

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

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова

СВЯЗЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ САМЦОВ *POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE) С КЛЕЩЕВОЙ ИНВАЗИЕЙ *SPHEXICOZELA CONNIVENS* (ACARI, ASTIGMATA, WINTERSCHMIDTIIDAE) В ЧЕРНОМОРСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Херсонский государственный университет, г. Херсон,

e-mail: lirusina@yandex.ru

Ключевые слова: *Polistes dominula*, *Sphexicozela connivens*, поведенческие стратегии, территориальные самцы, самцы-мигранты.

Для самцов многих видов животных описано разнообразие морфологических признаков и поведенческих особенностей, связанных с репродуктивным поведением [17, 32, 35, 37 и др.]. При этом указывают на существование в популяции альтернативных репродуктивных тактик, наиболее выраженных в условиях интенсивной конкуренции за спаривание [18, 22, 23, 25, 32, 35 и др.]. Показано, что преимущества конкурентоспособных самцов могут быть связаны с размерами тела, специфическим территориальным поведением и пр. Самцы, избегающие конкуренции, как правило, менее заметны за счет особых морфологических черт и/или поведенческих адаптаций (мимикрия под самок, использование тактики подкарауливания и перемещения по участку обитания) [15, 16, 28, 32, 36, 39].

Среди перепончатокрылых насекомых в нескольких родах муравьев, пчел и ос встречается явление диморфизма самцов [7, 9, 19, 26 и др.]. Так, у пчел-антофорид *Centris pallida* Fox [15] и *Amegilla dawsoni* Friese [16] (Hymenoptera, Anthophoridae) крупные самцы курсируют над скоплениями гнезд, вступая друг с другом в схватки за спаривание с молодыми, недавно вышедшими из куколок, самками, а мелкие самцы в поисках самок патрулируют нектароносные растения. У муравьев рода *Cardiocondyla* Emery (Hymenoptera, Formicidae) агрессивные бескрылые самцы (эргатоиды), монополизирующие спаривание в гнезде, сосуществуют с неагрессивными крылатыми самцами, которые спариваются вне материнского гнезда [27].

В популяциях общественных ос рода *Polistes* Latreille (Hymenoptera, Vespidae) выделяют территориальных и мигрирующих самцов, отличающихся спецификой пространственно-временных аспектов репродуктивного поведения [8, 13, 14, 19, 20, 21]. Активность территориальных самцов выражается в так называемом токовании: поиске, охране и патрулировании, а также феромонной маркировке небольших по

площади участков (токовищ), как правило, находящихся вблизи мест скопления самок (гнезд, зимовочных укрытий, летных маршрутов). Самцы-мигранты, напротив, не проявляют привязанности к определенной территории, а перемещаются по участку обитания. Показано, что самцы, использующие разные репродуктивные стратегии, различаются по размерам [8, 14, 20, 21] и характеру меланизации покровов тела [8, 11, 13, 14].

Как известно, на размеры тела, характер меланизации покровов, физиологию и поведение самок полистов оказывают влияние трофические факторы, включающие характер питания особи на личиночных стадиях и зараженность паразитами, в частности веерокрылкой *Xenos vesparum* Rossi (Strepsiptera, Stylopidae) и клещом *Sphexicozela connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) [8, 10, 24, 34, 38]. С другой стороны, показано влияние вибрационной активности основательниц и рабочих в гнезде на продолжительность отдельных стадий преимагинального развития полистов [29].

Что касается самцов, то особи из успешных семей отличаются по встречаемости меланиновых рисунков от таковых, выращенных в слабых семьях или в семьях с нарушенными отношениями доминирования–подчинения [8, 12]. Вопрос о влиянии клещей на специфику репродуктивной активности самцов оставался до сих пор не изученным.

Известно, что зимовавшие самки-основательницы являются переносчиками гетероморфных дейтонимф *S. connivens* и, следовательно, служат источником инвазии дочернего поколения [3, 30]. Весной экстенсивность инвазии самок-основательниц в среднем достигает 34 % (на особи может находиться до 43 клещей), которые затем переходят в гнездо и на личинок старших возрастов 1-й когорты рабочих особей. Развитие клещей и весь их жизненный цикл в дальнейшем протекает в гнезде и связан с жизненным циклом осы-хозяина. Гетероморфные дейтонимфы вновь появляются на поздних рабочих, самцах и будущих основательницах.

