

УДК 595. 798: 591.51 (477.72)

Фирман Л.А., Рукасевич В.Ю., Русина Л.Ю.

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ САМЦОВ *POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

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

**Ключевые слова:** *Polistes dominula*, репродуктивные стратегии самцов, характер меланиновых рисунков, Черноморский заповедник.

Системы спаривания у перепончатокрылых обычно сводятся к полигамии, основанной на конкуренции самцов непосредственно за самок, либо за территорию [9, 11, 17]. У общественных перепончатокрылых спаривание осуществляется, как правило, на некотором расстоянии от материнского гнезда, при этом отмечается отбор на летные качества самцов и поведение, связанное с прямой конкуренцией за самку. В популяциях некоторых видов этих насекомых сосуществуют самцы, отличающиеся морфологически и поведенчески. Например, у пчел-антофорид *Amegilla dawsoni* Friese [10] и *Centris pallida* Fox [17] крупные самцы курсируют над скоплениями гнезд, вступая в схватки за спаривание с молодыми, недавно вышедшими из куколок, самками; а мелкие самцы в поисках самок патрулируют нектароносные растения.

В популяциях ос рода *Polistes* Latreille выделяют территориальных и мигрирующих самцов, отличающихся спецификой пространственно-временных аспектов поведения [5, 7, 12, 13, 14, 15, 16].

Территориальные самцы проявляют активность на заметных элементах ландшафта, стабильных во времени и пространстве, хорошо прогреваемых солнцем, как правило, находящихся вблизи мест скопления самок (возле гнезд и зимовочных укрытий) и не содержащих ресурсов, используемых ими. Так, например, поисковая активность самцов *P. erythrocephalus* Latreille сосредоточена вблизи летных маршрутов самок и недавно основанных гнезд, в то время как самцы *P. carolina* (L.), *P. chinensis antennalis* Perez, *P. fuscatus* F. и *P. versicolor* (Olivier) находятся возле зимовочных скоплений самок [16]. В популяции *P. dominula* (Christ) на юге Украины территориальные самцы из семей, гнездящихся в укрытиях, в качестве охраняемых участков используют заметные элементы антропогенного ландшафта (секции металлических ограждений, деревянные столбы,

подпоры для вьющихся растений) [5, 8]. При этом территориальные самцы удерживают за собой участки в течение нескольких дней (недель, иногда месяцев), используя их для «саморекламирования». Демонстрации качеств самцов проявляются в периодических облетах своих территорий, схватках с преследованиями других самцов, а также феромонной маркировке субстрата [12].

Мигрирующие самцы, в отличие от территориальных, патрулируют различные заметные элементы ландшафта, перемещаясь по участку обитания, при чем таким самцам не свойственна охрана территорий и их маркировка [12].

Известно, что самцы *P. dominula*, использующие разные репродуктивные стратегии, различаются по размерам [5, 8, 13] и вариантам рисунков тела [5, 8].

В данной работе рассматривается специфика прекопулятивного поведения самцов *P. dominula* на территории Соленоозерного участка Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) (Херсонская обл., Украина), а также связь морфологических особенностей самцов с их репродуктивными стратегиями. Особое внимание уделяется рассмотрению аспектов территориального поведения самцов в природных ландшафтах Соленоозерного участка ЧБЗ.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В августе 2010 г. на территории Соленоозерного участка ЧБЗ самцов *P. dominula* отлавливали в антропогенных условиях (на секциях деревянных заборов вокруг хозяйственных построек кордона) и в природных местообитаниях вдоль Ягорлыцкого залива (на побегах груши *Pyrus communis* L., метелках тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud., а также на нектароносных растениях: синеголовнике приморском *Eryngium maritimum* L., моркови дикой *Daucus carota* L. и доннике белом *Melilotus albus* Medik.). Для анализа связи репродуктивного поведения 274 самцов *P. dominula* с их морфологическими особенностями описывали характер меланиновых рисунков самцов (по [6]). Каждого самца индивидуально метили, надевая на стебелек брюшка цветное кольцо, после чего отпускали в месте поимки для дальнейшего изучения особенностей использования им пространства.

