

УДК 595.798 (477.72:477.75)+ 595.42:591.69-57

Фирман Л.А., Русина Л.Ю.

**ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ САМЦОВ
POLISTES DOMINULA (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

Херсонский государственный университет, г. Херсон, Украина
e-mail: lesyafirman@yandex.ru

Ключевые слова: *Polistes dominula*, фенотипическая пластичность, поведенческие стратегии, территориальные самцы, самцы-мигранты.

Фенотипическая пластичность организмов, рассматриваемая как адаптация к непостоянным условиям окружающей среды, привлекает внимание многочисленных исследователей [18, 19, 23, 24, 28, 31, 32].

Известные примеры фенотипической пластичности затрагивают сезонный полифенизм у бабочек [13, 29], развитие морф, имеющих оборонительный характер у ветвистоусых раков [21]; фазы крылатых и бескрылых насекомых, как реакцию на плотность популяции [14, 17]; развитие той или иной морфы самцов насекомых в зависимости от характера их выкармливания на ранних стадиях развития [15, 16, 22]; кастовый полифенизм насекомых [25] и др.

Для многих животных описано разнообразие морфологических и поведенческих признаков, связанных с репродуктивным поведением самцов [26, 30], общественных насекомых в том числе [4, 10, 20 и др.]. Репродуктивные тактики самцов могут быть обусловлены генетически [27] или воздействием внешних факторов (плотности популяции, пресса хищников и паразитов, спецификой их трофического режима на ранних этапах постэмбрионального развития) [14, 22 и др.].

Самцы ресоциальной осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) также демонстрируют разнообразие фенотипических особенностей [4, 6, 7, 10, 11, 12]. Территориальные самцы, проявляющие поисковую, охранную и маркировочную активность, по сравнению с перемещающимися по участку обитания мигрантами, оказываются мельче и светлее по характеру меланиновых рисунков [11, 12].

Представлялось интересным провести анализ связи специфики репродуктивного поведения самцов *P. dominula* с социальной и демографической структурой их материнских семей.

Для этого вида характерен годичный цикл развития. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной закладывают гнездо и выращивают первое поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение сезонной динамики развития семей и репродуктивных стратегий самцов *P. dominula* проводили на территории Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского биосферного заповедника в мае–августе 2003–2005 гг. Гнезда *P. dominula* находили на побегах и ветвях старых и вегетирующих растений степных ассоциаций: *Artemisia marschalliana* Spreng, *Tanacetum vulgare* L., в понижениях рельефа вокруг озер и в березово–дубовых колках на *Elytrigia elongate* Nevski., *Phragmites australis* Trin., а также на ветвях кустарников *Salix rosmarinifolia* L. и *Prunus spinosa* L., и ветвях молодых деревьев груши *Pyrus communis* L. и дуба *Quercus robur* L. Всех загнездившихся самок-основательниц отлавливали, метили специальными пластиковыми кольцами, надевая их на стебелек метасомы, и отпускали возле гнезда. Дважды в неделю отмечали присутствие маркированной самки-основательницы и развивающегося расплода, а также возможные причины частичных повреждений сот гнезда или его полного разрушения.

В мае–июне 2003–2005 гг. 838 семей *P. dominula*, находящихся на стадии развития до выхода рабочих, перенесли в пластиковые садки для защиты от хищников [3], и прикрепили к субстратным растениям возле исходного места закладки гнезд. Один раз в 3–4 дня садки с гнездами забирали на ночь в лабораторию, где проводили повторный осмотр семей. При этом отмечали присутствие ранее маркированных особей, метили новых ос, описывали варианты их меланиновых рисунков, используя разработанные эталоны (рис. 1 по [4, 5]), и картировали гнезда [2].

К выходу репродуктивного поколения в исследуемом поселении *P. dominula* были выделены следующие категории семей: *A* – по типу гнезда: семьи на первичном или на вторичном, повторно отстроенном гнезде после его разрушения хищниками; *B* – по продолжительности нахождения основательницы в составе семьи: успешные семьи с одной (гаплометроз) или несколькими самками-основательницами (плеометроз), сиротские семьи, рано утратившие самку-

основательницу и семьи с чужой самкой, узурпировавшей статус самки-резидента, а также В – семьи, зараженные 1-й (до- или после выхода первой когорты рабочих) или 2-й генерациями паразитоидов *Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) и *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera, Eulophidae) [4].

