

УДК 595.798:591.51(477.72)

Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова

Херсонский государственный университет

ДИНАМИКА ФЕНООБЛИКА ПОПУЛЯЦИИ *POLISTES DOMINULUS* В ЧЕРНОМОРСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Проаналізовано зміни фенотипічної структури популяції паперової оси *Polistes dominulus* (Christ) (*Hymenoptera, Vespidae*) у Чорноморському біосферному заповіднику. Показано, що на різних фазах динаміки чисельності істотно різняться рисунки кліпеуса, мезоскутума та першого тергіта черевця. Обговорюється вплив у різні роки факторів різної природи на зв'язок меланінового рисунка самок-засновниць і способу заснування сім'ї.

L. Y. Rusina, E. S. Orlova

Kherson State University

DYNAMICS OF THE POPULATION PHENOLOGICAL STRUCTURE OF *POLISTES DOMINULUS* IN THE BLACK SEA BIOSPHERE RESERVE

The change in the phenotypic population structure of *Polistes dominulus* (Christ) (*Hymenoptera, Vespidae*) paper-wasp nested in the Black Sea Reserve was analysed. It was shown that colour patterns of clypeus, mesoscutum and first tergite vary considerably in different phases of the population number. The impact of factors of different nature on the relationship between the colour patterns and mode of colony foundation is discussed.

Введение

Окраска животных выполняет различные функции: защитную, сигнальную, терморегуляционную и т. д. [6; 16]. Велико и многообразно сигнальное значение окраски и характера рисунка покровов тела – от демонстрации физиологического состояния особи и поиска брачного партнера до индивидуального опознания. Известно, что у некоторых видов млекопитающих, птиц, ящериц и амфибий [3; 17; 19], а также у общественных ос-полистов [10; 20] социальное поведение тесно связано с механизмами поддержания окрасочного полиморфизма популяции.

Фенотипическая структура популяций и функциональная роль полиморфизма в разных частях ареала ос-полистов существенно меняется [5; 9; 12], не остается она, по видимому, постоянной и на разных фазах динамики численности. У *Polistes dominulus* (Christ) (*Hymenoptera, Vespidae*) на юге Украины обнаружен устойчивый полиморфизм по меланиновому рисунку на клипеусе, груди и первом тергите брюшка [9; 10; 12]. Получены данные о существовании предпочтений у самок-основательниц разных морфотипов разных способов основания семьи [9; 12]. Самки *P. dominulus*, имеющие более темные варианты рисунка тела, основывали семьи в одиночку (гаплометроз) и были доминантами в небольших (по количеству самок-основательниц) семьях при плеометрозе. Самки со светлыми вариантами клипеуса и темными вариантами мезоскутума были существенно меньше по размерам, чем самки других морфотипов, и в отдельные

годы предпочитали гнездиться совместно. Самки-основательницы с темными вариантами рисунка клипеуса характеризуются высокой агрессивностью. Подселяясь в чужую семью после разрушения их собственного гнезда хищниками, они подчиняют самку-резидента [10]. В наших исследованиях [8] смоделирована встреча чужих самок *P. dominulus* и определение ими своего социального статуса. Проанализирована роль морфометрических (размеры тела, характер рисунка), физиологических (состояние яичников, размеры гнезда, состояние расплода) и временных (сроки гнездования) параметров в агрессивном поведении.

Цель настоящей работы – выявить взаимосвязи фенотипической структуры популяции и способов основания семьи на разных фазах динамики численности.

Материал и методы исследований

Вариации рисунка клипеуса, мезосомы (функциональной груди) и метасомы (функционального брюшка) 1742 самок-основательниц *P. dominulus*, гнездившихся в мае – начале июня 2003–2008 гг. на степных и околородных растениях Ивано-Рыбальчанского и Соленозерного участков Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ), регистрировали визуально, сверяясь с эталонным рисунком (рис. 1).