Для сравнения размеров повторно отловленных самцов с разными типами репродуктивного поведения изготавливали препараты их крыльев по специальным методикам [2, 4]. Линейные размеры крыльев (длина и ширина 1-й пары – WgIL и WgIW соответственно) самцов измеряли в программе Corel Draw 8.0, используя их сканированные компьютерные изображения.

Данные в таблицах представлены в случае нормального распределения параметров в виде среднего  $M$  (95 % доверительного интервала среднего) и среднеквадратичного отклонения  $s$ ; а в случае ненормального – в виде  $Me$  [25; 75] ( $Me$  – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили). Множественные сравнения между группами самцов независимых выборок проводили с использованием критерия Данна (критерий  $Q$ ). Распределение частот вариантов рисунков тела оценивали по критерию  $\chi^2$ . Полученные результаты были статистически обработаны с использованием программ Statistica, v. 6.0 (Statsoft Ink., 1984-2001) и Biostatistica 4.03 [1].

### РЕЗУЛЬТАТЫ

В популяции *P. dominula* на территории Соленоозерного участка ЧБЗ были выявлены группы самцов, отличающиеся спецификой использования пространства и прекопулятивного поведения. Часть самцов (5,11 %, 14 из 274), перелетающих с места на место, относили к группе мигрантов. Такие самцы были пойманы на побегах груши *P. communis*.

Самцов, проявляющих привязанность к определенному месту и охраняющих его (76,64 %, 210 из 274), отмечали как в антропогенных (деревянные хозяйственные постройки кордона), так и в природных (метелки тростника, листья и ветви груши) ландшафтах. Этим самцов относили к территориальным.

Следует отметить неоднородную структуру токовищ территориальных самцов в исследуемом поселении *P. dominula*. Так, охраняемые участки самцов, токующих на метелках тростника, располагались на расстоянии более 30 м друг от друга, в то время как на одном дереве груши индивидуальные токовища располагались неподалеку друг от друга (минимальное расстояние – около 20 см). Самцы, токующие на элементах антропогенных ландшафтов, также находились на небольшом расстоянии друг от друга (минимальное расстояние 20-30 см, в среднем 1,5 м).

В отдельную выборку вошли 50 (18,25 %) самцов, собранных на нектароносных растениях.

Сравнение размеров самцов *P. dominula* с разными особенностями репродуктивного поведения выявило различия между ними по размерам 1-й пары крыльев (тест Крускала-Уоллиса по  $WgIL$  –  $H = 6,61$ ;  $p = 0,045$ , по  $WgIW$  –  $H = 3,16$ ;  $p = 0,367$ ). Самцы, охраняющие свои участки на побегах груши и тростнике, оказались более крупными по длине 1-й пары крыльев, чем самцы-мигранты (тест Данна,  $p < 0,05$ ) (табл. 1). Территориальные самцы, собранные на ограждениях антропогенных ландшафтов, не отличались по размерам

крыльев от самцов-охранников растений и самцов-мигрантов (тест Данна,  $p > 0,05$ ) (табл. 1).

**Таблица 1.** Размеры самцов *P. dominula*

Пара-метр	1 (N = 40)	2 (N = 74)	3 (N = 96)	4 (N = 14)	5 (N = 50)
WgIL	11,3 (11,14-11,53) 0,617	11,3 [10,91; 11,49]	11,1 (10,98-11,23) 0,615	10,9 (10,87-11,11) 0,207	11,1 (10,99-11,29) 0,526
WgIW	3,8 (3,70-3,85) 0,230	3,7 [3,63; 3,88]	3,7 [3,62; 3,83]	3,8 (3,70-3,87) 0,142	3,8 [3,61; 3,88]

*Примечание.* Группы самцов: 1 – территориальные на груше, 2 – территориальные на тростнике, 3 – территориальные на ограждениях, 4 – мигранты на груше, 5 – самцы, кормящиеся на нектароносных растениях. В скобках указано число самцов.

Сравнение частоты встречаемости вариантов рисунков территориальных и мигрирующих самцов *P. dominula* выявило различия как среди территориальных самцов, охраняющих разные участки, так и между охранниками и мигрантами.