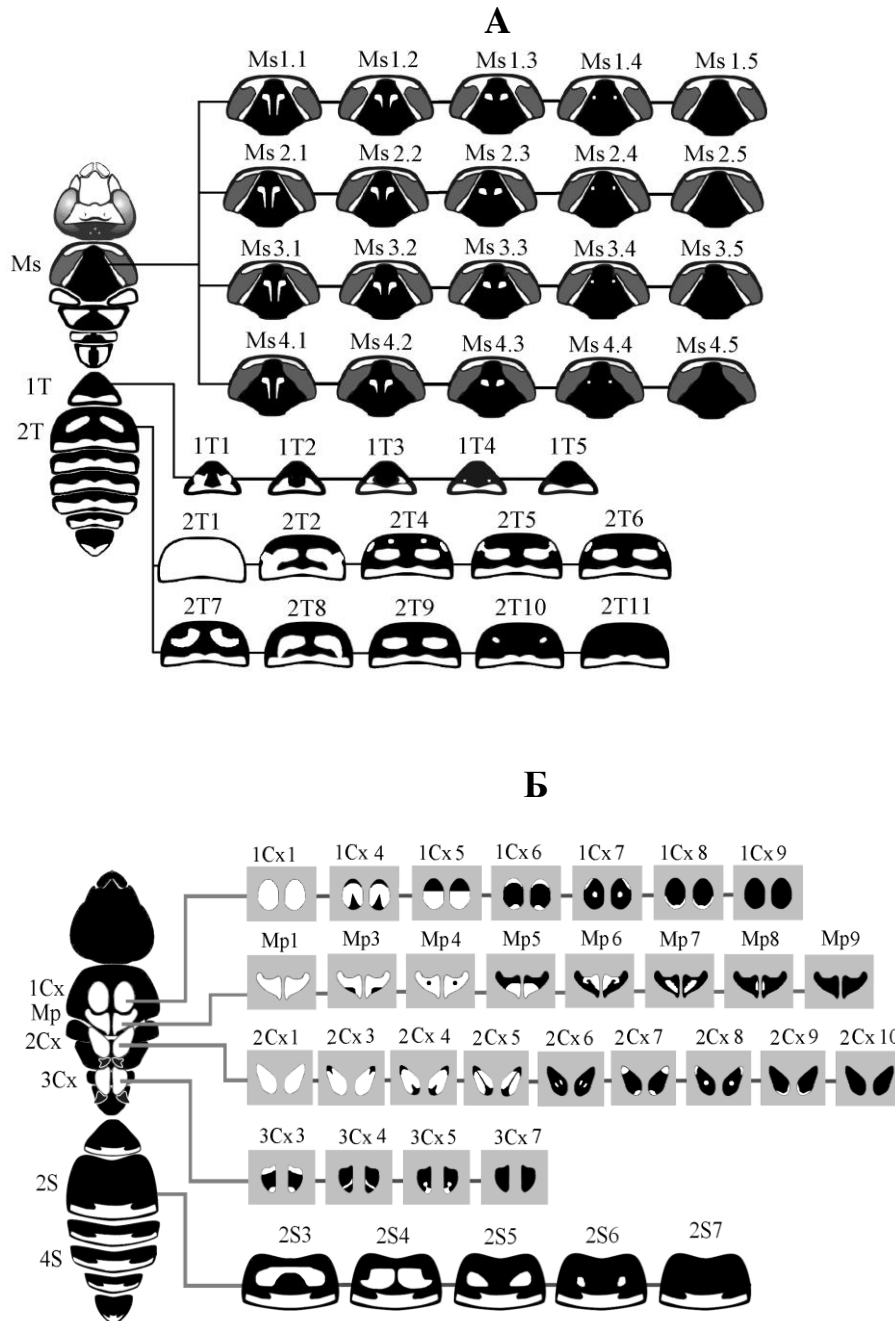


Рис. 1. Варианты рисунка самца *Polistes dominula*. А – вид сверху, Б – вид снизу. Ms – мезоскутум, 1–2Т – первый и второй тергиты метасомы, 1–3Сх – тазики первой–третьей пары ног, Мр – мезоплевры, 2S – второй стернит метасомы.

