

УДК 595.798(477.61)

© 2008 г. Л. Ю. РУСИНА, М. П. БОГУЦКИЙ,
А. В. ГИЛЕВ, Е. С. ОРЛОВА

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ОСЫ *POLISTES NIMPHUS* (CHRIST) (HYMENOPTERA: VESPIDAE) В ЛУГАНСКОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Введение. Вопросы внутривидовой изменчивости и её пространственно-временной динамики у насекомых остаются в центре внимания многих исследований. Высокая численность семей ресоциальной осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) на территории Луганского природного заповедника (ЛПЗ) (Русина, Богуцкий, in litt.) и возможность прижизненной идентификации фенотипов рисунка самок-основательниц позволяет использовать их как модельные объекты изучения полиморфных систем (Способы ..., 2007; Изменчивость ..., 2008).

Общие черты жизненного цикла этого вида в условиях юго-востока Украины заключаются в следующем (Русина, Богуцкий, in litt.). Перезимовавшая осемененная самка-основательница в первой декаде мая в одиночку начинает постройку гнезда и выращивает первое поколение рабочих особей, которое появляется в первой половине июня. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Будущие основательницы у этого вида появляются в конце июля–начале августа после массового выхода самцов. Распад семьи и спаривание проходит с середины августа и до конца лета. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Получены данные о существовании биотопических предпочтений у самок-основательниц разных морфотипов в разных частях ареала этого вида (Изменчивость ..., 2008). Осы с более тёмным меланиновым рисунком брюшка предпочитают гнездиться на растениях, а с более светлым — в укрытиях (Изменчивость ..., 2008). Показана связь морфологических особенностей самок-основательниц *P. nimphus* с их социальным поведением (Способы ..., 2007). Самки этого вида с большими крыльями и с тёмными вариантами меланинового рисунка клипеуса, мезоскутума и брюшка гнездятся в условиях Крыма поодиночке. К групповому основанию семьи тяготеют самки с более крупной головой массовых фенотипов, а также мелкие самки с редким рисунком. Доминантные самки сходны с гаплетротичными самками по рисунку; мелкие самки с редкими сочетаниями рисунка формируют группу подчиненных особей (Способы ..., 2007). Вместе с тем, фенотипическая структура популяций и функциональная роль полиморфизма в разных частях ареала может существенно меняться (Сергиевский, 1987), что требует проведения широких исследований полиморфных систем вида на всём ареале его обитания. В этой связи, целью нашей работы было изучение основных закономерностей изменчивости *P. nimphus* на территории ЛПЗ.

Материалы и методы. Место исследований и оценка состава семьи. Поиски гнёзд *P. nimphus* проводили с 17 по 26 июля 2007 г. и с 15 июня по 10 августа 2008 г. на территории ЛПЗ в отделениях Провальская степь, Стрельцовская степь и Станично-Луганском. При обнаружении каждого из 264 гнёзд были отмечены высота его прикрепления, расстояние до ближайшего соседнего гнезда и вид субстратного растения. Для оценки плотности гнездования в разных типах местообитаний и в разные годы сравнивали расстояния до ближайшего соседа с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни.

Исследования качественного и количественного состава населения гнезда проводились ранним утром или поздним вечером, когда все осы находились на соте. Самок-основательниц отличали от рабочих визуально по ряду характерных признаков (более крупные размеры, более тусклый рисунок и изношенные крылья). Заполняли гнездовую карту, подсчитывая число ячеек в гнезде, а также число и долю разных категорий расплода (яиц, личинок, куколок) (Русина, 2006). При картировании отмечали нахождение в ячейке следов пребывания паразитоидов, личинки которых съедают куколку хозяина. Так, *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera: Ichneumonidae) оставляет по краям ячеек овально-скошенные остатки личиночной кутикулы светло-жёлтого или светло-оранжевого цвета (Makino, 1983). Иногда можно

было обнаружить в ячейке кокон паразита. Присутствие *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera: Eulophidae) обнаруживается по наличию крышечки тёмно-серого цвета, которая формируется из мекониев личинок паразитоида перед их окукливанием (Gumovsky *et al.*, 2007).

Типы семей в поселении *P. niphys*. Ниже приведенные характеристики гнёзд и семей учитывали при анализе структуры поселений в каждом из местообитаний. Следует отметить, что эти характеристики относятся к периоду проведения исследований.

1. *Семья на первичном гнезде.* Семьи этой категории проходят цикл развития частично или полностью. Размеры гнёзд разнообразны и зависят от продолжительности нахождения самок-основательниц в составе семьи, а также от характера заражения семьи паразитоидами:

А. Успешная семья. К этой категории относятся семьи, которые длительное время сохраняют активную основательницу и в относительно поздние сроки подвергаются заражению паразитоидами второй генерации. Ячей с зараженным расплодом располагаются чаще по периферии гнезда. Семьи этой категории имеют самые крупные гнёзда в популяции, в них, как правило, в конце цикла выращиваются и самцы, и самки.

Б. Семья заражена до выхода рабочих. Эти семьи также продолжительно сохраняют основательницу, однако заражение происходит на ранних этапах жизненного цикла. Гнёзда маленьких размеров — 20–45 ячеек. Паразитоид локализуется в центральных ячейках и поражает личинок, которые должны были дать первую когорту рабочих.

В. Сиротская семья. Семья утрачивает самку-основательницу незадолго перед выходом рабочих или сразу после их появления. Гнёзда небольших размеров. Семья продолжает функционировать благодаря рабочим. Семьи могут быть заражены паразитоидами, причем зараженный расплод располагается как по периферии, так и в центре гнезда.