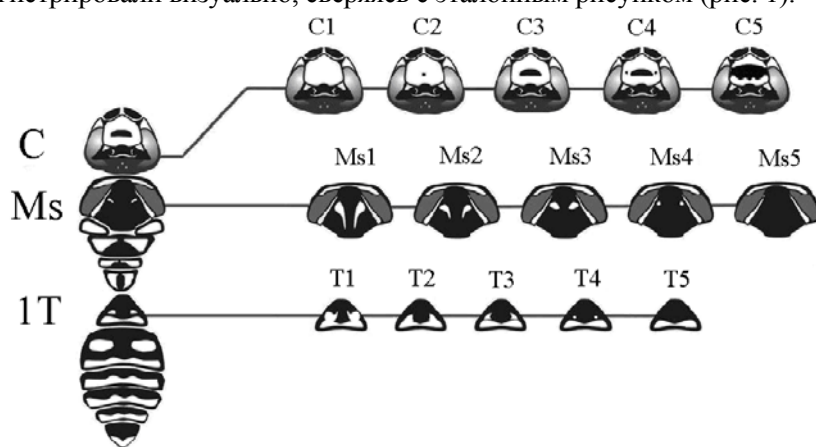


Рис. 1. Варианты рисунка самки *P. dominulus*:
C – клипеус, Ms – мезоскутум, 1T – первый тергит брюшка

Связь вариантов меланинового рисунка и способа основания семьи оценивали при помощи критерия χ^2 и расстояния Кавалки–Сфорца [1; 4; 13]. Разнообразие фенотипа оценивали с помощью показателя среднего числа фенотипов (μ) и доли редких морф (h) [4]. Для визуализации различий матрицы дистанций обрабатывали методами многомерного шкалирования. Для статистической обработки данных использовали программу Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Низкая численность загнездившихся ос на территории ЧБЗ наблюдалась весной 2003 и 2006 гг. после суровых зим. В указанные годы, а также в 2008 г. (на следующий год после засушливого лета 2007 г.), сезонная продуктивность семей была высокой. Однако пик численности популяции отмечен только после мягкой зимы 2003–2004 года. Рост численности популяции наблюдался в 2007–2008 годы.

Доля плеометроза невысока и составляет, в среднем, 8,7%. На пике численности при плеометрозе появились семьи, насчитывающие более 5 основательниц. В год спада численности (2005) групповые объединения основательниц (в основном по две самки)

встречались редко, а относительно часто – в 2003, 2004 и 2008 гг. Варианты рисунка самок-основательниц *P. dominulus* в разные годы представлены в таблице 1.

Таблица 1

Встречаемость вариантов рисунка (%) самок-основательниц *P. dominulus* (2003–2008 гг.)

Клипеус					Мезоскутум					Первый тергит брюшка			
C1	C2	C3	C4	C5	Ms1	Ms2	Ms3	Ms4	Ms5	1T1	1T2	1T3	1T4
Общая выборка, 2003–2008 гг. (N = 1742)													
14,1	18,8	48,2	9,2	9,7	0,2	16,6	70,1	13,0	0,1	0,4	7,6	86,5	5,5
Рост численности, 2007–2008 гг. (N = 535)													
13,6	21,7	42,8	7,9	14,0	0,6	7,9	69,5	21,7	0,4	0	3,4	90,7	6,0
Пик численности, 2004 г. (N = 715)													
14,0	18,5	50,5	9,2	7,8	0,3	32,3	58,7	8,7	0,0	0,3	6,9	87,7	5,2
Спад численности, 2003, 2005 и 2006 гг. (N = 492)													
14,6	16,3	50,8	10,6	7,7	0,0	2,8	87,4	9,8	0,0	1,0	13,2	80,3	5,5

Обнаружены различия по частотам окрасочных морф между выборками самок-основательниц с разным способом основания семьи. В целом, самки *P. dominulus*, основывающие гнезда в одиночку, чаще, чем плеометротичные самки, имели темный вариант мезоскутума Ms4, но реже – Ms2 ($\chi^2 = 111,58$; $df = 4$; $p < 0,001$). У гаплетротичных самок, по сравнению с плеометротичными, чаще встречались более светлые варианты рисунка клипеуса ($\chi^2 = 10,57$; $df = 4$; $p < 0,05$). По частотам рисунка брюшка самки этих выборок значимо не различались.

В фазе роста численности при гаплетрозе, как видно на рисунке 2а, доля массового варианта C3 снижена, но при этом несколько повышена, по сравнению с другими фазами, доля светлых вариантов фенотипа. От роста к спаду на фоне повышения доли массового варианта меланинового рисунка C3 происходит снижение частот как светлых, так и темных вариантов фенотипа. При плеометрозе рост и пик численности сопровождаются повышением долей темных вариантов C3–C5 (78,3 и 65,2 %), а на спаде численности повышена доля светлых вариантов C1–C2 (53,4 %) (рис. 2а).

