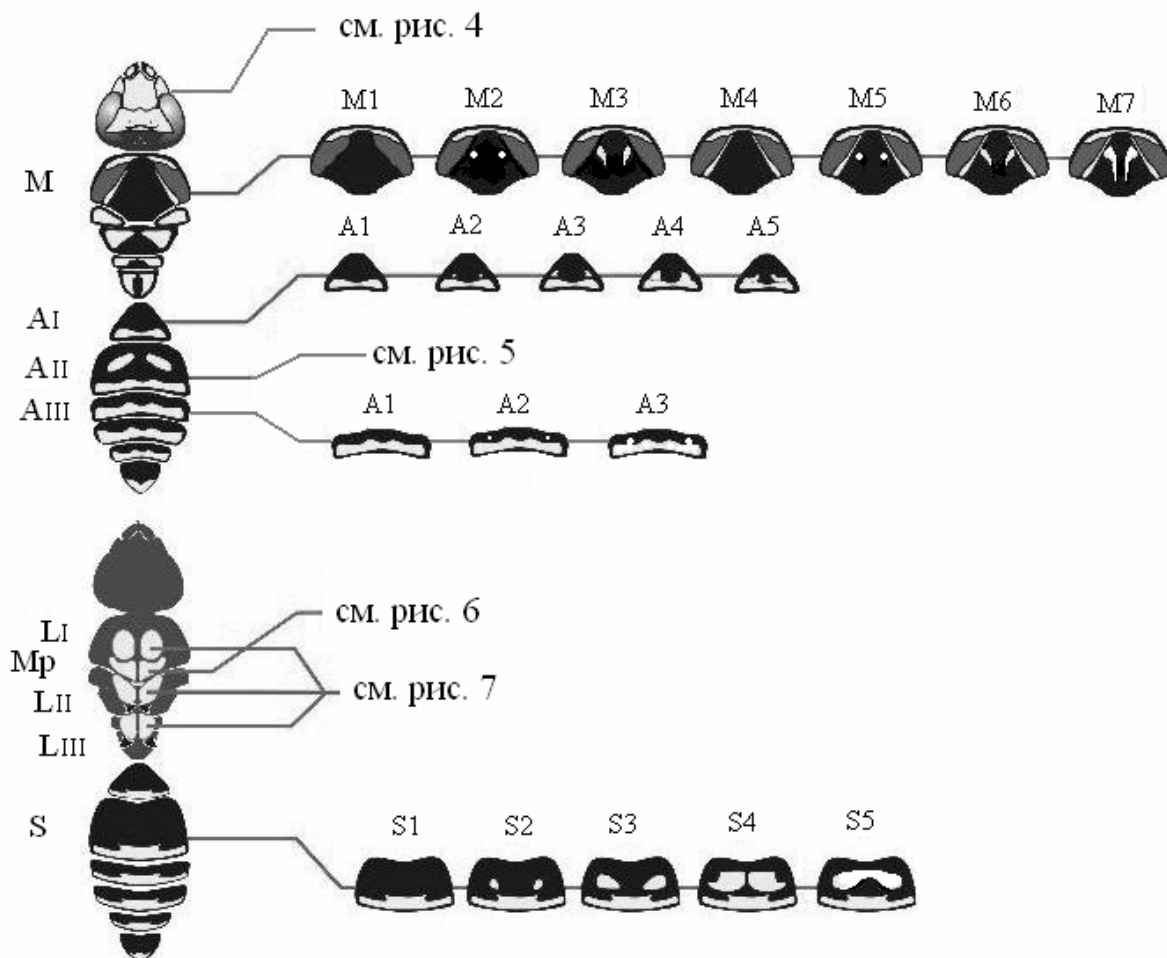


Рис. 3. Вариации окраски самцов: М — мезонотум, А — тергиты брюшка, L — тазики ног, Мр — мезоплебра, S — второй стернит брюшка.