Как видно из табл. 2 и 3, у самцов, охраняющих побеги груши, по сравнению с территориальными самцами, пойманными на тростнике и ограждениях хозяйственных построек кордона, чаще встречались более светлые варианты рисунков тазиков всех пар ног. При этом, самцы-мигранты имели достоверно чаще более темные варианты рисунков мезоскутума (Ms4.3), 1-го тергита брюшка (1T4), тазиков 1-й пары ног (1Cx9), а также мезоплевр (Mr8), чем самцы, использующие территориальную стратегию, как в природных, так и антропогенных ландшафтах (табл. 2, 3).

Территориальные самцы и самцы-мигранты не отличались по размерам крыльев и частотам встречаемости вариантов рисунков тела от самцов, собранных на нектароносных растениях. По-видимому, эта выборка кормящихся самцов включала как территориальных, так и мигрирующих самцов (табл. 1, 2).

**Таблица 2.** Встречаемость вариантов рисунков (в %) у самцов *P. dominula*

Варианты рисунков		1 (N = 40)	2 (N = 74)	3 (N = 96)	4 (N = 14)	5 (N = 50)
Мезо-скутум	Ms3.1	0	2,70	0	0	2
	Ms3.2	10	13,51	10,42	14,29	10
	Ms3.3	40	36,49	55,21	71,43	34
	Ms3.4	50	35,14	30,21	0	42
	Ms3.5	0	0	2,08	0	0
	Ms4.3	0	0	0	14,29	2
	Ms4.4	0	12,16	2,08	0	10
1-й тергит брюшка	1T1	0	0	0	0	0
	1T2	20	8,11	17,71	14,29	12
	1T3	75	89,19	82,29	71,42	84
	1T4	5	2,70	0	14,29	4
2-й тергит брюшка	2T3	0	0	2,08	0	2
	2T5	10	5,41	7,29	0	6
	2T6	10	10,81	13,55	28,57	4
	2T8	0	0	0	0	2
	2T9	80	83,78	77,08	71,43	86
Тазики 1-й пары ног	1Cx5	100	91,89	85,42	71,43	84
	1Cx8	0	2,70	12,50	0	12
	1Cx9	0	5,41	2,08	28,57	4
Мезо-плевры	Mr3	5	0	0	0	2
	Mr4	0	2,70	2,08	0	0
	Mr6	20	2,70	15,63	14,29	4
	Mr7	30	41,89	32,29	0	36
	Mr8	20	24,33	27,08	57,14	24
	Mr9	25	28,38	22,92	28,57	34
Тазики 2-й пары ног	2Cx4	15	12,16	20,83	28,57	12
	2Cx5	20	9,45	10,42	0	14
	2Cx6	0	16,22	5,21	0	2
	2Cx8	10	18,92	15,63	14,29	14
	2Cx9	0	5,41	4,17	0	0
	2Cx10	55	37,84	43,74	57,14	58
Тазики 3-й пары ног	3Cx5	10	0	2,08	0	0
	3Cx7	90	100	97,92	100	100
2-й стернит брюшка	2S4	5	0	2,08	0	0
	2S5	0	0	6,25	0	4
	2S6	5	2,70	5,21	0	4
	2S7	90	97,30	86,46	100	92

Примечание. Группы самцов как в табл. 1.