В данной работе рассматривается влияние клещевой *S. connivens* инвазии на репродуктивные стратегии самцов *P. dominula* (Christ) на территории Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) (Херсонская обл., Украина).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Связь зараженности самцов *P. dominula* клещами *S. connivens* с характером погодных условий в период развития их семей, а также с особенностями пространственно-временной активности самцов изучали на территории Ивано-Рыбальчанского и Соленоозерного участков ЧБЗ в июле–августе 2002–2012 гг. Самцов отлавливали в гнездах, на нектароносных растениях и в местах их токования (синеголовнике приморском *Eryngium maritimum* L., моркови дикой *Daucus carota* L., доннике белом *Melilotus albus*

Medik., а также в колках на стволах и ветвях березы днепровской *Betula borysthena* Klok., дуба обыкновенного *Quercus robur* L., побегах груши *Pyrus communis* L. и метелках тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Stend.). На территории кордонов самцов отлавливали на секциях деревянных, металлических заборов и столбах, а также на цветах и листьях древовидной лианы *Campsis radicans* (L.) Seem., листьях кукурузы *Zea mays* L., грецкого ореха *Juglans regia* L. и персика *Prunus persica* (L.) Batsch.

Для анализа связи репродуктивного поведения самцов со степенью их зараженности клещом *S. connivens* сбор материала проводили по следующей схеме. Каждого отловленного самца ($N = 761$) индивидуально метили, надевая на стебелек метасомы цветное пластиковое кольцо, и отпускали в месте поимки. После повторного отлова самцов ($N = 638$) их осматривали на зараженность. Самца считали территориальным после повторного обнаружения его в месте выпуска и демонстрации им специфического охранного поведения на определенном участке токовище.

Экстенсивность инвазии самцов *P. dominula* клещом *S. connivens* определяли как долю зараженных самцов в выборке, выраженную в %, а интенсивность инвазии – как число клещей на одном зараженном самце (рис. 1.).

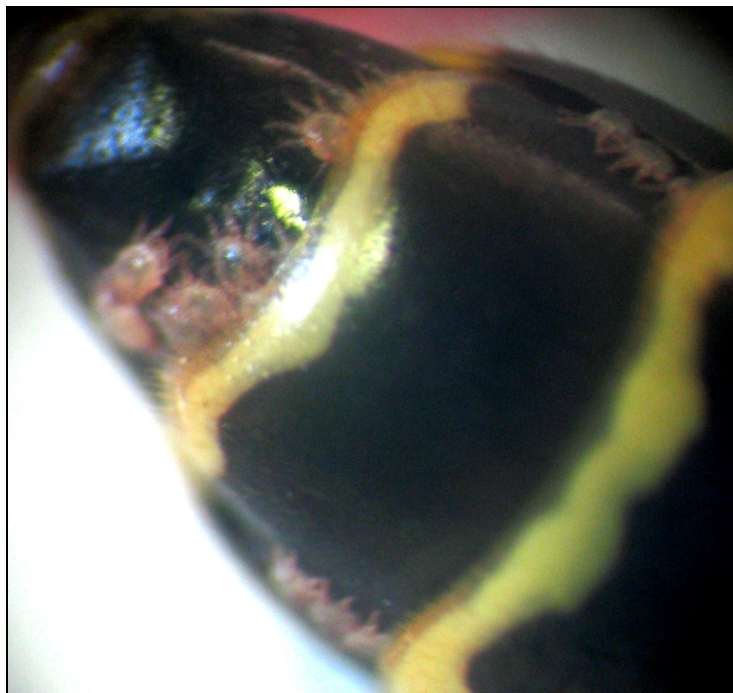


Рис. 1. Гетероморфные дейтонимфы *Sphexicozela connivens* на брюшке самца *Polistes dominula*.