2. *Семья на вторичном гнезде.* После разрушения или повреждения гнезда хищниками самки-основательницы в одиночку (до выхода рабочих) или вместе с рабочими основывают новое гнездо (Русина, 2006). В этой категории семей имеются рабочие, однако на стенках ячеек гнезда нет следов крышечек, которые плетут личинки перед окукливанием. Среди расплода отмечены только яйца и личинки младшего возраста.

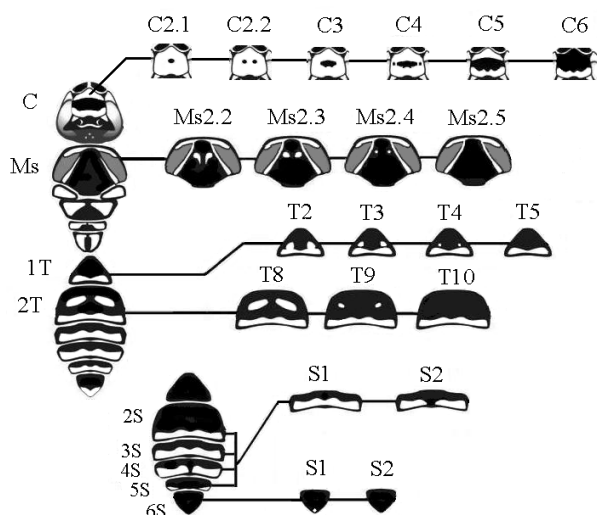


Рис. 1. Варианты меланинового рисунка самки *P. niphys*: С — клипеус, Ms — мезоскутум, Т — 1–2-й тергиты брюшка, S — 2–6-й стерниты брюшка.

Авторы выражают огромную благодарность за предоставленную возможность проведения исследований и помощь в сборе материала сотрудникам Луганского природного заповедника. Искренне признательны за полезные замечания, высказанные С. Я. Резником, В. А. Грабовским при обсуждении результатов исследования и статьи.

Описание меланинового рисунка. Варианты рисунка клипеуса, мезосомы (функциональной груди) и метасомы (функционального брюшка) обнаруженных 243 самок-основательниц *P. niphys* определяли визуально, сверяясь с эталонным рисунком (рис. 1). Различия в фенотипической структуре поселений на разных участках ЛПЗ и в разные годы оценивали при помощи критерия сравнения χ^2 и расстояния Кавалли-Сфорца, традиционно используемых в подобных исследованиях (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991; Вейр, 1995). Для визуализации различий матрицы дистанций обрабатывали методами многомерного шкалирования. Для проверки предположения о дифференциальном выборе среды обитания самками-основательницами разных морфотипов, была проведена оценка связи между вариантами меланинового рисунка самок-основательниц и склонностью к гнездованию на определённом виде растения при помощи критерия χ^2 . Связь между морфотипом самок-основательниц и спецификой развития расплода оценивали при помощи коэффициента корреляции Спирмана (r_s).

Результаты. Биотопические особенности гнездования *P. nimphus* в Луганском природном заповеднике. В 2007–2008 гг. найдено 115 семей *P. nimphus* на территории отделения Стрельцовская степь ЛПЗ, 121 — на территории отделения Провальская степь и 27 гнёзд (2008 г.) в Станично-Луганском отделении. Гнёзда были прикреплены преимущественно к побегам степных растений.

В Стрельцовке (здесь и далее степные участки Стрельцовского отделения) на склонах реки Черепаха гнёзда этого вида были обнаружены на пырее удлиненном (*Elytrigia elongata* (Host) Nevski), а возле старой усадьбы — на *E. elongata* и карагане кустарниковой (*Caragana frutex* L.). На абсолютно-заповедных участках *P. nimphus* гнезвился также на *C. frutex* и *E. elongata*. Предпочтений в выборе растений не обнаружено, поскольку соотношение числа гнёзд на первом и втором субстратном растении близко к 3:2. Так, в 2007 г. в пырейниках найдено 66 %, а в караганниках — 34 % (из 44) гнёзд, а в 2008 г. — соответственно 56 и 44 % (из 71) гнёзд.

В Провалье (здесь и далее подразумеваются степные участки Провальского отделения) *P. nimphus* гнезвился в некосимой степи Калининского участка на карагане кустарниковой и степном миндале (*Amegdalus nana* L.). В оба года в караганниках гнёзда встречались в 6–8 раз чаще, чем среди сообществ миндаля. Так, в караганниках в 2007 г. найдено 87 %, а на миндале — 13 % (из 46) гнёзд, а в 2008 г. найдено соответственно 89 и 11 % (из 76) гнёзд.

В Станично-Луганском отделении *P. nimphus* использовал в качестве субстратных побеги полыни горькой (*Artemisia absinthium* L.), кустики *Pyrus communis* L., а также прошлогодние побеги *Buglossoides* sp., *Dipsacus* sp. и др.

В каждом поселении семьи существенно различались по размерам гнёзд, специфике имагинального населения и гнездового расплода, а также по степени зараженности паразитоидами. Эти различия во многом обусловлены особенностями развития каждой семьи, а именно: продолжительностью пребывания самки-основательницы, сохранностью первичного гнезда и первых рабочих, интенсивностью и сроками воздействия хищников и паразитоидов (табл. 1). Так, по-видимому, в Стрельцовке пресс паразитоидов и хищников выше, чем в Провалье, поскольку в первом выше, чем во втором, доля семей, зараженных до выхода рабочих, и выше доля семей на вторичных гнёздах, а в целом популяция оказывается более явно структурированной по категориям семей.