По рисунку мезоскутума (рис. 2б) на пике численности по сравнению с ростом и спадом повышена доля светлых вариантов Ms1–2 (прежде всего, за счет Ms2), а снижена доля массового фенотипа Ms3. В этой фазе проявляются существенные различия между гаплетро- и плеометрозом. Среди плеометротичных самок статистически значимо повышена, по сравнению с гаплетрозом, доля светлого Ms2 и практически не встречается темный вариант рисунка Ms4. На спаде численности доля массового Ms3 достигает максимума (87,4 %), а на ее росте повышается доля Ms4 и появляется самый темный вариант Ms5, хотя и в незначительном количестве (табл. 1).

Как видно на рисунке 2в, у ос в фазе роста численности более интенсивно меланизировано брюшко. От фазы роста к фазе спада численности осы по рисунку первого тергита брюшка становятся светлее: отчетливо снижается доля меланизированного варианта 1T3, а повышается – более светлого 1T2. На спаде численности при плеометрозе появляется редкий вариант брюшка, самый светлый 1T1. В фазе роста численности доля массового более меланизированного варианта рисунка брюшка 1T3 достигает максимума (90,6 %), однако снижен соответствующий показатель 1T2 (3,4 %) (табл. 1). Самки самого светлого варианта 1T1 вообще не встречались.

Проанализируем изменение структуры разнообразия на разных фазах динамики численности. В целом от фазы спада к фазе пика увеличивается среднее число фенотипов (μ), в основном, за счет плеометроза (рис. 3а). Доля редких морф (h) среди га-

плометроза повышается в фазу пика численности, а среди плеометроза – в фазу спада (рис. 3б). Как показал анализ мер расстояний Кавалки–Сфорца (рис. 4), на разных фазах динамики численности различия между гапло- и плеометротичными самками затрагивают разные признаки рисунка тела. Выборки различаются отчетливо: в фазе роста численности – по рисунку клипеуса (рис. 4а), на пике численности – мезоскутума (рис. 4б), а на спаде численности – первого тергита брюшка (рис. 4в).

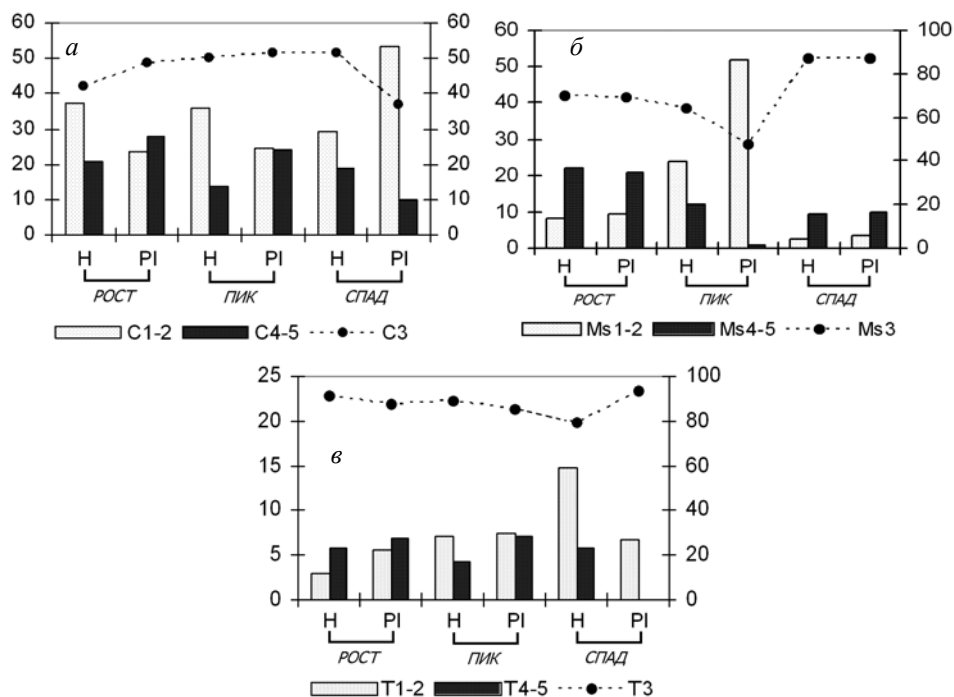


Рис. 2. Динамика фенотипической структуры популяции *P. dominulus* по клипеусу (а) мезоскутуму (б), первому тергиту брюшка (в) на разных фазах динамики численности при гапло- (H) и плеометрозе (PI)

Эта динамика фенооблика популяции схематически представлена на рисунке 5, где белый, светло-серый, серый, темно-серый и черный цвета означают степень меланизации клипеуса, мезоскутума и первого тергита брюшка (на рисунке – голова, грудь и брюшко, соответственно). Особенно ярко проявляется тенденция к усилению меланизации в фазе роста численности.