**Таблица 3.** Сравнение вариантов рисунков самцов *P. dominula* по критерию  $\chi^2$

Сравниваемые группы самцов	1 и 2	1 и 3	1 и 4	2 и 3	2 и 4	3 и 4
Варианты рисунков						
Мезоскутум	7,71 df = 4 p = 0,103	6,03 df = 4 p = 0,197	<b>15,01</b> df = 3 p = <b>0,002</b>	14,46 df = 5 p = 0,013	<b>20,99</b> df = 5 p = <b>0,001</b>	<b>19,26</b> df = 5 p = <b>0,002</b>
1-й тергит брюшка	4,00 df = 2 p = 0,135	5,07 df = 2 p = 0,079	1,41 df = 2 p = 0,495	5,67 df = 2 p = 0,059	4,39 df = 2 p = 0,111	<b>13,97</b> df = 2 p = <b>0,001</b>
2-й тергит брюшка	0,84 df = 2 p = 0,656	1,40 df = 3 p = 0,705	3,91 df = 2 p = 0,141	2,26 df = 3 p = 0,521	3,69 df = 2 p = 0,157	3,15 df = 3 p = 0,369
Тазики 1-й пары ног	3,42 df = 2 p = 0,181	<b>6,50</b> df = 2 p = <b>0,039</b>	<b>12,34</b> df = 1 p < <b>0,001</b>	6,38 df = 2 p = 0,041	<b>7,88</b> df = 2 p = <b>0,019</b>	<b>17,75</b> df = 2 p < <b>0,001</b>
Мезоплевры	<b>14,93</b> df = 5 p = <b>0,011</b>	6,62 df = 5 p = 0,251	<b>9,96</b> df = 4 p = <b>0,041</b>	8,72 df = 4 p = 0,069	<b>14,01</b> df = 4 p = <b>0,007</b>	8,56 df = 4 p = 0,073
Тазики 2-й пары ног	<b>14,05</b> df = 5 p = <b>0,015</b>	7,61 df = 5 p = 0,179	4,01 df = 3 p = 0,260	7,70 df = 5 p = 0,174	7,71 df = 5 p = 0,173	3,60 df = 5 p = 0,608
Тазики 3-й пары ног	<b>7,67</b> df = 1 p = <b>0,006</b>	<b>4,19</b> df = 1 p = <b>0,041</b>	1,51 df = 1 p = 0,219	1,56 df = 1 p = 0,212	---	0,29 df = 1 p = 0,586
2-й стернит брюшка	4,24 df = 2 p = 0,120	3,36 df = 3 p = 0,339	1,51 df = 2 p = 0,469	7,34 df = 3 p = 0,062	0,39 df = 1 p = 0,534	2,15 df = 3 p = 0,542

Примечание. Группы самцов как в табл. 1. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые различия.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о дифференциации самцов в популяции *P. dominula* на юге Украины по специфике их прекопулятивного поведения. При этом обнаружена связь морфологических особенностей самцов с их репродуктивными стратегиями.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты в целом согласуются с данными по репродуктивным стратегиям самцов *P. dominula* в других частях ареала. Территориальные самцы этого вида, как в Италии, так и на юге Украины, охраняют свои участки в одиночку, маркируя их секретом стернальных желез, а также периодически их патрулируя и агрессивно изгоняя конкурентов.

В поселении *P. dominula* на территории Соленоозерного участка ЧБЗ территориальные самцы *P. dominula* занимают как

антропогенные, так и природные ландшафты. При этом, следует отметить, что охраняемые участки таких самцов на деревянных ограждениях вокруг хозяйственных построек кордона и побегах груши располагаются недалеко друг от друга. Вероятно, подобные скопления территориальных самцов на заметных элементах ландшафта облегчают привлечение самок, реагирующих на визуальные и ольфакторные сигналы самцов.

Для самцов-мигрантов характерно перемещение по участку обитания и попытки спаривания с кормящимися самками.

В исследуемом поселении *P. dominula* самцы, охраняющие свои территории на растениях, оказались более крупными по размерам крыльев, чем самцы-мигранты, а также чаще более светлыми по вариантам рисунков мезоскутума, 1-го тергита брюшка, тазиков 1-й пары ног и мезоплевр. По-видимому, более светлые варианты рисунков тела территориальных самцов используются ими для демонстраций и привлечения самок.