Для выявления связи между репродуктивными стратегиями самцов и особенностями их выращивания в семьях использовали метод выпуска маркированных самцов, изъятых из разных категорий семей с растений. При этом экспериментально создавалась ситуация (предварительно в течение нескольких дней отловили территориальных и мигрирующих самцов *P. dominula* на территории кордона, которые происходили из семей, гнездящихся на чердаках хозяйственных построек, и выпустили их на расстоянии 3 км от места поимки), позволяющая по поведению самцов дифференцировать их на территориальных и самцов-мигрантов.

В лабораторных условиях 17–28 июля 2003 г. и 7–13 августа 2005 г. из разных категорий семей отобрали 276 двух- – пятидневных самцов, у которых предварительно были описаны варианты меланиновых рисунков покровов тела и надеты групповые кольца (определяющие принадлежность к семье определенной категории) с индивидуальными метками. Вечером всех самцов выпускали на территории кордона участка. Анализ дальности перемещения в пространстве выпущенных самцов проводили путем ежедневного обхода кордона и прилегающей территории площадью 1 га в течение 7–10 дней, а также повторного отлова маркированных особей.

Распределение частот встречаемости вариантов меланинового рисунка самцов, выращенных в разных категориях семей, сравнивали по критерию χ^2 .

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Statistica, v. 6.0 (Statsoft Inc., 1984–2001) и Biostatistica 4.03 [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характер меланиновых рисунков самцов *P. dominula* из разных семей

В исследуемые годы, как видно из табл. 1 и 2, самцы, выращенные в разных семьях, различались по частоте встречаемости меланинового рисунка. Во все годы самцы из успешных семей достоверно чаще имели более светлые варианты рисунка, чем таковые из семей на вторичном гнезде, сиротских, узурпированных или семей, зараженных до выхода рабочих 1-й генерацией *E. schmitti*.

Таблица 1. Встречаемость вариантов рисунков (в %) у самцов *Polistes dominula* из разных семей в 2003–2005 гг.