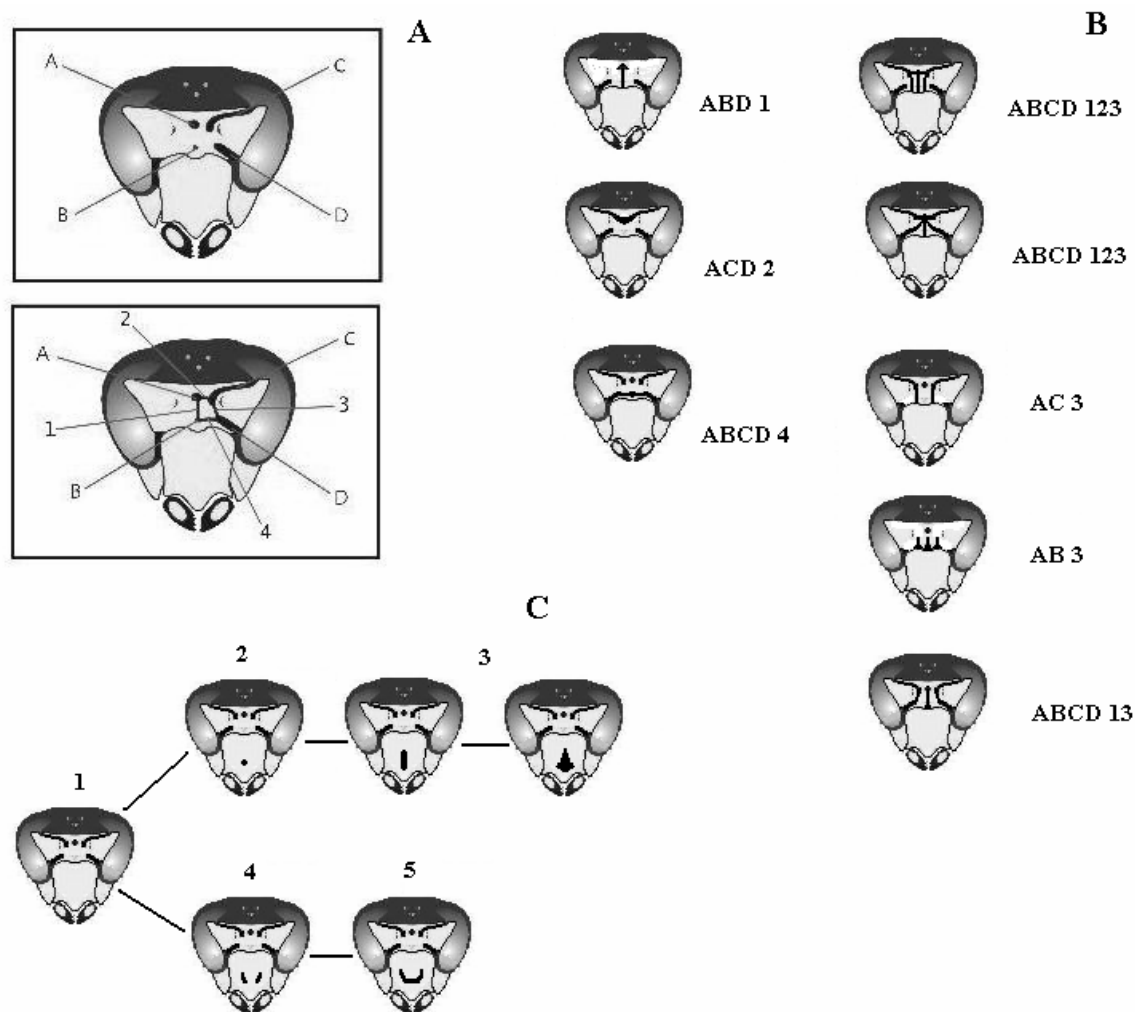
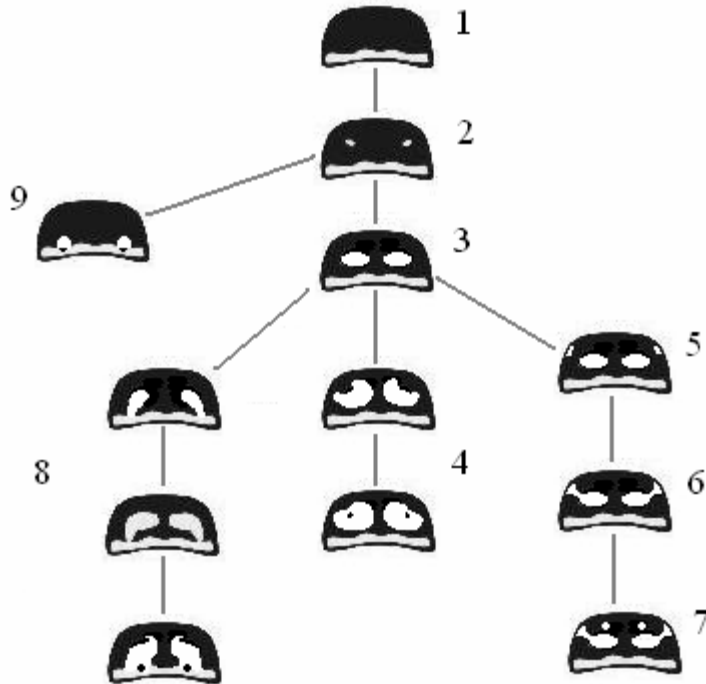


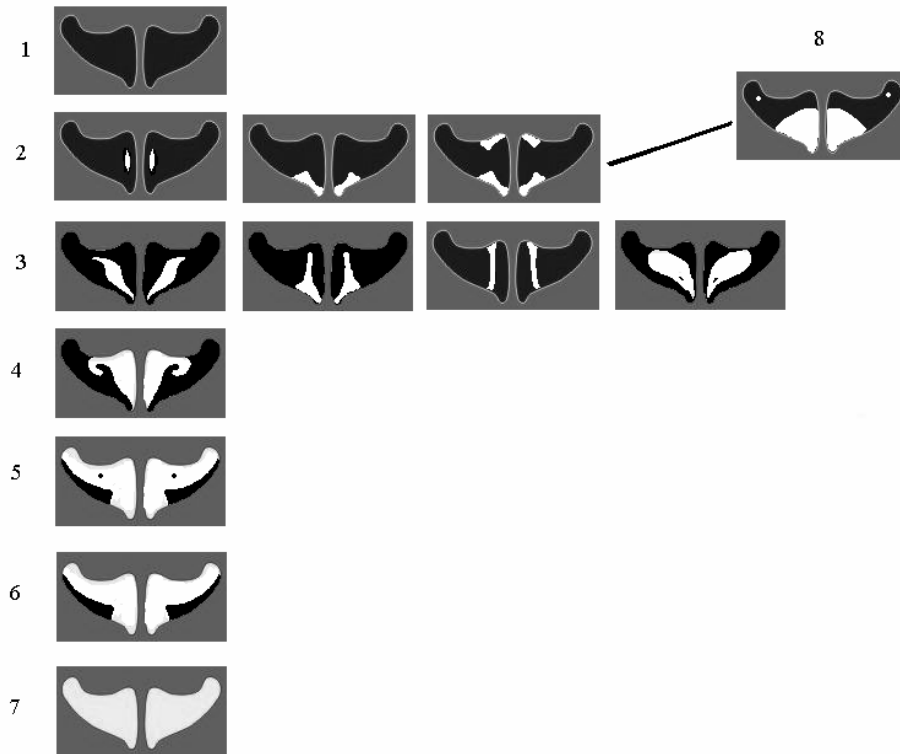
Рис. 4. Структура рисунка и некоторые варианты рисунка лба и клипеуса самцов: А — общая структура рисунка лба самцов; В — некоторые варианты рисунка лба самцов; С — варианты рисунка клипеуса самцов и пути его преобразования.