Таблица 1. Структура поселений осы *P. nimphus* на территории Луганского природного заповедника

Место и дата сбора	Число гнёзд	Категории семей, в %			
		На первичном гнезде			На вторичном гнезде
		Успешные	Зараженные до выхода рабочих	Сиротские	
Стрельцовка, 17–20.07.2007	44	40,9	29,5	18,2	11,4
Стрельцовка, 7–12.07.2008	71	83,1	5,6	0,0	11,3
Провалье, 24–26.07.2007	46	63,0	8,7	28,3	0,0
Провалье, выборка А, 16–25.06.2008	47	89,4	10,6	0,0	0,0
Провалье, выборка Б, 14–20.07.2008	29	93,1	6,9	0,0	0,0
Станично-Луганское отделение, 27.06–2.07.2008	27	85,2	14,8	0,0	0,0

Фенотипическая структура поселений и дифференцированный выбор среды обитания самками разных морфотипов. Для анализа фенотипической структуры поселений использовались только семьи, где сохранились самки-основательницы.

По вариантам рисунка клипеуса, 2-го тергита, 5 и 6-го стернитов все выборки мономорфны, поэтому эти признаки в дальнейшем анализе фенотипической структуры не рассматривали. Варианты рисунка мезоскутума, 1-го тергита и 2–4-го стернитов приведены в табл. 2. Поскольку во всех выборках 2-го и 3-го стернитов преобладал вариант S1 (80–100 %), то эти выборки можно считать мономорфными и исключить из анализа.

Если в 2007 г. по частотам рисунка мезоскутума, 1-го тергита и 4-го стернита выборки самок из Стрельцовки и Провалья не различались, то в 2008 г. по этим признакам найдены статистически значимые различия ($\chi^2 = 14,38$, $df = 3$, $p < 0,01$ и $\chi^2 = 6,40$, $df = 1$, $p < 0,05$ соответственно). В Провалье чаще, чем в Стрельцовке, встречались более светлые варианты рассматриваемых признаков рисунка.

При анализе годовых изменений отмечается в первую очередь тот факт, что в фенотипическом отношении поселение ос Провалья в целом более стабильно. По рисунку мезоскутума изменения

незначительны, преобладают варианты Ms2.3 и 2.5 примерно в равной доле. Вместе с тем отметим, что в 2008 г. все же произошла смена доминирующего варианта мезоскутума. Если в 2007 г. вариант Ms2.5 составлял 54,5 %, то в 2008 г. его доля снизилась до 43,4 %, а доминирующим стал вариант Ms2.3 (52,6 %). Однако отмеченные нами изменения долей доминирующих фенотипов при имеющихся выборках недостоверны по критерию χ^2 .

Таблица 2. Варианты рисунка (в %) самок-основательниц *P. niphus* в разных отделениях Луганского природного заповедника

Признак	Вариант	Провальское отделение						Стрельцовское отделение						Станично-Луганское
		2007			2008			2007			2008			2008
		1	2	4	1	2	4	1	3	4	1	3	4	4
Мезоскутум (Ms)	2.2	4	0	3	2	0	1	0	0	0	0	3	2	4
	2.3	43	40	42	54	37	53	25	17	19	42	30	35	22
	2.4	0	0	0	3	0	3	8	8	8	0	0	0	4
	2.5	54	60	55	41	63	43	67	75	72	58	67	63	70
1-й тергит (1T)	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	3	25	60	30	37	37	37	17	21	19	10	13	11	7
	4	32	20	30	26	0	24	17	12	14	48	27	37	74
	5	43	20	40	35	63	38	66	67	67	42	60	52	19
2-й стернит (2S)	1	96	100	97	90	87	89	83	87	86	90	92	91	100
	2	4	0	3	10	13	11	17	13	14	10	8	9	0
3-й стернит (3S)	1	96	100	94	88	100	89	92	87	89	81	87	84	100
	2	4	0	6	12	0	11	8	13	11	19	13	16	0
4-й стернит (4S)	1	79	40	73	69	87	71	75	54	61	35	62	51	81
	2	21	60	27	31	13	29	25	46	39	65	38	49	19
Число самок		28	5	33	68	8	76	12	24	36	31	40	71	27

Примечания. Гнездование самок: 1 — на карагане, 2 — на миндале, 3 — на пырее, 4 — общая выборка на участке.

По рисунку 1-го тергита рассматриваемое поселение очень стабильно.

В Стрельцовке наблюдались статистически значимые изменения частот рисунка мезоскутума. Снизилась доля доминирующего варианта Ms2.5, увеличилась доля варианта Ms2.3 ($\chi^2 = 8,69$, $df = 3$, $p < 0,05$).

По рисунку 1-го тергита брюшка у ос Стрельцовки наблюдались довольно сильные изменения. Доля варианта 2T4 выросла почти вдвое ($\chi^2 = 6,29$, $df = 2$, $p < 0,05$).

У ос, селящихся на карагане, в 2007 г., по сравнению с 2008 г., доля варианта рисунка 4-го стернита брюшка 4S1 была выше, а соответствующий показатель 4S2 был снижен ($\chi^2 = 5,43$, $df = 1$, $p < 0,05$).

У ос Станично-Луганского отделения, по сравнению с таковыми из Стрельцовки и Провалья, по рисунку 1-го тергита брюшка существенно выше была доля варианта 1T4 и был снижен соответствующий показатель 1T5 ($\chi^2 = 11,28$, $df = 2$, $p < 0,01$ и $\chi^2 = 22,32$; $df = 3$; $p < 0,001$ соответственно). Кроме того, по рисунку 4-го стернита брюшка осы Станично-Луганского отделения реже, чем таковые из Стрельцовки, имели более темный вариант 4S2 ($\chi^2 = 7,67$, $df = 1$, $p < 0,01$).

При анализе фенотипических дистанций, проведенном методами многомерного шкалирования, отмечается, что по таким признакам, как рисунок мезоскутума, 1-го тергита и 4-го стернита отчетливо видны различия между выборками (рис. 2).