Варианты рисунка	2003				2004						2005				
	I (67)	II (63)	III (19)	IV (11)	I (119)	II (93)	III (12)	IV (13)	V (17)	VI (21)	I (25)	II (44)	III (16)	IV (13)	V (18)
1 Ms3.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60,0	65,9	81,2	84,6	72,1
Ms3.2	19,4	15,9	15,8	18,2	6,7	9,7	8,3	0	0	0	8,0	9,1	18,8	7,7	5,6
Ms3.3	32,8	30,2	36,8	54,5	82,4	77,4	58,4	76,9	70,6	81,0	8,0	0	0	0	5,6
Ms3.4	17,9	20,6	21,1	9,1	10,9	12,9	33,3	23,1	29,4	14,2	24,0	25,0	0	7,7	16,7
Ms3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4,8	0	0	0	0	0
Ms4.3	29,9	33,3	26,3	18,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 1T1	0	1,6	0	0	17,7	53,7	16,7	23,1	11,8	9,5	4,0	9,1	0	0	11,1
1T2	19,4	23,8	15,8	18,2	14,3	14,0	16,7	7,7	17,7	4,8	8,0	2,3	12,5	7,7	0
1T3	80,6	74,6	84,2	81,8	65,5	31,2	66,6	69,2	70,5	76,2	88,0	88,6	87,5	92,3	88,9
1T4	0	0	0	0	2,5	1,1	0	0	0	9,5	0	0	0	0	0
3 2T2	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2T3	44,8	65,1	36,8	27,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2T5	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2T6	0	0	0	0	0	4,3	0	0	0	0	0	15,9	0	7,7	5,6
2T8	0	0	0	0	21,0	37,6	33,3	38,5	35,3	19,1	100	81,8	100	84,6	88,8
2T9	55,2	34,9	63,2	72,7	79,0	55,9	66,7	61,5	64,7	80,9	0	0	0	7,7	0
2T10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,3	0	0	5,6
4 1Cx1	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	4,0	0	0	0	0
1Cx4	0	0	0	0	0,8	2,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1Cx5	85,1	82,5	89,5	90,9	89,1	88,1	100	84,6	88,2	95,2	64,0	63,6	62,4	61,5	38,9
1Cx8	14,9	17,5	10,5	9,1	1,7	1,1	0	7,7	0	0	28,0	31,8	31,3	15,4	44,4
1Cx9	0	0	0	0	8,4	7,5	0	7,7	11,8	4,8	4,0	4,6	6,3	23,1	16,7
5 Mp1	0	0	0	0	9,2	11,8	25,0	7,7	0	9,4	12,0	6,8	0	0	0
Mp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,8	6,3	0	0
Mp5	0	0	0	0	1,7	8,6	0	0	0	4,8	0	2,3	0	0	0
Mp6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28,0	38,6	18,8	15,4	11,2
Mp7	22,4	46,0	21,1	18,2	7,6	19,4	16,7	15,4	23,5	4,8	28,0	29,6	12,5	23,1	44,4
Mp8	46,3	34,9	42,1	45,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mp9	31,3	19,1	36,8	36,4	81,5	60,2	58,3	76,9	76,5	81,0	32,0	15,9	62,4	61,5	44,4
6 2Cx1	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2Cx3	4,5	3,2	5,3	9,1	0	0	0	0	0	0	0	2,3	0	0	0
2Cx4	22,4	27,0	21,1	18,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2Cx7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12,0	15,9	6,3	15,4	11,1
2Cx8	26,8	30,1	26,3	27,3	0	2,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2Cx9	4,5	3,2	5,3	9,1	1,7	1,1	0	0	0	0	24,0	38,6	18,7	0	11,1
2Cx10	41,8	36,5	42,0	36,3	98,3	95,6	100	100	100	100	64,0	43,2	75,0	84,6	77,8
7 3Cx4	0	0	0	0	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3Cx5	0	0	0	0	41,2	68,8	75,0	53,8	47,1	47,6	0	2,3	0	0	5,6
3Cx7	100	100	100	100	58,8	30,1	25,0	46,2	52,9	52,4	100	97,7	100	100	94,4
8 2S5	0	0	0	0	2,5	5,4	0	0	0	0	4,0	6,8	0	0	0
2S6	0	0	0	0	0,8	2,2	0	0	0	0	0	2,3	0	7,7	0
2S7	100	100	100	100	96,7	92,4	100	100	100	100	96,0	90,9	100	92,3	100

Примечание. Здесь и далее. В скобках указано число самцов. Варианты рисунка: 1 – мезоскутум, 2 – 1-й тергит метасомы, 3 – 2-й тергит метасомы, 4 – тазики 1-й пары ног, 5 – мезоплевры, 6 – тазики 2-й пары ног, 7 – тазики 3-й пары ног, 8 – 2-й стернит метасомы.

Категории семей: I – плеометроз; II – гаплометроз; III – семья на вторичном гнезде; IV – сиротская семья; V – семья с чужой самкой; VI – семья, зараженная первой генерацией *Elasmus schmitti* до выхода рабочих.

В 2003 г. успешные гаплометротичные семьи, по сравнению с плеометротичными, вторичными и сиротскими семьями, чаще

выращивали более светлых самцов с вариантом рисунка 2-го тергита метасомы 2Т3. В 2004 г. в успешных гаплометротичных семьях чаще, чем в перезаложенных, сиротских и узурпированных, развивались самцы с более светлыми вариантами 1-го и 2-го тергита метасомы, тазиков 3-й пары ног и мезоплевр (табл. 2). В 2005 г. у гаплометротичных самцов, по сравнению с таковыми из сиротских, узурпированных и вторичных семей, повышена частота светлых вариантов рисунка мезоплевр и тазиков 2-й пары ног (табл. 2).