Принято считать, что разнообразие фенооблика возникает и поддерживается вследствие разнонаправленного действия естественного отбора в условиях уникального сочетания природных факторов в каждом местообитании [11]. По отношению к этому виду ос у нас имеются некоторые косвенные данные о том, какие факторы отбора могут действовать в пользу определенных вариантов рисунка. Нами отмечена повышенная выживаемость самок с более меланизированным рисунком суровыми зимами. Увеличение выращивания в семьях доли меланизированных будущих основательниц отмечено и засушливым летом 2007 г., что могло быть одной из причин повышения их доли среди перезимовавших особей. Остается малоизученной роль хищников и паразитоидов в элиминации самок различных морфотипов. Вместе с тем, широко известна адаптивная роль плеометроза [7; 14; 15; 18].

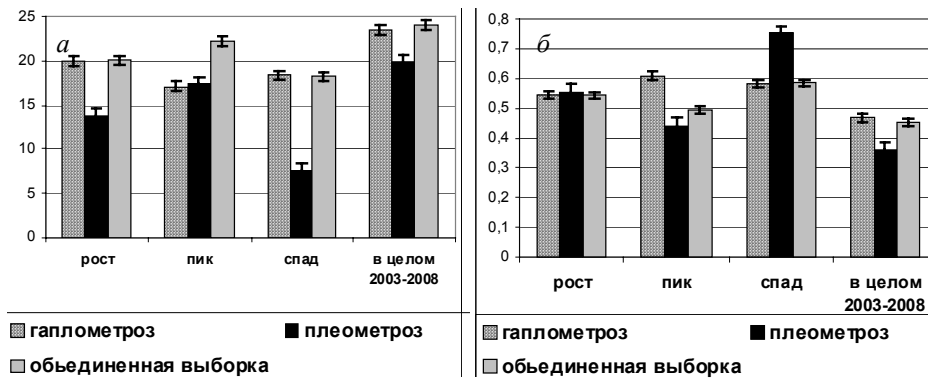


Рис. 3. Показатели среднего числа фенотипов (а) и доли редких морф (б) на разных фазах динамики численности