Как видно из рис. 2, все выборки из разных отделений ЛПЗ отчетливо различаются между собой, занимая на графике обособленные участки. На рисунке хорошо видно, что годовая изменчивость выражена достаточно отчетливо. Однако направление фенотипического сдвига за 2007–2008 гг. на разных участках ЛПЗ оказалось различным.

Следует отметить также, что поселения ос на разных растениях также оказались различны по фенотипическому облику (рис. 3). Так, в Стрельцовке на карагане и на пырее поселения ос устойчиво различались в течение двух лет.

Отметим, что хотя эти различия достаточно велики, по величине сопоставимы с различиями между отдельными пунктами, в разных поселениях они имеют несколько разные направления (рис. 3). Кроме того, фенотипический сдвиг выборки ос с караганы из Провалья направлен прямо противоположно по сравнению со Стрельцовкой.

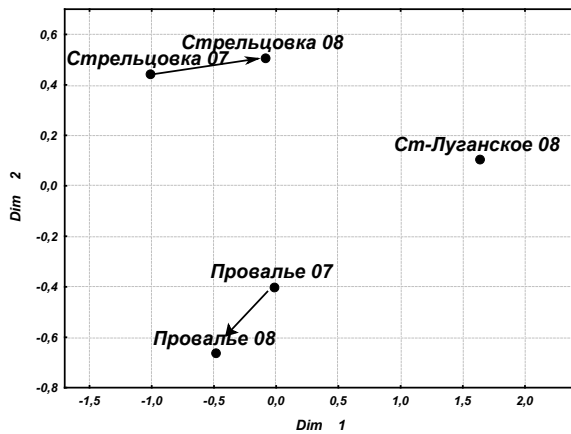


Рис. 2. Фенотипические различия по трём признакам изученных выборок ос из отделений Луганского природного заповедника.

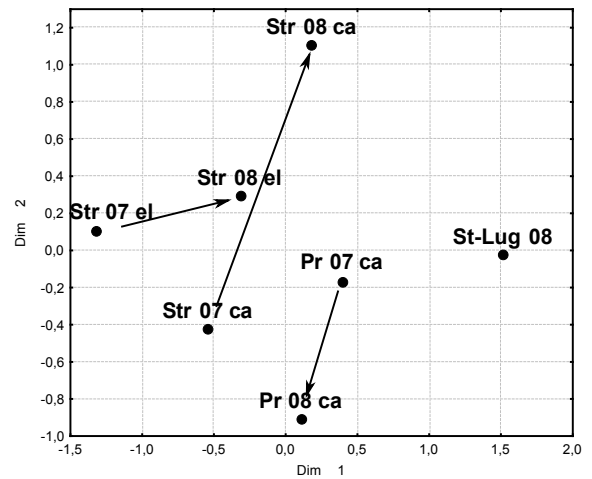


Рис. 3. Фенотипические различия между выборками ос по трем признакам рисунка в 2007-2008 гг. С разных растений (*ca* — карагана, *el* — пырей); в разных географических пунктах (*Str* — Стрельцовка; *Pr* — Провалье; *St-Lug* — Станично-Луганское отделение).

Попробуем выявить вклад различных признаков в наблюдаемую картину изменчивости (рис. 4–6). Рисунок 4-го стернита не дает содержательно интерпретируемой картины (рис. 6). Точки разбросаны достаточно сильно, но располагаются фактически на одной кривой. Это может быть связано с тем, что по рисунку 4-го стернита отмечено всего два варианта (причём чаще всего преобладает вариант 3). По рисунку 1-го тергита (рис. 5) максимально проявляются различия между географическими пунктами: выборки разных отделений ЛПЗ отчетливо обособляются. При этом следует отметить, что фенотипический сдвиг ос из Стрельцовки с караганы и пырея происходил практически в одном направлении.

По частотам вариантов мезоскутума (рис. 6), выборки из Стрельцовки и Провалья показали отчётливый фенотипический годовой сдвиг. При этом интересно, что величина этого сдвига в ряде случаев существенно превосходит величину различий между выборками из разных мест.

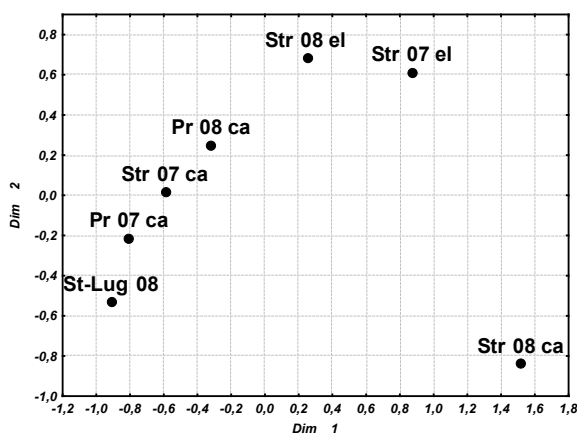


Рис. 4. Фенотипические различия между выборками ос в 2007–2008 гг. по признакам рисунка 4-го стернита (обозначения: см. рис. 3).

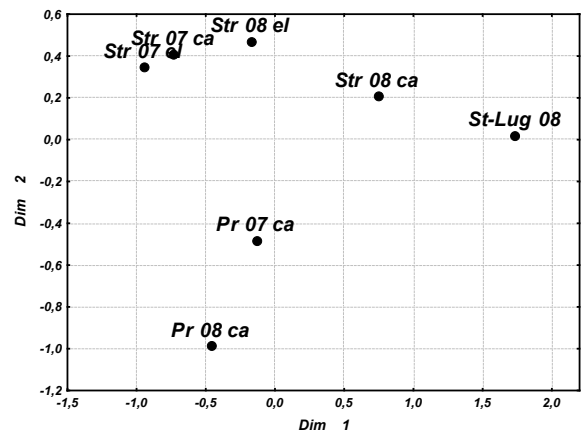


Рис. 5. Фенотипические различия между выборками ос по признакам рисунка 1-го (обозначения: см. рис. 3).