На лбу у самцов имеется довольно сложный рисунок из пятен и перемычек между ними (рис. 3, 4). Выделяются центральные пятна А и В, и парные боковые С и D, которые могут сливаться между собой, образуя 4 перемычки. Все элементы рисунка варьируют относительно независимо, образуя все возможные комбинации. Следует отметить один очень важный момент. Перемычка 3 на самом деле оказывается не связанной с определенной парой пятен. Это явление ранее не было известно, всегда считалось, что перемычка возникает только между двумя определёнными пятнами (Филиппов, 1961; Васильев, 1988). На рис. 4 приведены некоторые варианты окраски лба у самцов. Хорошо видно, что перемычка 3 может отходить от пятна В или D и присоединяться к пятну А или С, в зависимости от наличия или отсутствия тех или иных пятен в рисунке. Таким образом, нами впервые обнаружено наличие нестабильной, «плавающей» перемычки, соединяющей одну группу пятен с другой группой. Возможно, такие перемычки будут обнаружены в дальнейшем и среди других групп насекомых.

Образование подобной перемычки на лбу самцов также может происходить при распаде стабильного элемента (пятна) на более мелкие независимые составляющие, или при частичной дестабилизации рисунка (Филиппов, 1961; Креславский, 1977). Перемычка, которая ранее соединяла два больших пятна, теперь соединяет две области, независимо от того, какие элементы там присутствуют. Связь не исчезает, но становится несколько неопределённой, перемычка соединяет теперь не два конкретных пятна, а любое пятно из первой группы с любым пятном из второй. Следует отметить, что пятна А и С имеют тенденцию в первую очередь сливаться между собой по мере усиления пигментации и образовывать характерную нерасчлененную фигуру в виде «птички». Вероятно, это признак того, что они когда-то действительно были единым целым.



Р и с . 5. Варианты и основные пути преобразования рисунка 2-го тергита брюшка самцов.



Р и с . 6. Варианты окраски мезоплевры самцов.

На клипеусе у самцов также имеется тонкий рисунок, сходный с рисунком у самок. Самый светлый и самый распространенный вариант — полное отсутствие пятен. Затем появляются две точки или тонкие черточки, которые впоследствии могут сливаться. Возможно и появление одной точки в центре клипеуса и её последующее увеличение, что мы также рассматриваем как проявление процесса перестабильзации рисунка. Всего, таким образом, имеется 5 вариантов окраски клипеуса (рис. 4).

На груди изменчивость окраски сходна с таковой у самок. Однако кроме тех же 5 вариантов окраски, что отмечены и у самок, у самцов встречаются и более тёмные варианты (рис. 3). Для этих вариантов характерно полное отсутствие просветов вдоль швов мезонотума, развиваются лишь парные центральные просветы в виде запятой. Это подтверждает наши предположения о возможном независимом проявлении этих просветов на груди.

На тергитах брюшка развитие окраски идет по тому же плану, что и у самок. Но, кроме вариантов, отмеченных у самок, у самцов встречаются ещё более светлые варианты окраски. Эти варианты выделяются в связи с увеличением парных просветов и появлением дополнительных просветов у края тергита. На 1-м тергите варианты окраски аналогичны таковым у самок, выделяются 5 вариантов окраски.

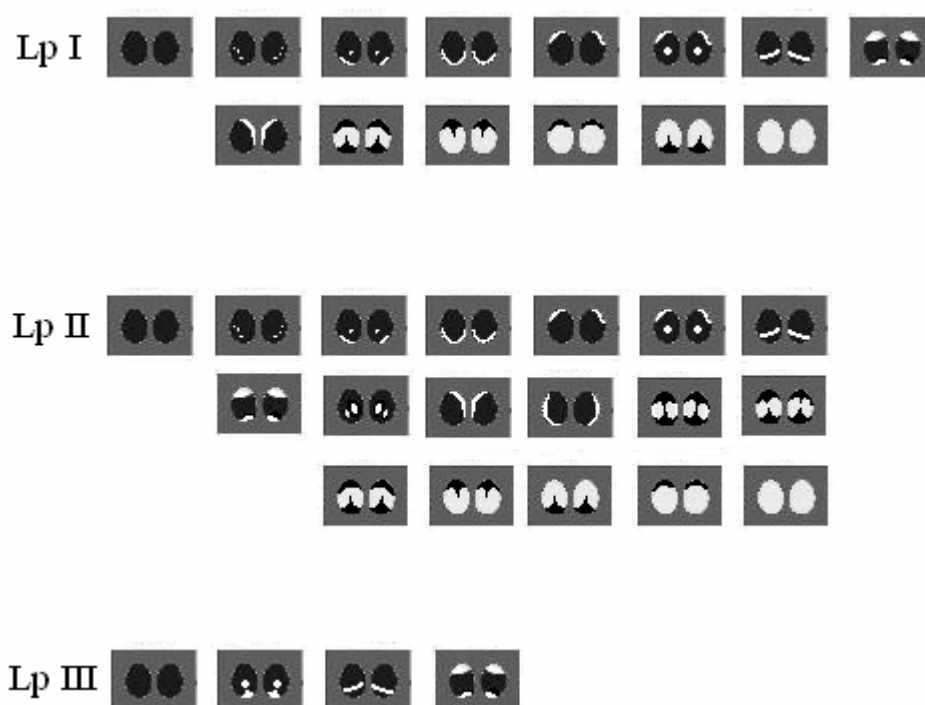
Второй тергит отличается наибольшей изменчивостью (рис. 5). Развитие рисунка начинается так же, как и у самок. Сначала появляются точечные парные просветы, которые затем увеличиваются, приобретая овальную форму. Далее развитие рисунка может идти в трёх направлениях. Первое — просветы просто увеличиваются в размерах, приобретая сложную форму. Форма эта может быть разнообразной, но новых элементов не появляется, поэтому их можно рассматривать как один вариант. Второе направление связано с появлением боковых просветов, слиянием их и центральных и появлением небольших просветов сверху. И, наконец, третье направление развития рисунка связано со слиянием центральных просветов с нижней жёлтой полосой. Центральные просветы при этом могут также приобретать сложную форму. Следует отметить, что слияние парных просветов с нижней желтой полосой может наступить и на стадии точечных просветов (рис. 5). В этом случае, вероятно, мы наблюдаем ещё один путь развития рисунка — расширение жёлтой полосы кверху, до слияния с точечными просветами. Таким образом, всего выделяется 9 вариантов окраски (рис. 5). Вполне возможно, что в других популяциях, в других частях ареала вида, депигментация тергитов идёт дальше, и будут встречаться другие, более светлые варианты.