Экспериментальное исследование репродуктивных стратегий самцов

Из 276 самцов, выращенных в разных категориях семей и выпущенных на территории кордона, 48 особей (21 и 27 по годам соответственно) было поймано на деревянных и металлических столбах, опорах и ограждениях вокруг хозяйственных построек Ивано-Рыбальчанского участка. На нектароносных растениях на расстоянии 150 м от места выпуска отловлено 24 маркированных самца (11 и 13 по годам соответственно).

В выборке территориальных самцов, отловленных на ограждениях, 72,9 % (35 из 48) составили особи, выращенные в успешных гаплометротичных семьях и 27,1 % (13 из 48) – в плеометротичных. Эти самцы, по сравнению с таковыми, пойманными на растениях, отличались более светлыми вариантами мезоплевр (и были схожи с отловленными в природе территориальными самцами).

Самцы, пойманные на растениях, происходили из узурпированных семей, а также сиротских и зараженных 1-й генерацией *E. schmitti*, и по характеру меланинового рисунка были схожи с мигрантами.

Таблица 2. Сравнение частоты встречаемости меланиновых рисунков по критерию χ^2 у самцов *Polistes dominula* из разных категорий семей

А – 2003 г.

	I (67)	II (63)	III (19)	IV (11)
2-й тергит метасомы				
I	-	5,40*	0,38	1,19
II		-	4,80*	5,55*
III			-	0,29
Мезоплевры				
I	-	8,32*	0,21	0,15
II		-	4,46	3,31
III			-	0,05

Б – 2004 г.

	I (119)	II (93)	III (12)	IV (13)	V (17)	VI (21)
1-й тергит метасомы						
I	-	33,13***	0,35	0,92	0,90	4,73
II		-	6,93	7,23	11,67**	21,97***
III			-	0,55	0,14	2,75
VI				-	1,12	2,41
V					-	3,19
2-й тергит метасомы						
I	-	16,83**	0,96	2,03	1,72	0,04
II		-	1,04	0,90	1,31	4,86
III			-	0,07	0,01	0,85
VI				-	0,03	1,55
V					-	1,28
Мезоплекры						
I	-	14,62**	4,55	1,14	5,87	0,99
II		-	2,46	1,90	4,20	3,74
III			-	1,49	4,75	3,51
VI				-	1,55	1,69
V					-	4,97
Тазики 3-й пары ног						
I	-	18,07***	5,05*	0,77	0,21	0,30
II		-	0,28	1,44	3,45	3,40
III			-	1,21	2,26	2,34
VI				-	0,14	0,12
V					-	0,001

В – 2005 г.

	I (25)	II (44)	III (16)	IV (13)	V (18)
Мезоплекры					
I	-	5,20	6,96	3,99	4,83
II		-	13,21*	11,87*	11,16*
III			-	1,33	4,92
VI				-	1,51
Тазики 2й пары ног					
I	-	3,12	0,63	3,71	1,23
II		-	4,88	8,59*	6,64
III			-	3,10	0,57
VI				-	1,60

Таким образом, прямые поведенческие наблюдения за самцами, выращенными в разных семьях, выявили, что в успешных гаплотропических и некоторых плеотропических семьях чаще развиваются более светлые самцы, впоследствии использующие территориальную стратегию, а в узурпированных, сиротских и зараженных до выхода рабочих 1-ой генерацией паразитоидов – более темные самцы-мигранты.

Реализация одного из нескольких вариантов фенотипа при одном и том же генотипе в зависимости от условий – довольно распространенное явление в природных популяциях. Так, африканская бабочка *Bicyclus anynana* (Butler) (Lepidoptera,

Nymphalidae) во время сухого прохладного сезона мимикрирует под опавшие сухие листья, а во время жаркого сезона отпугивает хищников крыловыми глазными пятнами, развивающимися при высокой температуре [13]. У водяной блохи *Daphnia pulex* L. (Cladocera, Daphniida) в ответ на повышение численности хищника – водяного скорпиона *Notonecta* L. (Hemiptera, Notonectidae) развиваются защитный гребень и шипы [8, 9]. У жука-навозника *Onthophagus* Latreille (Coleoptera, Scarabaeidae) из хорошо выкармливаемых крупных личинок развиваются рогатые самцы, а из мелких личинок – самцы с рогами средних размеров или безрогие [22]. Другие примеры полифенизма – одиночная и стайная формы перелетной саранчи, бескрылая и крылатая формы тлей [31, 32].