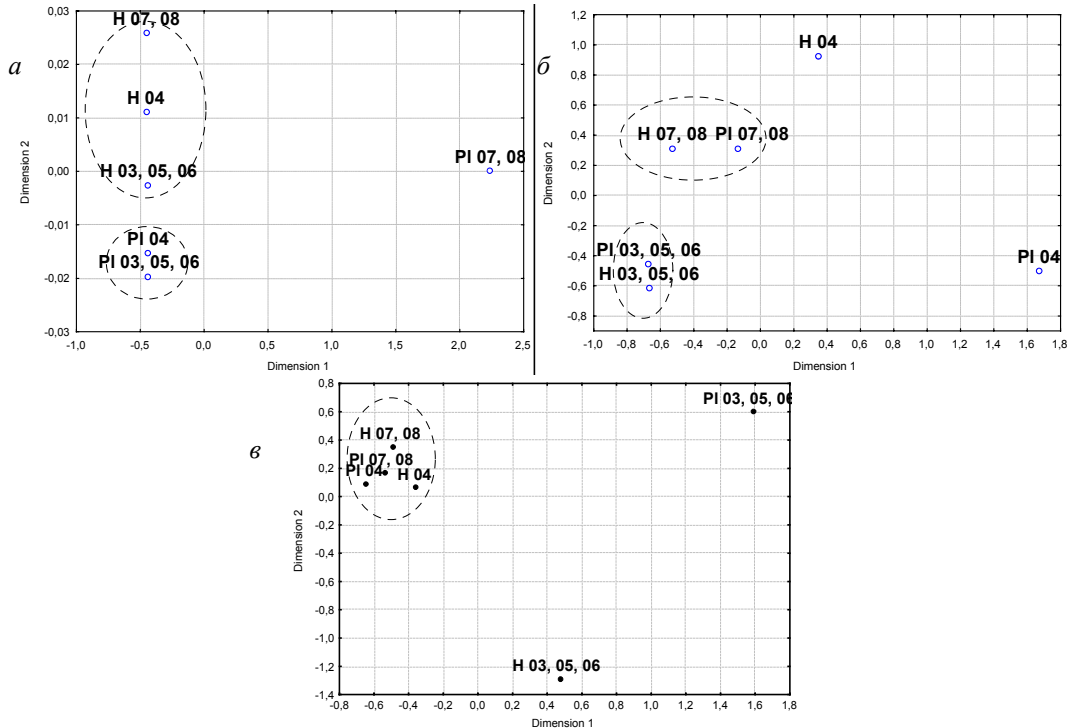


Рис. 4. Фенотипические различия между выборками ос по признакам рисунка клипеуса (а), мезоскутума (б), первого тергита брюшка (в) на разных фазах динамики численности

Помимо естественного отбора связь фенооблика ос с определенным способом основания семьи может быть обусловлена и процессом меланизации кутикулы в онтогенезе. Морфогенез рисунка проходит 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 будущих самок-основательниц в личиночной стадии. Последнее в большой степени определяется спецификой организации семей, различающихся на разных фазах динамики численности [7].

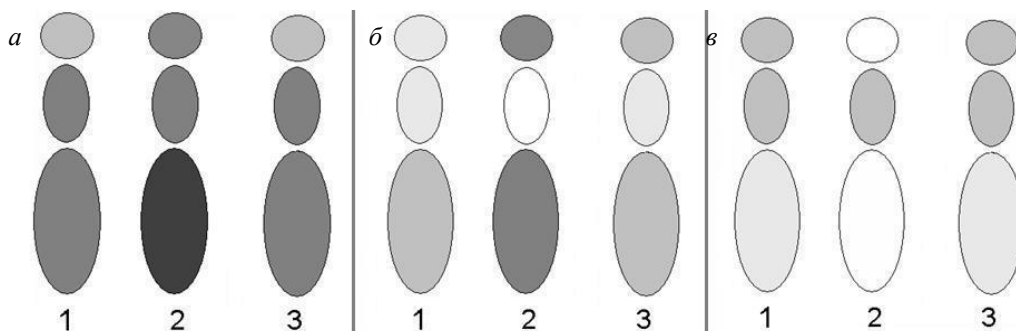


Рис. 5. Схема динамики фенооблика популяции:
a – рост численности, *б* – пик численности, *в* – спад численности;
 1 – гаплотроф, 2 – плеотроф, 3 – общая выборка

В фазе роста численности в семье при высоком уровне миролюбивых отношений между рабочими усиливается специализация рабочих и возрастает их фуражировочная активность. Однако повышенная репродуктивная активность самок сопровождается также увеличением размеров семьи и доли личинок в ней. Вследствие этого относительное количество корма, получаемое личинками, которые развиваются в будущих основательниц, снижено, что может приводить к изменениям процессов меланизации. Этим можно объяснить появление в фазу пика численности особей с выраженными депигментированными участками на брюшке и мезоскутуме.

При сниженном уровне синтеза меланина сильнее пигментированным оказывается клипеус. Степень меланизации клипеуса и брюшка имеет сигнальную функцию при социальных контактах [20], и поэтому приобретает особую роль при групповом основании семьи, а также при захвате чужой семьи самками, у которых собственные гнезда разрушены хищниками [10]. На ранних этапах гнездования агрессивное поведение маркируется рисунком мезоскутума, а на поздних – клипеуса [8]. На разных фазах динамики численности существует определенное соотношение носителей разных стратегий поведения самок по способу основания семьи: гаплотроф (А); плеотроф с частичной (Б) или полной (В) монополизацией репродукции доминантной самкой. Очевидно, на пике численности при повышении уровня воздействия хищников и паразитоидов, а также внутривидовой конкуренции у самок возрастает роль разных стратегий основания семьи.

На основе клеточных автоматов В. И. Грабовским [2] показано, что в самоорганизующихся системах при существовании значительной изменчивости популяции по признаку агрессивности и наличии «платы» за агрессивность возникают дискретные стратегии поведения. Изменение «платы» за агрессивность на разных фазах динамики численности представляет интерес для дальнейшего изучения.