Связь экстенсивности и интенсивности инвазии самцов *P. dominula* клещами *S. connivens* с характером погодных условий или с характером их пространственного распределения оценивали с помощью теста корреляции Спирмена (r_s).

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова

Значения метеорологических параметров 2002–2012 гг. получены на основании данных Бехтерской агрометеорологической станции (с. Бехтеры, Голопристанский р-н, Херсонская область).

Сравнение встречаемости зараженных особей в выборках проводили, используя критерий χ^2 . Множественные сравнения независимых выборок проводили с использованием теста Крускала–Уоллиса (критерий H) и теста Данна (критерий Q). Для сравнения интенсивности инвазии самцов двух независимых выборок использовали тест Манна–Уитни (критерий U) [1].

Для обнаружения инвариантных свойств в поведении самцов использовали синергетический подход [6]. Учитывали, что существенным свойством целостных систем является масштабная инвариантность, т.е. отсутствие у событий или объектов собственных характерных размеров, длительностей, энергий и т. п. [5].

Известно, что о масштабной инвариантности свидетельствуют степенные распределения вероятностей вида:

$$u(x) \sim x^{-(1+\alpha)},$$

где x – некоторая характеристика рассматриваемой системы, а показатель α обычно находится в диапазоне от нуля до двух. Доказано, что если плотность вероятности имеет степенной вид, то зависимость ранг–размер также выражается степенной функцией [5]. Для установления масштабной инвариантности состояния и определения показателя распределения использовали специальную программу А. В. Подлазова [5], при этом проводили ранжировку, располагая в порядке убывания выборочные значения (расстояния между соседними токовищами).

Данные в тексте и таблицах представлены при нормальном распределении параметров в виде среднего M (95 % доверительного интервала среднего) и среднеквадратического отклонения s , а при ненормальном распределении – в виде Me [25; 75] (Me – медиана; 25 и 75 – 1-й и 3-й квартили).

Полученные результаты были статистически обработаны с использованием программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика зараженности самцов *Polistes dominula* клещом *Sphexicozela connivens* и особенности их репродуктивного поведения в разные годы

В исследуемые годы экстенсивность заражения самцов клещом *S. connivens* составила 66,1% (422 из 638). Интенсивность заражения составила 10 [4; 20] [1; 104] клеща/особь.

Экстенсивность инвазии самцов существенно колебалась в разные годы ($\chi^2 = 105,6$, $df = 10$, $p < 0,001$) (рис. 2). Высокая экстенсивность инвазии самцов (более 75 % от общего числа обследованных особей) отмечена в

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова

2003–2005 и 2011 гг. (82,4 %, 244 из 296), умеренная экстенсивность (50–75 %) наблюдалась в 2007, 2008, 2010 и 2012 гг. (61,2 %, 123 из 201), а низкая (менее 50 %) – в 2002, 2006 и 2009 гг. (39,0 %, 55 из 141).

Экстенсивность инвазии самцов *P. dominula* в 2002, 2006, 2007 и 2009 гг. уступала таковой 2003–2005 и 2011 гг. (для 2002 г. $\chi^2 = 15,39; 28,67; 24,53$ и $31,35$; для 2006 г. $\chi^2 = 17,44; 30,83; 26,63$ и $33,49$; для 2007 г. $\chi^2 = 6,79; 15,40; 12,23$ и $16,82$ и для 2009 г. $\chi^2 = 12,31; 23,48; 19,71$ и $25,52$; все $df = 1$, все $p < 0.01$, по годам соответственно). Доля зараженных самцов в 2012 г. оказалась меньше по сравнению с таковой в 2004, 2005 и 2011 гг. ($\chi^2 = 8,42; 5,91$ и $9,39$; все $df = 1$, все $p < 0.01$, по годам соответственно).