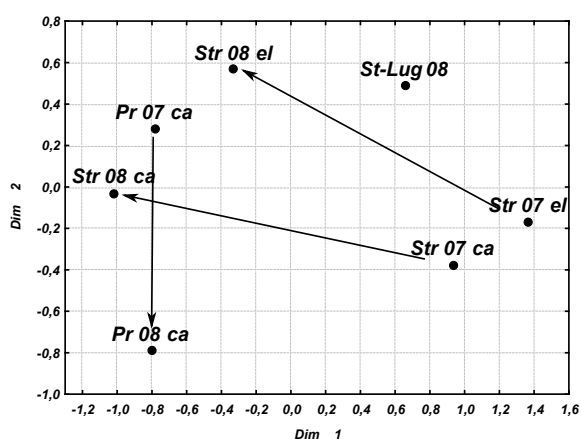


Рис. 6. Фенотипические различия между выборками ос по признакам рисунка мезоскутума (обозначения: см. рис. 3).

Статистически значимых корреляций между окраской самок-основательниц и расстоянием до ближайшего соседнего гнезда не найдено.

Фенотип самок-основательниц и демографическая характеристика семей. В каждом поселении семьи существенно различались по размерам гнёзд, специфике имагинального населения и гнездового расплода, а также по степени зараженности паразитоидами. Эти различия во многом обусловлены особенностями развития каждой семьи, а именно: продолжительностью пребывания самки-основательницы, сохранностью первичного гнезда и первых рабочих, интенсивностью и сроками воздействия хищников и паразитоидов.

Проанализируем связь демографических характеристик семьи с особенностями фенотипа самки, включив в анализ успешные семьи, а также объединённую выборку, включающую успешные семьи и семьи, зараженные до выхода рабочих.

На некоторых участках обнаружены статистически значимые корреляции между вариантами рисунка самок-основательниц и показателями разных категорий расплода в семье. Поскольку сбор данных происходил на разных этапах сезонного развития и в разные сроки, то и обнаруженные корреляции касаются разных параметров развития семей. В целом можно заключить, что чем светлее самки-основательницы по рисунку мезоскутума, 4-го стернита и 1-го тергита, тем менее продуктивными оказались их семьи на момент исследования. Гнёзда самок светлых вариантов рисунка были меньше по размерам и в них меньше рабочих, но расплод был в большей степени заражен паразитоидом (табл. 3: мезоскутум — выборка 1, 5). Кроме того, в их семьях отмечалось меньшее число и доля личинок четвёртого и пятого возрастов (мезоскутум — выборка 5; 4-й стернит — выборки 4, 5, 9; 1-й тергит — выборка 2) и меньше куколок, но больше личинок младших возрастов. Таким образом, характер причинно-следственных связей между фенотипом самки-основательницы гнёзд, скоростью развития расплода, продуктивностью семьи и зараженностью паразитоидами может оказаться достаточно сложным.

Обсуждение. Наличие эколого-географических закономерностей изменчивости и полиморфизма отмечалось многими исследователями (Добржанский, 1924; Береговой, 1971, 1972, 1978; Новоженев, 1977, 1978; Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985). Географическую изменчивость в целом объясняют различным направлением отбора в разных местностях. Известно, что в условиях конкретного местообитания набор и частота морф и их динамика в популяции не случайны, а являются следствием исторически длительного приспособления популяции к условиям существования. Вместе с тем, Сергиевский (1985) отмечает наличие циклических изменений соотношения фенотипов в одних популяциях и высокую стабильность фенооблика в других. Разные признаки маркируют группировки разного уровня, от подвидов до отдельных демов и семей (Майр, 1968, 1974; Баранов, 1984, 1988; Яблоков, Ларина, 1985).

Кроме того, различались выборки ос, гнездящихся на разных растениях. Особо следует отметить, что в 2007–2008 гг. характер этих различий устойчиво сохранялся, хотя величина их несколько менялась. Таким образом, разница между экологическими группами, по крайней мере, по рисунку мезоскутума оставалась постоянной, несмотря на годовые фенотипические сдвиги.

В отдельных поселениях обнаружена корреляция между признаками окраски мезоскутума самки-основательницы и высотой прикрепления гнезда (Стрельцовка 2007 г., пырейники — $r_s = -0,41$, $n = 24$; $p < 0,05$). Так, самки более тёмного варианта рисунка мезоскутума Ms2.5 прикрепляли свои гнёзда к пырею в среднем выше, чем самки Ms2.3 ($40,2 \pm 9,54$ против $32,3 \pm 4,57$, тест Манна-Уитни: $p < 0,05$).

Разные признаки окраски тела животного в разных частях ареала коррелируют с разными физиологическими и поведенческими свойствами их обладателей (Сергиевский, 1985, 1987). В этом отношении также интересен изучаемый нами вид осы-полиста.