На 3-м тергите варианты окраски выделяются в связи с появлением небольших центральных просветов и слиянием их с нижней жёлтой полосой. Всего выделяются 3 варианта окраски (рис. 3).

Очень изменчивой оказалась окраска мезостернита (рис. 6). Варианты окраски составляют практически полный спектр от самого тёмного, без просветов, до полностью жёлтого варианта. Основное, наиболее отчетливое направление изменчивости связано с появлением парных просветов и их увеличением вплоть до исчезновения пигмента. Самый тёмный, первый вариант — полное отсутствие просветов. Просветы могут появляться и сверху, и снизу, но мы объединяем эти варианты в один второй. Третий вариант — образование больших центральных просветов, практически от верхнего до нижнего краев мезоплевров. Форма и размеры просветов при этом могут быть очень изменчивыми. Далее просветы начинают как бы обтекать некоторую область в центре мезоплекры (вариант 4). Дальнейшее осветление приводит к образованию двух пятен посредине и небольшой каймы пигмента с краю мезоплевров (вариант 5). Далее исчезают пятна (вариант 6), а затем и кайма, окраска становится полностью жёлтой (вариант 7). Вариант 8 — образование жёлтого поля снизу и небольших просветов вверху — это ещё одно направление развития окраски мезоплевров (рис. 6).

На 1-м стерните брюшка варианты окраски выделяются в связи с появлением небольших центральных просветов, их увеличением и последующим слиянием (рис. 3).

Очень высокая степень изменчивости окраски выявлена для тазиков ног у самцов. На первой паре ног выделяются до 15 вариантов, на второй — до 20 вариантов, на третьей — 4 варианта окраски. Некоторые из них приведены на рис. 7. Изменчивость окраски тазиков ног также связана с появлением и увеличением просветов. Сложность анализа данного признака заключается в том, что осветление окраски может начинаться практически с любого места — с краёв или из середины, а также с нескольких мест одновременно. При этом все же отмечается регулярный характер изменчивости, прослеживаются определенные направления и короткие фрагменты рядов. Вероятно, с накоплением новых данных, можно будет выстроить полные ряды изменчивости от самых тёмных к самым светлым вариантам. Мы ожидаем, что таких рядов будет не менее пяти. Возможно, эти ряды маркируют определённые семьи или определённые генотипы самцов. В настоящее время мы, для удобства описания, предлагаем использовать очень упрощённую схему изменчивости окраски тазиков у *P. dominulus*, выделяя всего 5 вариантов окраски: полностью тёмная, осветление менее 50 %, осветление около 50 %, осветление более 50 %, полностью светлая.



Р и с . 7. Варианты окраски тазиков ног самцов.

Следует отметить, что выделенные нами варианты окраски не всегда являются строго дискретными. Особенно сложно выделить дискретные варианты в случае появления и увеличения просветов. В принципе, дискретными элементами могут являться появление того или иного просвета и их последующее слияние. Однако просветы сложной формы, которые часто образуются, например, на тергитах брюшка, могут возникать вокруг каких-то стойких элементов, пятен, как бы обтекать, ограничивать их. Подобная картина отмечается у разных групп насекомых, в том числе и у ос (Плавильщиков, 1936; Ерёмкина, 1988; Еск, 1996). Пока нам неизвестна действительная структура рисунка на этих частях тела ос, скрытая под сплошной пигментацией. Поэтому мы будем пользоваться приведенной выше схемой, видоизменяя и совершенствуя её по мере накопления новых данных.