Репродуктивный комплекс поведения, включающий репродуктивные стратегии обоих полов и характер предпочтения при выборе брачного партнера, имеет большое значение для популяции вида, обеспечивая его существование во времени, связь поколений, а также постепенные изменения и соответственно гомеостаз популяции. Известно, что различный репродуктивный успех, достигаемый особями в естественных популяциях, может влиять на генетическую структуру последующего поколения [3, 17]. Таким образом, выявление реальной структуры репродуктивного поведения особей и понимание механизмов неслучайного спаривания, несомненно, является актуальным направлением.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
2. Длусский Г.М., Федосеева Е.Б., Томпсон Л.Ч. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Hymenoptera, Formicidae): статистический анализ морфологических признаков // Успехи соврем. биол. – 1998. – Т. 118, вып. 3. – С. 283–298.
3. Креславский А.Г., Соломатин В.М. Структура скрещиваний в природных популяциях насекомых // Экология. – 1985. – Вып. 2. – С. 58–62.
4. Перфильева К.С. Аномалии крыльев у половых особей муравьев (Hymenoptera, Formicidae) с разной стратегией брачного поведения // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, вып. 11. – С. 1305–1312.
5. Русина Л.Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Труды Русск. энтомол. общ-ва. – С.-Петербург. – 2009. – Т. 79. – 217 с.
6. 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. Харьков. энтомол. общ-ва. – 2004а (2005). – Т. 12, вып. 1-2. – С. 195–207.
7. Русина Л.Ю., Фирман Л.А., Привалова Е.А. Репродуктивные стратегии самцов ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Нижнем Приднепровье // Энтомол. Обзор. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 292–306.
  8. 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.
  9. Alcock J. Notes on male mate-locating behavior in some bees and wasps of Arizona // Pan-Pac. Entomol. – 1978. – Vol. 54. – P. 215–225.
  10. Alcock J. Competition from large males and the alternative mating tactics of small males of Dawson's burrowing bee (*Amegilla dawsoni*) (Apidae, Apinae, Anthophorini) // J. Insect Behav. – 1997. – Vol. 10. – P. 99–113.
  11. Andersson M. Sexual Selection. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. – 599 pp.
  12. 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 University Press, 1996. – P. 113–125.
  13. Beani L., Turillazzi S. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1988. – Vol. 22. – P. 257–264.
  14. Beani L., Cervo R., Lorenzi C.M., Turillazzi S. Landmark-based mating systems in four *Polistes* species (Hymenoptera: Vespidae) // J. Kans. Entomol. Soc. – 1992. – Vol. 65. – P. 211–217.
  15. Polak M. Competition for landmark territories among male *Polistes canadensis* (L.) (Hymenoptera: Vespidae): large-size advantage and alternative male-acquisition tactics // Behav. Ecol. – 1993. – Vol. 4. – P. 325–331.
  16. Post D.C., Jeanne R.L. Male reproductive behavior of the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // Z. Tierpsychol. – 1983. – Vol. 62. – P. 157–171.
  17. Thornhill R., Alcock J. The evolution of insect mating systems. – Cambridge, MA: Harvard University Press, 1983. – 547 pp.

**Фирман Л.О., Рукаевич В.Ю., Русина Л.Ю.**

### **РЕПРОДУКТИВНІ СТРАТЕГІЇ САМЦІВ *POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

**Ключові слова:** *Polistes dominula*, репродуктивні стратегії самців, характер меланінових рисунків, Чорноморський заповідник.

Самці *Polistes dominula* (Christ) у поселенні на території Солоноозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника використовують різні репродуктивні стратегії. При цьому виявлено зв'язок прекопулятивної поведінки самців з їхніми морфологічними особливостями. Територіальні самці, які охороняють свої ділянки у антропогенних і природних ландшафтах, виявилися більшими, а також частіше більш світлими, ніж самці-мігранти, які переміщуються по ділянці.

Обговорюється роль диференціації самців *P. dominula* за специфікою їхньої прекопулятивної поведінки у підтриманні популяційної сталості.



Firman L.A., Rukasevich V.Yu., Rusina L.Yu.

**REPRODUCTIVE STRATEGIES OF *POLISTES DOMINULA*  
(CHRIST) MALES (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

**Key words:** *Polistes dominula*, males reproductive strategies, colour patterns, Black Sea reserve.

*Polistes dominula* (Christ) males in area of Solenoozerniy plot of the Black Sea Reserve use different reproductive strategies. An association of males precopulative behavior with their morphological features was found. Territorial males guarding sites in human and natural landscapes were found to be larger and lighter than males-migrants moving across habitats.

The role of *P. dominula* males differentiation based on their precopulative behavior in maintaining population stability is discussed.