Выводы

По рисунку клипеуса, мезоскутума и первого тергита брюшка отдельные выборки на фазах роста, пика и спада численности существенно различаются, что свидетельствует о сложном характере формирования системы полиморфизма. Динамика популяций *P. dominulus* формируется как результат взаимодействия внутривидовых процессов и внешних условий. Не вызывает сомнения, что именно абиотические факторы (засуха и условия зимовки) играют роль главного «водителя ритма» в популяционной динамике этого вида. В популяции сохраняется динамическое равновесие между носителями разных стратегий по способу основания семьи.

Библиографические ссылки

1. **Вейр Б.** Анализ генетических данных. – М. : Мир, 1995. – 400 с.
2. **Грабовский В. И.** Клеточные автоматы как простые модели сложных систем // Успехи соврем. биол. – 1995. – Т. 115, вып. 4. – С. 412–418.
3. **Евсиков В. И.** Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири / В. И. Евсиков, М. А. Потапов, В. Ю. Музыка // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 1. – С. 69–88.
4. **Животовский Л. А.** Популяционная биометрия. – М. : Наука, 1991. – 271 с.
5. **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.
6. **Котт Х.** Приспособительная окраска животных. – М. : Изд-во иностранной лит-ры, 1950. – 543 с.
7. **Русина Л. Ю.** Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднестровья. – Херсон : Изд-во ХГУ, 2006. – 200 с.
8. **Русина Л. Ю.** Агрессивность самок-основательниц *Polistes dominulus* (*Hymenoptera: Vespidae*), гнездящихся в Черноморском биосферном заповеднике / Л. Ю. Русина, Е. С. Орлова, М. П. Богущкий // Научные ведомости Белгородского государственного университета. – 2009. – № 3 (58). Серия Естественные науки. – Вып. 8. – С. 68–74.
9. **Связь** окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднестровье / Л. Ю. Русина, А. В. Гилев, О. В. Скороход и др. // Успехи соврем. биол. – 2007. – Т. 127, вып. 2. – С. 157–165.
10. **Сезонная** динамика фенотипической структуры популяций бумажной осы *Polistes dominulus* (Christ) (*Hymenoptera, Vespidae*) / Л. Ю. Русина, А. В. Гилев, О. В. Скороход, Л. А. Фирман // Энтомолог. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 1. – С. 39–48.
11. **Сергиевский С. О.** Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. 160. – С. 41–58.
12. **Способы** гнездования самок различных морфотипов у бумажных ос-полистов (*Hymenoptera, Vespidae, Polistes*) / Л. Ю. Русина, И. Ю. Русин, Х. К. Старр и др. // Энтомолог. обозр. – 2007. – Т. 86, вып. 4. – С. 750–772.
13. **Cavalli-Sforza L. L.** Phylogenetic analysis: models and estimation procedures / L. L. Cavalli-Sforza, A. W. F. Edwards // Amer. J. Hum. Genet. – 1967. – Vol. 19, N 2. – P. 233–257.
14. **Gamboa G. J.** Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasps foundresses // Science. – 1978. – Vol. 199. – P. 1463–1465.
15. **Gibo D. L.** The selective advantage of foundress associations in *Polistes fuscatus* (*Hymenoptera: Vespidae*): a field study of the effects of predation on productivity // Canad. Entomol. – 1978. – Vol. 110. – P. 519–540.
16. **Krebs J. R.** An introduction to behavioural ecology / J. R. Krebs, N. B. Davies. – Oxford : Blackwell Science, 1993. – 420 p.
17. **Muchter V. R.** Delayed plumage maturation in Lazuli buntings: tests of the female mimicry and status signalling hypothesis / V. R. Muchter, E. Greene, L. Ratcliffe // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1997. – Vol. 41. – P. 281–290.
18. **Reeve H. K.** The social biology of wasps // Eds. K. G. Ross, R. W. Matthews. – New York : Cornell University Press, 1991. – P. 99–148.
19. **Senar J. C.** Status signalling and the ability to recognize dominants: an experiment with siskins (*Carduelis spinus*) / J. C. Senar, M. Camerino // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1998. – Vol. 265. – P. 1515–1520.
20. **Tibbets E. A.** A socially enforced signal of quality in a paper wasp / E. A. Tibbets, J. Dale // Nature. – 2004. – Vol. 432. – P. 218–222.

Надійшла до редколегії 12.03.2009