Таблица 3. Коэффициенты ранговой корреляции демографических характеристик семей и фенотипических характеристик самок-основательниц

Демографические показатели семьи	Стрельцовское отделение				Провальское отделение				
	2007		2008		2007		2008		
	карагана		пырей		пырей		А Б		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Мезоскутум									
Число яиц	- 0,62	- 0,24	0,06	- 0,04	- 0,36*	- 0,08	0,01	- 0,04	- 0,34
Число рабочих	- 0,21	- 0,27	0,00	- 0,12	- 0,40*	- 0,19	- 0,06	- 0,03	- 0,06
Число яиц с <i>L. argiolus</i>	- 0,85*	- 0,49	- 0,07	- 0,15	- 0,33	0,37	0,27	0,18	0,32
Доля яиц с <i>L. argiolus</i>	- 0,84*	- 0,37	- 0,23	- 0,21	- 0,33	0,39	0,24	0,16	0,31
Доля личинок 2 возраста	0,41	0,12	- 0,06	- 0,16	0,41*	- 0,03	0,02	—	—
Доля личинок 1 и 2 возраста	0,00	- 0,12	0,10	0,10	0,42*	0,32	0,26	0,07	0,44*
Число личинок 3 возраста	0,61	0,64*	- 0,20	- 0,07	- 0,08	- 0,16	- 0,06	0,34	- 0,36
Доля личинок 3 возраста	0,83*	0,80**	- 0,19	- 0,01	0,09	- 0,12	- 0,03	0,31	- 0,23
Число личинок 5 возраста	- 0,44	- 0,28	0,23	- 0,05	- 0,41*	- 0,21	- 0,16	0,13	- 0,06
Доля личинок 5 возраста	- 0,21	- 0,16	0,39	- 0,06	- 0,41*	0,01	0,07	0,26	0,12
1-й тергит									
Доля личинок 1 и 2 возраста	- 0,50	- 0,23	- 0,06	- 0,16	0,17	0,04	- 0,00	- 0,10	0,40*
Число личинок 4 возраста	0,11	0,17	- 0,52	- 0,55*	- 0,12	- 0,33	- 0,26	- 0,11	0,21
Доля личинок 4 возраста	- 0,14	0,11	- 0,55	- 0,55*	- 0,21	- 0,34	- 0,26	- 0,23	0,11
Доля личинок 5 возраста	0,02	0,00	0,13	- 0,39	- 0,40*	- 0,12	- 0,11	0,28	0,07
Число личинок 4 и 5 возраста	- 0,54	0,28	0,07	- 0,48*	- 0,07	- 0,22	- 0,17	0,22	0,15
Доля личинок 4 и 5 возраста	0,51	0,08	0,06	- 0,46*	- 0,14	- 0,20	- 0,16	0,19	0,38*
4-й стернит									
Доля личинок 1 возраста	- 0,41	- 0,42	0,22	0,02	- 0,24	0,44*	0,28	—	—
Число личинок 1 и 2 возраста	- 0,42	- 0,42	0,29	0,06	- 0,01	0,18	0,26	0,13	0,41*
Доля личинок 1 и 2 возраста	- 0,41	- 0,42	0,07	0,04	0,02	0,47*	0,34	- 0,10	0,33
Число личинок 5 возраста	- 0,66	- 0,66*	0,17	- 0,12	- 0,06	- 0,28	- 0,24	0,35	0,05
Доля личинок 5 возраста	- 0,83*	- 0,75**	- 0,05	- 0,25	- 0,09	- 0,26	- 0,28	0,30	- 0,12

Примечания. 1, 3, 5, 6, 9 — успешные семьи; 2, 4, 7, 8 — группа успешных семей и семей, зараженных до выхода рабочих.
* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$.

Следует отметить, что у многих полиморфных видов выделяются одна–две типичные формы, часто распространённые по значительной части ареала, и целый ряд редких форм, зачастую различных в разных частях ареала (Новоженков, 1977, 1978, 1979, 1980). Большинство популяций вида различаются именно «по шлейфу» редких морф (Животовский, 1991: с. 123). Это создаёт определённые трудности для анализа фенотипических различий. Так, широко распространённый в различных исследованиях, универсальный критерий сравнения χ^2 оказывается недостаточно чувствительным именно к редким вариантам (Животовский, 1991). Кроме того, критерий χ^2 не показывает степень различия между выборками, что часто оказывается более интересным, чем простая констатация факта различий. Для оценки фенотипического сходства–различия популяций более информативными оказываются специальные меры расстояний (*дистанций*), такие как расстояния Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991). Эти меры специально сконструированы так, что придают больший вес именно редким признакам.

В нашей работе выявленные при помощи расстояния Кавалли-Сфорца различия в ряде случаев подтверждаются критерием χ^2 . Это случаи, когда действительно наблюдаются существенные различия, например, как выборки из Стрельцовки в разные годы различались по рисунку мезоскутума, или случаи, когда в разных отделениях ЛПЗ в 2008 г. имелись большие выборки ос. Вместе с тем, с помощью расстояния Кавалли-Сфорца удалось выявить ряд различий, имеющих вполне осмысленную биологическую интерпретацию, и, более того, различия, устойчиво сохраняющиеся в течение двух лет наблюдений. Таким образом, в изучении и, особенно, в мониторинге фенотипического состава популяций, где изменения от года к году, скорее всего, будут сравнительно небольшими, но в течение ряда лет могут привести к существенной смене фенооблика, использование расстояния Кавалли-Сфорца выглядит предпочтительнее.

Полученные нами результаты хорошо соответствуют этим представлениям.

По всему комплексу изменчивых признаков отчётливо различаются выборки из разных отделений ЛПЗ. Поскольку величина годовых сдвигов оказалась существенно меньше, чем величина различий между отдельными участками ЛПЗ, то в рамках хроно-географического подхода (Васильев, Васильева, Большаков, 2000) такую картину (рис. 2) можно истолковать как хорошую обособленность изученных группировок друг от друга. Дополнительным подтверждением этому служит разнонаправленность, а, следовательно, независимость годовой динамики фенооблика. Поскольку явных физических преград, способствующих изоляции данных поселений ос, хорошо и активно летающих насекомых, не наблюдается, мы можем утверждать, что имеем дело с так называемой изоляцией расстоянием (Wright, 1943). Расстояние между изученными пунктами столь велико, что само по себе препятствует эффективной миграции и перемешиванию ос, выравниванию фенооблика.