В популяции изучаемого нами вида осы *P. dominula*, гнездящегося на растениях юга Украины, выявлено разнообразие самцов по характеру меланинового рисунка и используемым репродуктивным стратегиям, которое обусловлено в первую очередь условиями их выкармливания на личиночных стадиях. Более светлые и мелкие самцы, выращенные в успешных семьях с активной самкой-основательницей, используют территориальную стратегию, а более темные и крупные самцы-мигранты из неблагополучных семей – стратегию перемещения по участку обитания [4, 7; данные настоящего исследования].

Изучение связи наблюдаемого разнообразия самцов с их происхождением и особенностями развития их материнских семей может пролить свет на понимание механизмов поддержания популяционной стабильности у этой группы насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем глубокую благодарность дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения исследований, а также студентам Херсонского государственного университета Скороход О., Пищевой Т., Гурьяновой А. за помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М. Практика, 1999. – 459 с.
2. Гречка Е.О., Кипятков В.Е. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). II. Динамика роста и продуктивность колонии // Зоол. журн. – 1984. – № 63 (1). – С. 81–94.
3. Русина Л.Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. – Херсон: Изд-во ХГУ, 2006. – 200 с.

4. Русина Л.Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Русск. энтомол. об-ва. – 2009. – Т. 79. – С.Пб. – 217 с.
5. Русина Л.Ю., Фирман Л.А., Скороход О.В., Гилев А.В., Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 1. *Polistes dominulus* (Christ) // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 2004 (2005). – Т. 12, вып. 1–2. – С. 195–207.
6. Фирман Л.А., Русина Л.Ю. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Энтномол. обзор. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 292–306.
7. Фирман Л., Норченко Я., Привалова Е., Русина Л. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике // Фальцфейнівські читання. Збірник наукових праць. – Херсон. – 2007. – С. 345–347.
8. Хлебович В.В., Дегтярев А.В. Механизмы образования оборонительных морф у *Scenedesmus acutus* (Chlorophyceae, Scenedesmaceae) // Доклады Российской академии наук. – 2005а. – № 403. – С. 715–717.
9. Хлебович В.В., Дегтярев А.В. Механизм образования оборонительных морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniida) // Доклады Российской академии наук. – 2005б. – № 404. – С. 139–141
10. Beani L. Lek-like courtship in paper-wasps: ‘a prolonged, delicate, and troublesome affair’ // Natural history and evolution of paper-wasps. / Eds. S. Turillazzi, M.J. West–Eberhard. – Oxford: Oxford Unibersity Press, 1996. – P. 113–125.
11. Beani L., Cervo R., Lorenzi C.M., Turillazzi S. Landmark-based mating systems in four *Polistes* species (Hymenoptera: Vespidae) // J. Kans. Entomol. Soc. – 1992. – V. 65. – P. 211–217.
12. Beani L., Turillazzi S. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1988. – V. 22. – P. 257–264.
13. Brakefield P.M., Frankino W.A. Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution / Whitman D.W., Ananthakrishnan T.N. (eds). Phenotypic plasticity in insects. Mechanisms and consequences. – Plymouth, UK: Science Publishers. – 2007. – P. 121–151.
14. Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation susceptibility? // Oikos. – 2001. – V. 95. – P. 225–230.
15. Danforth B.N. The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1991. – V. 29. – P. 235–247.
16. Eberhard W.G., Gutierrez E.E. Male dimorphisms in beetles and earwigs and the question of developmental constraints // Evolution. – 1991. – V. 45. – P. 18–28.
17. Fortelius W., Pamilo P., Sundström L. Male size dimorphism and alternative tactics in *Formica exsecta* ants (Hymenoptera, Formicidae) // Ann. Zool. Fenn. – 1987. – V. 24. – P. 45–54.
18. Fusco G. How many processes are responsible for phenotypic evolution? // Evol. Dev. – 2001. – V. 3. – P. 279–286.