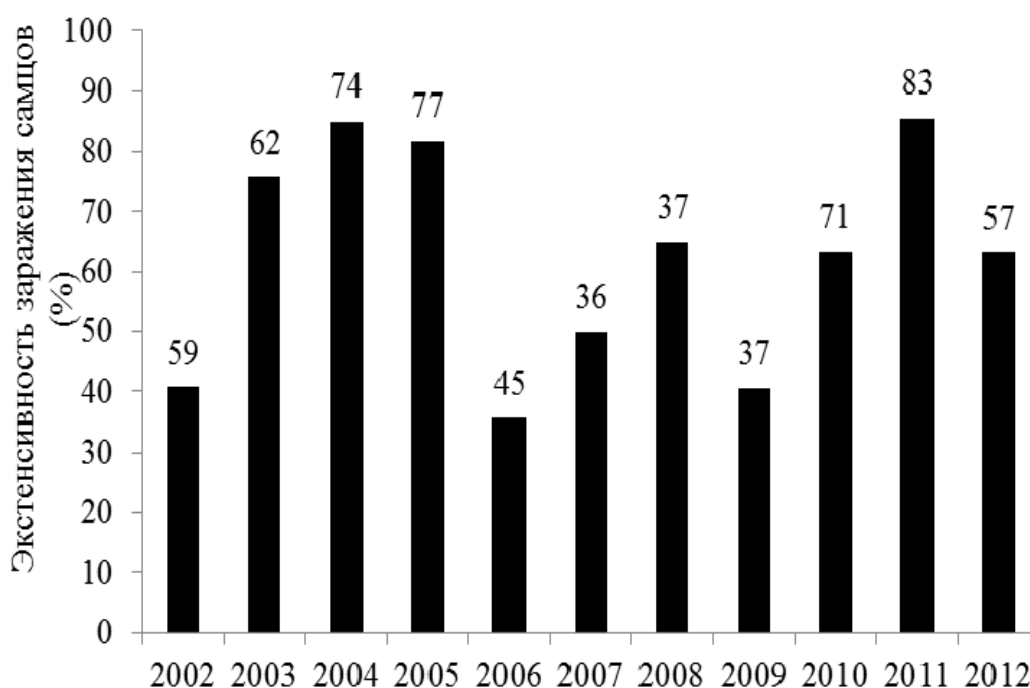


Рис. 2. Экстенсивность клещевой *Sphexicozela connivens* инвазии самцов *Polistes dominula* в 2002–2012 гг. Цифры над столбиками означают число исследованных самцов.

Помимо этого в 2002, 2006, 2009 гг. зараженные самцы встречались реже, чем в 2008 г. ($\chi^2 = 5,32; 6,98$ и $4,39$) и 2012 г. ($\chi^2 = 5,86; 7,67$ и $4,62$; все $df = 1$, $p < 0,05$ по годам соответственно) (рис. 3).

Как видно из рис. 3, интенсивность клещевой инвазии в исследуемые годы различалась (тест Крускала–Уоллиса, $H = 83,43$, $p < 0,001$). Статистически значимо низкие значения интенсивности инвазии – (3 [1; 8] [1; 69]) – отмечены в 2002, 2006 и 2008 гг. (годы депрессии численности популяции хозяина), а высокие – в 2005, 2007 и 2011 гг.

Анализ показал, что на экстенсивность и интенсивность клещевой инвазии влияют погодные условия. Чем жарче были июнь по максимальным значениям температуры, а 1-ая декада июля по усредненным показателям температуры, тем ниже были в целом как экстенсивность (оба $r_s = -0,69$; $n =$

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова

10, оба $p < 0,05$), так и интенсивность ($r_s = -0,66$ и $-0,70$, $n = 10$, $p < 0,05$) инвазии. Чем выше были значения минимальной влажности воздуха во 2-й декаде июня, чем выше оказывались максимальные значения интенсивности инвазии ($r_s = 0,71$, $n = 10$, $p < 0,05$).

Однако, в исследуемые годы территориальные и мигрирующие самцы не различались как по экстенсивности, так и по интенсивности инвазии (табл. 1).