Принято считать, что разнообразие фенооблика возникает и поддерживается вследствие разнонаправленного действия естественного отбора в условиях уникального сочетания природных факторов в каждом местообитании. По отношению к осам в настоящее время практически нет данных о том, какие факторы отбора могут действовать в пользу определённых вариантов меланинового рисунка. В частности, не изучена выживаемость самок-основательниц разных фенотипов в период зимовки, а также в период от выхода из зимнего оцепенения до закладки гнезда. Не выяснена роль хищников в элиминации самок различных морфотипов.

С другой стороны, помимо естественного отбора связь фенооблика ос с определенным местообитанием может быть обусловлена и другими причинами. В связи с этим следует особо отметить выявленную нами связь фенооблика ос и растений, на которых самки основывают гнёзда. Имеются данные о том, что выход из зимнего оцепенения у самок *P. dominulus* (Christ) проходит не одновременно (Röseler, 1991). Можно предположить, что подобные свойства присущи и исследуемому виду. В этом случае, самки определённых морфотипов, выходящие раньше, будут выбирать для гнездования более прогретые места, например, караганники и пырейники, расположенные на склонах, и при этом располагать гнёзда на субстратном побеге выше. Основательницы, вылетающие позже, когда воздух и почва более прогреты, смогут размещать гнёзда ниже, а также заселять пырейники, расположенные в сырых местах. Именно разные сроки выхода самок и различия в температурном режиме разных растительных сообществ сами по себе могут быть причиной различий в фенооблике на участках с разной растительностью. Эти различия могут закрепляться и усиливаться за счёт филпатрии, существование которой у ос-полистов давно доказано (West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991).

В свою очередь, они могут влиять и на другие особенности функционирования популяции ос. Так, многие параметры — фенологические, демографические, и даже такие, как степень зараженности гнёзд паразитоидами — обнаруживают выраженную связь с характером рисунка самок-основательниц.

Второй момент, заслуживающий рассмотрения, это характер формирования фенотипа. Окраска ос формируется в онтогенезе в процессе меланизации кутикулы. Этот процесс происходит на стадии куколки и длится более недели. При этом разные участки тела меланизируются не одновременно. Поэтому рассматриваемые различия фенооблика, по крайней мере, отчасти могут иметь эпигенетическую природу. На такого рода изменчивость могут оказывать влияние особенности питания, а также микроклиматические условия.

Вместе с тем разные варианты рисунка на отдельных частях тела ос оказываются связанны с разными факторами среды. Так, географические различия наиболее чётко выявляются по признаку рисунка 1-го тергита. По рисунку мезоскутума наиболее выраженными оказываются годовые различия, то есть это более лабильный признак. Вместе с тем, по этому же признаку наблюдаются наиболее отчётливые и из года в год устойчивые различия у ос с разных растений. В данном случае этот признак, наоборот, оказывается более консервативным по сравнению с рисунком тергита. Таким образом, тонкие различия в физиологическом состоянии ос, в работе эндокринной системы и биохимических механизмов, проявляющиеся, в общем-то, в сравнительно небольших различиях в распределении меланина в кутикуле разных частей тела, могут играть существенную роль в жизни осиней популяции.

В целом, подводя итог, можно отметить следующее. Осы из разных отделений ЛПЗ фенотипически отчётливо обособлены, в основном за счёт рисунка 1-го тергита, поскольку картина фенотипической дифференциации выборок ос по этому признаку наилучшим образом совпадает с картиной дифференциации по всем трём признакам. Различия между осами, гнездящимися в разных растительных сообществах, преимущественно выражены в рисунке мезоскутума. Осы с тёмными вариантами мезоскутума гнездятся выше, чем светлые. Отметим, что такая корреляция рисунка мезоскутума и высоты прикрепления гнезда была обнаружена только холодной весной 2007 г. и только на пырее, что может указывать на существенные микроклиматические различия в разных растительных сообществах.

В то же время, в группе высоко прикрепленных гнёзд Стрельцовой степи около 80 % семей были заражены до выхода рабочих (Русина, неопубл.). Поскольку известно, что паразитоиды предпочитают заражать более крупные гнёзда, можно предположить, что в момент заражения расплода первой генерацией картина была прямо противоположной, и именно эти гнёзда были более развитыми и имели наибольшие показатели числа личинок 4-го и 5-го возрастов. Последнее обстоятельство также может косвенно указывать на то, что самки тёмных вариантов рисунка мезоскутума приступают к гнездованию несколько раньше, чем самки более светлых вариантов.

Однако характер причинно-следственных связей между погодными условиями начала гнездования и высотой расположения гнёзд, скоростью развития расплода, продуктивностью семьи и зараженностью паразитоидами и морфотипом самки-основательницы может оказаться достаточно сложным, а, следовательно, чувствительным к начальным флуктуациям в развитии. Эти процессы необходимо учитывать при анализе полиморфизма.

Кроме того, важным видится включение в последующий анализ развиваемых В. И. Грабовским представлений о самоорганизации биосоциальных систем (Пригожин, Стенгерс, 1986; Грабовский, 1989), поскольку и в нашем случае скопления гнёзд этого вида в различных растительных сообществах, которые являются основными элементами пространственно-временной структуры популяций, могут быть структурами, самоорганизующимися по принципу усиления флуктуации.