Сочетание вариантов окраски самки-основательницы, рабочей особи, будущей основательницы. Определённый интерес представляет анализ сочетаний вариантов окраски у рабочих ос. Поскольку в основе наблюдаемой изменчивости окраски лежит количественная изменчивость содержания меланина в кутикуле, то можно ожидать, что варианты окраски будут сочетаться друг с другом неслучайным образом. В табл. 1 приведены сочетания вариантов окраски клипеуса, груди и брюшка у ос в Черноморском заповеднике в 2003 и 2004 гг. Из таблицы хорошо видно, что встречаются практически все возможные сочетания, то есть жёсткой связи окраски на разных частях тела нет. Однако по частоте встречаемости определённая связь все же прослеживается. Критерий χ^2 в 5 случаях из 6 показывает достоверно неслучайное сочетание признаков. Светлые варианты окраски чаще сочетаются со светлыми, а тёмные — с тёмными. Не обнаруживается лишь связь окраски клипеуса и брюшка у ос в 2004 г.

Следует отметить, однако, что эта связь очень слабая. Коэффициент корреляции Спирмена во всех случаях не превышает 0,2. Поэтому в нашем случае можно говорить лишь о тенденции, а не о связи окраски на разных частях тела. Это не удивительно, поскольку подавляющее большинство ос в популяции относится к доминирующим фенотипам: клипеус-3, грудь-3 и -4, брюшко-3. Остальные варианты, особенно на груди и брюшке, являются редкими, и поэтому не могут существенно повлиять на характер связи.

Сочетание вариантов окраски самца. У самцов окраска более разнообразна, и число возможных сочетаний огромно. В табл. 2–3 приведены лишь сочетания окраски на некоторых частях тела ос — на мезонотуме, тергитах брюшка и тазаках ног. В общем, это дает достаточное представление о возможных сочетаниях и основных направлениях изменчивости окраски у самцов.

Таблица 1. Сочетания вариаций окраски клипеуса, груди и брюшка у рабочих особей в Черноморском заповеднике в 2003–2004 гг.

| Клипеус | Грудь | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|-------|-----------------------------|-----|-------|------|-----------------------------|-----|----|-------|--|--|
| | 2003 | | | | 2004 | | | | | | |
| | 2 | 3 | 4 | Всего | 2 | 3 | 4 | 5 | Всего | | |
| 1 | 9 | 28 | 163 | 200 | 15 | 150 | 75 | 5 | 240 | | |
| 2 | 3 | 21 | 115 | 139 | 4 | 94 | 90 | 1 | 189 | | |
| 3 | 9 | 44 | 234 | 287 | 7 | 170 | 233 | 5 | 415 | | |
| 4 | | 5 | 13 | 18 | 1 | 37 | 53 | 3 | 94 | | |
| 5 | 2 | 36 | 41 | 79 | 1 | 33 | 60 | 3 | 97 | | |
| Всего | 23 | 134 | 566 | 723 | 28 | 484 | 511 | 12 | 1035 | | |
| Сравнение по критерию χ^2 | | $\chi^2 = 54,26, p < 0,001$ | | | | $\chi^2 = 69,29, p < 0,001$ | | | | | |

| Клипеус | Брюшко | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--------|-----------------------------|-----|-------|------|----------------------------|-----|-----|---|-------|--|
| | 2003 | | | | 2004 | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | Всего | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | Всего | |
| 1 | | 8 | 192 | 200 | 3 | 14 | 186 | 37 | | 240 | |
| 2 | | 7 | 132 | 139 | 2 | 14 | 148 | 24 | | 188 | |
| 3 | 2 | 4 | 281 | 287 | 2 | 24 | 335 | 52 | 2 | 415 | |
| 4 | | | 18 | 18 | 2 | 7 | 71 | 13 | 1 | 94 | |
| 5 | | 10 | 69 | 79 | 1 | 1 | 81 | 11 | | 94 | |
| Всего | 2 | 29 | 692 | 723 | 10 | 60 | 821 | 137 | 3 | 1031 | |
| Сравнение по критерию χ^2 | | $\chi^2 = 53,61, p < 0,001$ | | | | $\chi^2 = 14,50, p = 0,80$ | | | | | |

| Грудь | Брюшко | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|--------|------------------------------|-----|-------|------|-----------------------------|-----|-----|---|-------|--|
| | 2003 | | | | 2004 | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | Всего | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | Всего | |
| 1 | | | | | | | | | | | |
| 2 | 3 | 3 | 18 | 24 | 2 | 4 | 21 | 1 | | 28 | |
| 3 | | 23 | 115 | 138 | 6 | 46 | 384 | 47 | 1 | 484 | |
| 4 | | 4 | 565 | 569 | 2 | 13 | 412 | 82 | 1 | 510 | |
| 5 | | | | | | | 4 | | 1 | 5 | |
| Всего | 3 | 30 | 698 | 731 | 10 | 63 | 821 | 130 | 3 | 1027 | |
| Сравнение по критерию χ^2 | | $\chi^2 = 165,66, p < 0,001$ | | | | $\chi^2 = 94,48, p < 0,001$ | | | | | |

Таблица 2. Сочетания вариаций окраски мезонотума и 1–3-го тергитов брюшка у самцов в Черноморском заповеднике в 2004 г.

| Мезонотум | Тергит 1 | | | | | Тергит 2 | | | | Тергит 3 | | | |
|--------------------------------|----------|------------------------------|-----|-----|-----|----------|------------------------------|-----|--------|----------|-----------------------------|---|--|
| | 1–2 | 3 | 4 | 5 | 6–7 | 1–2 | 3 | 4–6 | Прочие | 1 | 2 | 3 | |
| 1 | 2 | 58 | 2 | 3 | 0 | 1 | 61 | 3 | 0 | 65 | 0 | 0 | |
| 2 | 0 | 8 | 0 | 1 | 0 | 0 | 7 | 1 | 1 | 8 | 0 | 1 | |
| 3 | 1 | 24 | 4 | 2 | 0 | 0 | 30 | 1 | 0 | 31 | 0 | 0 | |
| 4 | 18 | 353 | 38 | 12 | 1 | 4 | 405 | 10 | 3 | 421 | 1 | 0 | |
| 5 | 8 | 1011 | 221 | 87 | 5 | 12 | 1181 | 116 | 23 | 1321 | 7 | 4 | |
| 6 | 0 | 6 | 1 | 19 | 0 | 1 | 12 | 10 | 3 | 26 | 0 | 0 | |
| Всего | 29 | 1460 | 266 | 124 | 6 | 18 | 1696 | 141 | 30 | 1872 | 8 | 5 | |
| Сравнение по критерию χ^2 | | $\chi^2 = 271,44, p < 0,001$ | | | | | $\chi^2 = 229,61, p < 0,001$ | | | | $\chi^2 = 42,76, p < 0,001$ | | |