19. Garland Jr. T., Kelly S.A. Phenotypic plasticity and experimental evolution // J. Exp. Biol. – 2006. – V. 209. – P. 2344–2361.
20. Heinze J., Hölldobler B., Yamauchi K. Male competition in *Cardiocondyla* ants // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1998. – V. 42. – P. 239–246.
21. Laforsch C., Tollrian R. Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata* // Ecology. – 2004. – V. 85. – P. 2302–2311.
22. Moczek A.P. Phenotypic plasticity and diversity in insects // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2010. – V. 365. – P. 593–603.
23. Nijhout H.F. Hormonal control in larval development and evolution / Wake M., Hall B. (eds). The origin and evolution of larval forms. – New York, NY: Academic Press. – 1999. – P. 217–254.
24. Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation // J. Exp. Biol. – 2006. – V. 209. – P. 2362–2367.
25. Rajakumar R., San Mauro D., Dijkstra M.B., Huang M.H., Wheeler D.E., Hiou-Tim F., Khila A., Cournoyea M., Abouheif E. Ancestral Developmental Potential Facilitates Parallel Evolution in Ants // Science. – 2012. – V. 335. – P. 79–82.
26. Shuster S.M., Wade M.J. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod // Nature. – 1991. – V. 350. – P. 608–610.
27. Sinervo B., Chaine A., Clobert J., Calsbeek R., Hazard L., Lancaster L., McAdam A.G., Alonzo S., Corrigan G., Hochberg M.E. Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism // PNAS. – 2006. – V. 103, No. 19. – P. 7372–7377.
28. Stearns S.C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity // BioScience. – 1989. – V. 39. – P. 436–445.
29. Suzuki Y., Nijhout H.F. Evolution of a Polyphenism by Genetic Accommodation // Science. – 2006. – V. 311. – P. 650–652.
30. Taborsky M., Oliveira R.F., Brockmann H.J. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions // Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach. / Eds. R.F. Oliveira, M. Taborsky, H.J. Brockmann. – Cambridge: Cambridge University Press, 2008. – P. 1–22.
31. West-Eberhard M.J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity // Annu. Rev. Ecol. System. – 1989. – Vol. 20. – P. 249–278.
32. West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. – New York, NY: Oxford University Press, 2003. – 707 p.

Фирман Л. А., Русина Л. Ю.

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ САМЦОВ

***POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

Ключевые слова: *Polistes dominula*, фенотипическая пластичность, поведенческие стратегии, территориальные самцы, самцы-мигранты.

Изучали связь репродуктивного поведения самцов *Polistes dominula* (Christ) с условиями их выкармливания на личиночных стадиях. Показано, что более светлые самцы, выращенные в успешных гаплотропических и некоторых плеотропических семьях с активной самкой-основательницей, используют территориальную

стратегию, а более темные самцы-мигранты из неблагополучных (узурпированных, сиротских и зараженных до выхода рабочих 1-ой генерацией паразитоидов) семей – стратегию перемещения по участку обитания.

Firman L. A., Rusina L. Yu.

***POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA,
VESPIDAE) MALES PHENOTYPIC DIVERSITY**

Ключевые слова: *Polistes dominula*, *phenotypic plasticity*, *behavior strategies*, *territorial males*, *males-migrants*.

The relationship between *Polistes dominula* (Christ) males reproductive behavior and features of their feeding on the larval stages was studied. It was shown that the lighter males reared in successful haplometrotic colonies and some pleometrotic ones with an active foundress use a territorial strategy, and the darker males-migrants reared in disadvantaged (usurped, orphaned and infected before workers eclosion by the first generation of parasitoids) colonies – a strategy of moving at the habitat area.