Наконец, следует отметить, что большинство изученных признаков у ос ЛПЗ оказываются вообще мономорфными, в то время как в других популяциях этого вида, изученных ранее, они достаточно изменчивы (Изменчивость ..., 2007, 2008). Это может свидетельствовать как о высокой консервативности данных признаков, так и о значительном давлении стабилизирующего отбора в данной популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов А. С.** Фенетический анализ структуры вида (на примере изучения окраски прыткой ящерицы — *Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — К., 1984. — 17 с.
- Баранов А. С.** Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга // Фенетика природных популяций. — М., 1988. — С. 111–117.
- Береговой В. Е.** Исследования полиморфизма, как путь познания хорологической структуры вида // Ж. общ. биологии. — 1971. — Т. 32, № 2. — С. 143–151.
- Береговой В. Е.** Анализ полиморфизма и количественная оценка разнообразия в популяциях (на примере пенницы обыкновенной, *Philaenus spumarius* (L.)) // Ж. общ. биологии. — 1972. — Т. 36, № 6. — С. 740–750.
- Береговой В. Е.** Геноегеография и феноегеография популяций животных // Физиологическая и популяционная экология животных. — Саратов, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 34–41.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н.** Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. — 132 с.
- Вейр Б.** Анализ генетических данных. — М.: Мир, 1995. — 400 с.
- Грабовский В. А.** Самоорганизация биосоциальных систем // Поведение животных и человека. Сходства и различия. — Пушкино, 1989. — С. 187–204.
- Добржанский Ф. Г.** О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Рус. энтомол. обозрение. — 1924. — Т. XVIII. — С. 201–211.
- Животовский Л. А.** Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
- Изменчивость окраски ос *Polistes nimphus* (Christ) и *P. biglumis* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) в Зауралье** / И. А. Пеканова, Л. Ю. Русина, П. В. Рудоискатель, А. В. Гилев // Исследования по перепончатокрылым насекомым: Сб. науч. работ. — М., 2007. — С. 38–49.
- Изменчивость окраски осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине и в южном Зауралье России** / Л. Ю. Русина, А. В. Гилев, Л. А. Фирман и др. // Природничий альманах. — 2008. — Вып. 10. — С. 158–173.
- Кохманик Ф. С.** Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Фенетика популяций. — М., 1982. — С. 233–243.
- Майр Э.** Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 597 с.
- Майр Э.** Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
- Новоженков Ю. И.** Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма: (на прим. восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.)) // Ж. общ. биологии. — 1977. — Т. 38, № 5. — С. 709–723.
- Новоженков Ю. И.** Феноегеография стабильного полиморфизма // Физиологическая и популяционная экология животных. — Саратов, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 41–47.
- Новоженков Ю. И.** Полиморфизм и видообразование // Ж. общ. биологии. — 1979. — Т. 40, № 1. — С. 17–33.
- Новоженков Ю. И.** Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Ж. общ. биологии. — 1980. — Т. 41, № 5. — С. 668–679.
- Пригожин И., Стенгерс И.** Порядок из хаоса. — М.: Прогресс, 1986. — 431 с.
- Русина Л. Ю.** Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. — Херсон: Изд-во Херсон. гос. ун-та, 2006. — 200 с.
- Русина Л. Ю., Богуцкий М. П.** Осы-полисты Луганского природного заповедника (in litt.).
- Сергиевский С. О.** Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) // Ж. общ. биологии. — 1985. — Т. 46, № 4. — С. 491–502.
- Сергиевский С. О.** Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — Т. 160. — С. 41–58.

Способы основания семьи самками различных морфотипов у бумажных ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, Polistes) / Л. Ю. Русина, И. Ю. Русин, Х. К. Старр и др. // Энтномол. обозрение. — 2007. — Т. LXXXVI, вып. 4. — С. 750–772.

Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. — 1985. — № 6. — С. 50–56.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. — М.: Высшая школа, 1985. — 159 с.

Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures // Amer. J. Hum. Genet. — 1967. — Vol. 19, № 2. — P. 233–257.

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

Makino S. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae) // Kontyu. — 1983. — Vol. 51, № 3. — P. 426–434.

Reeve H. K. Polistes // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (Eds.). — New York: Cornell Univ. Press, 1991. — P. 99–148.

Röseler P.-F. Reproductive competition during colony establishment // The social biology of wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (Eds.). — New York: Cornell Univ. Press, 1991. — P. 309–335.

West-Eberhard M. J. The social biology of Polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. — 1969. — Vol. 140. — P. 1–101.

Wright S. Isolation by distance // Genetics. — 1943. — Vol. 28. — P. 114–128.

Херсонский государственный университет,
Институт экологии растений и животных УрО РАН

Поступила 00.00.2007

UDC 595.798(477.61)

L. Yu. RUSINA, M. P. BOGUTSKY,
A. V. GILEV, Ye. S. ORLOVA

**PHENOTYPIC STRUCTURE OF *POLISTES NIMPHUS* (CHRIST)
(HYMENOPTERA: VESPIDAE) WASP POPULATION
IN LUGANSK NATURAL RESERVE**

*Kherson State University, Ukraine
Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg*

SUMMARY

The phenotypic structure of resocial *Polistes nimphus* wasp populations that inhabited the territories of Lugansk natural reserve (southeast of Ukraine) were studied in 2007–2008. It was shown the existence of different populations in various parts of reserve which were differed by first abdominal tergite color pattern. The annual distinctions in Strelcovskaya and Provalskaya steppes populations appeared to be the most differed in mesoscutum patterns. Foundresses nested on different plants in Strelcovskaya steppe were differed mainly on mesoscutum patterns. In the spring 2007 foundresses with darker mesoscutum nested on *Elytrigia elongata* higher than those ones with lighter coloration. The phenotypic population structure and polymorphism functional role in different parts of species areal have been discussed.

6 figs, 3 tabs, 34 refs.