Таблица 3. Сочетания вариаций окраски мезонотума и тазигов ног у самцов в Черноморском заповеднике в 2004 г.

| Мезонотум | Тазики 1 | | | | | Тазики 2 | | | | | Тазики 3 | | | | |
|--------------------------------|----------|----------------------------|-----|----|---|----------|----------------------------|----|-----|---|----------|----------------------------|---|----|--|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| 1 | 9 | 24 | 32 | 0 | 0 | 29 | 26 | 1 | 9 | 0 | 63 | 2 | 0 | 0 | |
| 2 | 2 | 4 | 3 | 0 | 0 | 5 | 3 | 1 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | |
| 3 | 5 | 12 | 14 | 0 | 0 | 19 | 6 | 2 | 4 | 0 | 31 | 0 | 0 | 0 | |
| 4 | 40 | 216 | 159 | 6 | 1 | 219 | 119 | 21 | 63 | 0 | 417 | 2 | 2 | 1 | |
| 5 | 109 | 691 | 511 | 21 | 0 | 706 | 332 | 38 | 249 | 7 | 1305 | 13 | 5 | 9 | |
| 6 | 2 | 11 | 10 | 3 | 0 | 13 | 6 | 2 | 5 | 0 | 25 | 0 | 0 | 1 | |
| Всего | 167 | 958 | 729 | 30 | 1 | 991 | 492 | 65 | 330 | 6 | 1850 | 17 | 7 | 11 | |
| Сравнение по критерию χ^2 | | $\chi^2 = 34,31, p = 0,02$ | | | | | $\chi^2 = 25,09, p = 0,46$ | | | | | $\chi^2 = 12,03, p = 0,68$ | | | |

Из табл. 2–3 хорошо видно, что возможны практически любые сочетания окраски. Однако подавляющее большинство самцов относится к нескольким вариантам. Как и у самок, в популяции преобладают 1–2 варианта окраски. Типичный самец имеет на мезонотуме вариант окраски 4 или 5, на 1–2-м тергитах — 3, на 3-м тергите — 1, на тазаках первой пары ног — 2 или 3, на тазаках 2–3-й пар ног — 1.

Однако при учёте редких вариантов некоторые закономерности сочетаний всё же прослеживаются. Для сочетаний вариантов окраски мезонотума с остальными частями тела мы имеем одинаковую картину: тёмная окраска мезонотума сочетается преимущественно с тёмной окраской остальных частей тела, а при вариантах окраски 4–6 мезонотума появляются и светлые варианты на других частях тела. Иными словами, «запрещёнными» являются варианты сочетания тёмного мезонотума (варианты 1–3) со светлыми вариантами на других частях тела. Этот запрет не является абсолютным, поскольку изредка такие сочетания всё же появляются.

Неслучайность сочетаний окраски мезонотума и тергитов брюшка подтверждается высокими достоверными значениями критерия χ^2 (табл. 2–3). Критерий χ^2 показывает достоверно неслучайное сочетание признаков окраски тергитов самцов (для тергита 1 и тергита 2 $\chi^2 = 557,91$, $p < 0,001$; для тергита 2 и тергита 3 $\chi^2 = 375,27$, $p < 0,001$; для тергита 1 и тергита 3 $\chi^2 = 52,21$, $p < 0,001$).

Закономерность эта лучше всего выражена для близко расположенных частей тела. Однако низкие значения коэффициентов корреляции Спирмена (для мезонотума и тергита 1 $r_s = 0,10$, $p < 0,001$; для мезонотума и тергита 2 $r_s = 0,13$, $p < 0,001$; для мезонотума и тергита 3 $r_s = 0,02$, $p = 0,42$; для тергита 1 и тергита 2 $r_s = 0,27$, $p < 0,001$; для тергита 1 и тергита 3 $r_s = 0,06$, $p = 0,01$; для тергита 2 и тергита 3 $r_s = 0,02$, $p = 0,53$; для тазиков 1 и мезонотума $r_s = 0,01$, $p = 0,58$; для тазиков 2 и мезонотума $r_s = 0,01$, $p = 0,69$; для тазиков 3 и мезонотума $r_s = 0,03$, $p = 0,28$) показывают нам, что эта закономерность не является жёсткой связью определённых вариантов окраски друг с другом. Скорее, это вариант иерархического соподчинения окраски на разных частях тела. Появление светлых вариантов на мезонотуме делает возможным появление любых светлых вариантов на остальных частях тела ос. Поэтому тёмные варианты сочетаются с тёмными, а светлые — со всеми.

Обсуждение. Наше исследование изменчивости окраски *P. dominulus* показало, что данный вид отличается очень высоким разнообразием вариантов окраски. По нашим данным, это наиболее изменчивый вид среди изученных нами ос-полистов. Интересно отметить, что это разнообразие проявляется не только в количестве описанных вариантов. Гораздо более важно, что у *P. dominulus* обнаружено несколько путей преобразования рисунка по мере усиления-ослабления меланизации покровов (клипеуса у самок и 2-го тергита у самцов). Подобное явление, насколько нам известно, ранее не было описано. Можно заметить, что не все эти пути одинаково хорошо выражены, выделяется основной путь преобразования рисунка, представленный практически всеми возможными вариантами, и несколько вариантов, представляющих начальные стадии других путей развития. Окраска *P. dominulus*, таким образом, демонстрирует нам целый веер возможностей, различные возможные пути преобразования рисунка, которые могут быть реализованы у других, близких видов. В целом это может свидетельствовать о высокой экологической пластичности данного вида. Вполне возможно, что эти пути развития рисунка будут также соответствовать определённым генетическим линиям в популяции *P. dominulus*, различающимся целым комплексом экологических и физиологических особенностей.

Изучение частот встречаемости и сочетаний вариантов окраски у самок и самцов *P. dominulus* показывает, однако, что в популяции ос Нижнего Приднестровья массовыми являются один–два типа окраски. Типичная самка/рабочая выглядит следующим образом: клипеус — 3-й вариант (одно большое центральное пятно), грудь — 3-й или 4-й варианты (обе пары просветов), 1-й и 2-й тергиты брюшка — 3-й вариант (парные просветы). Очень сходно выглядит и типичный самец: на груди 4–5-й варианты (обе пары просветов), на тергитах брюшка — 3-й вариант (парные просветы), на тазаках ног, мезостерните и 1-м стерните брюшка — самые тёмные варианты, практически 100 %-ная меланизация. Такие фенотипы отмечаются у более чем 95 % ос в популяции. Остальные варианты и сочетания являются редкими.

Такая картина в целом очень характерна для популяций насекомых. У многих полиморфных видов выделяются одна–две типичные формы, часто распространенные по значительной части ареала, и целый ряд редких форм (Береговой, 1977, Новоженев, 1977, 1979, 1980, Новоженев, Михайлов, 1997). Большинство популяций вида различаются именно по шлейфу редких морф. В целом уникальный фенооблик популяции является адаптивным в данных конкретных условиях обитания. На периферии ареала, особенно в изолятах, часто наблюдаются существенные изменения фенотипического состава популяций, начинают доминировать морфы, редкие в других частях ареала. Различия по набору доминирующих морф наблюдаются также в географически удаленных популяциях, находящихся в

существенно различных условиях внешней среды. Вообще, смена набора и частот морф в пространстве и/или времени свидетельствует об изменившихся экологических условиях и об определенных процессах внутривидовой дифференцировки в популяциях.

В заключение следует отметить, что детальное описание изменчивости и возможных путей развития окраски вида представляет собой необходимый этап исследований, опираясь на который, можно в дальнейшем получить представление о популяционной структуре вида, вероятных путях его происхождения и расселения по ареалу, различных сторонах биологии и экологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астауров Б. Л. Наследственность и развитие. — М., 1974. — 360 с.
- Береговой В. Е. Стабилизация гетерогенности в популяциях полиморфного вида // Ж. общ. биол. — 1977. — Т. 38, № 2. — С. 182–184.
- Вариации окраски и доминантная структура плеометротичных семей *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина, А. В. Гилев, О. В. Скороход и др. // Муравьи и защита леса. — Новосибирск, 2005. — С. 275–279.
- Васильев А. Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. — М., 1988. — С. 158–169.
- Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Дис. ... докт. биол. наук / Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. — Екатеринбург, 1996. — 539 с.
- Географическая и хронографическая изменчивость окраски в популяции *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae) / Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, О. В. Скороход, А. В. Гилев // Кавказ. энтомол. бюл. — 2005. — Т. 1, № 2. — С. 85–94.
- Ерёмкина И. В. Изменчивость окраски в семьях некоторых ос (*Vespa vulgaris* L.) // Физиологическая и популяционная экология (популяционная изменчивость). — Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. — С. 108–111.
- Ерёмкина И. В. Уровень реализации фенотипа как показатель микроэволюционного состояния популяции // Фенетика природных популяций. — М., 1988. — С. 177–185.
- Захаров В. М. Асимметрия животных. — М.: Наука, 1987. — 216 с.
- Климец Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Популяционная фенетика. — М., 1997. — С. 45–58.
- Ковалёв О. В. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л.: Наука, 1989. — Т. 189: Теоретические основы биологической борьбы с амброзией / О. В. Ковалёв, С. А. Белокобыльский (ред.). — С. 139–165.
- Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца Анига. Сообщ. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоол. ж. — 1996 а. — Т. 75, вып. 1. — С. 52–66.
- Коваленко Е. Е. Анализ изменчивости крестца Анига. Изменчивость крестца у представителей рода *Rana* // Зоол. ж. — 1996 б. — Т. 75, вып. 2. — С. 222–236.
- Коваленко Е. Е., Попов И. Ю. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Ж. общ. биол. — 1997. — Т. 58, № 1. — С. 70–83.
- Корсун О. В. Изменчивость и популяционная структура *Hoplia aureola* Pall. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Экология. — 1994. — № 5. — С. 73–81.
- Корсун О. В. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций (на прим. жесткокрылых): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Екатеринбург, 1999. — 25 с.
- Котт Х. Приспособительная окраска животных. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1950. — 543 с.
- Креславский А. Г. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Ж. общ. биол. — 1975. — Т. 36, № 6. — С. 878–886.
- Креславский А. Г. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов // Зоол. ж. — 1977. — Т. 56, № 7. — С. 1043–1056.
- Михайлов Ю. Е. Иерархический анализ морфологических и эколого-географических аспектов биоразнообразия: (на прим. Chrysomelidae, Coleoptera): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Екатеринбург, 1999. — 20 с.
- Новоженков Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма: (на прим. восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.)) // Ж. общ. биол. — 1977. — Т. 38, № 5. — С. 709–723.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и видообразование // Ж. общ. биол. — 1979. — Т. 40, № 1. — С. 17–33.
- Новоженков Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Ж. общ. биол. — 1980. — Т. 41, № 5. — С. 668–679.
- Новоженков Ю. И., Коробицын Н. М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых // Ж. общ. биол. — 1972. — Т. 33, № 3. — С. 315–323.
- Новоженков Ю. И., Михайлов Ю. Е. Фенетика периферических популяций некоторых насекомых // Популяционная фенетика. — М., 1997. — С. 89–100.
- Плавильщиков Н. Н. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. XXI. Жуки-дровосеки. Ч. 1. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. — 612 с.
- Присный А. В. Морфологическая основа рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) // Зоол. ж. — 1980. — Т. 59, № 10. — С. 1575–1577.
- Присный А. В. Функциональная дифференциация элементов окраски у саранчовых // Ландшафтная экология насекомых. — Новосибирск, 1988. — С. 34–47.
- Русина Л. Ю. О гнездовании ос-полистов в Черноморском заповеднике // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. — Оренбург, 1999. — С. 118–119.
- Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилев А. В. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Тр. Рус. энтомол. о-ва. — СПб, 2004. — Т. 75 (1). — С. 270–277.

- Тобиас В. И.** Надсемейство Vespoidea — складчатокрылые осы // Определитель насекомых европейской части СССР. — М.; Л.: Наука, 1981. — Т. III: Перепончатокрылые, ч. 1. — С. 147–152.
- Филиппов Н. Н.** Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. ж. — 1961. — Т. 40, № 3. — С. 372–385.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И.** Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. — М.: Высшая школа, 1985. — 159 с.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.** Эволюционное учение. — М.: Высшая школа, 1989. — 336 с.
- Archer M. E.** The taxonomy of *Vespa crabro* L. and *V. dybowskii* Andre (Hymenoptera, Vespinae) // Entomol. Mon. Mag. — 1992. — Vol. 128. — P. 157–163.
- Das B. P., Gupta V. K.** The Social Wasps of India and the adjacent countries (Hymenoptera: Vespidae). — Florida: The Association for the Study of Oriental Insects, 1989. — 292 pp.
- Eck R.** Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula norwegica* (Hymenoptera, Vespidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1981. — Bd. 44, Hf. 7. — S. 133–152.
- Eck R.** Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula saxonica* (Hymenoptera, Vespidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1983. — Bd. 46, Hf. 8. — S. 151–176.
- Eck R.** Zur Verbreitung von *Dolichovespula loekenae* Eck und ihrer Stellung zu den nächstverwandten Arten (Hymenoptera, Vespidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1984. — Bd. 48, Hf. 2. — S. 13–22.
- Eck R.** Morphologische Untersuchungen zur Artabgrenzung innerhalb der amerikanischen Vertreter der *Vespula-vulgaris*-Gruppe. Sind Hybriden nachweisbar? (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1996. — Bd. 57, Hf. 12. — S. 261–282.
- Eck R.** Zur Populationsgliederung und Zoogeographie von *Vespula vulgaris* Faktoren der intraspezifischen Merkmalsänderungen (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1999. — Bd. 58, Hf. 17. — S. 309–342.
- Enteman W. M.** Coloration in *Polistes*. — Washington, D. C.: Carnegie Inst. Wash., 1904. — 88 pp.
- Pekkarinen A., Gustafsson B.** The *Polistes* species in northern Europe (Hymenoptera: Vespidae) // Entomol. fenn. — 1999. — Vol. 10. — P. 191–194.
- Tibbets E. A.** Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus* // Proc. Roy. Soc. London B. — 2002. — Vol. 269. — P. 1423–1428.
- Tibbets E. A., Dale J.** A socially enforced signal of quality in a paper wasp *Polistes dominulus* // Nature. — 2004. — Vol. 432. — P. 218–222.
- Variation in colour markings of German wasps *Vespula germanica* (F.) and common wasps *Vespula vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) in New Zealand** / B. K. Clapperton, P. L. Lo, H. Moller, G. R. Sandlant // N. Z. J. Zool. — 1989. — Vol. 16. — P. 303–313.

Херсонский государственный университет
Зоологический институт РАН
Институт экологии растений и животных УрО РАН

Поступила 24.09.2005

UDC 595.798:591.51(477.72)

L. Yu. RUSINA, L. A. FIRMAN, O. V. SKOROKHOD, A. V. GILEV

**COLOR VARIABILITY AND THE MAIN DIRECTIONS OF
COLOR DEVELOPMENT IN *POLISTES* WASPS (HYMENOPTERA:
VESPIDAE) IN THE LOW DNEIPER REACHES.
1. *POLISTES DOMINULUS* (CHRIST)**

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences
Kherson State University
Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Division of the Russian Academy of Sciences*

SUMMARY

The description of color patterns variability of *Polistes dominulus* (Christ) females and males in the Low Dnieper reaches is given. The main attention is paid to studying the directions of color development in *P. dominulus* wasps and the features of color variability for different colony members (queens, workers, future foundresses and males). The color patterns are presented in simple pictures, and the ways of coding of different morphs and coloration of whole phenotype are given.

3 tabs, 7 figs, 46 refs.