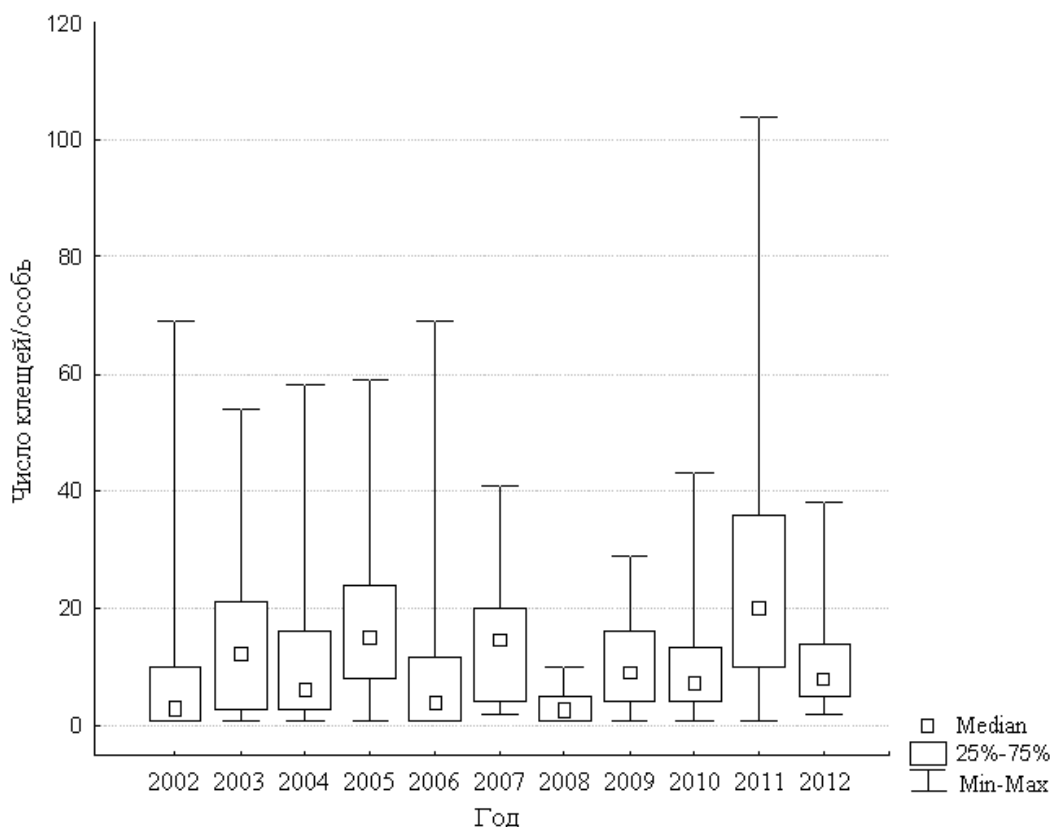


Рис. 3. Интенсивность инвазии самцов *Polistes dominula* клещом *Sphexicozela connivens* в 2002–2012 гг.

Территориальные самцы *P. dominula*, в отличие от таковых *P. nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (L.) [9], токуют как правило поодиночке. Групповые токования самцов *P. dominula* были отмечены на листьях тростника дважды (2008 и 2012 гг.).

Токовища самцов *P. dominula* распределены поодиночке и группами. При этом на территории кордонов самцы располагают свои токовища, как правило, неподалеку друг от друга. Скопления токующих самцов на заповедных территориях часто отмечали в 2003–2005, 2008, 2010–2012 гг. (т.е. в годы повышения экстенсивности инвазии) на приметных элементах ландшафта: погибших дубах, поваленных стволах деревьев, деревцах груш и др.

Таблица 1. Зараженность самцов *Polistes dominula* клещом *Sphexicozella connivens* в разные годы

Год	Территориальные самцы	Самцы-мигранты	1	2
2002	0 [0; 3] [0; 38] (N = 31)	0 [0; 2] [0; 38] (N = 28)	0,5; <i>df</i> = 1; NS	NS
2003	7 [2; 14] [0; 54] (N = 33)	9 [0; 20] [0; 38] (N = 29)	3,15; <i>df</i> = 1; NS	NS
2004	4 [1; 17] [0; 58] (N = 35)	4 [2; 10] [0; 30] (N = 39)	1,38; <i>df</i> = 1; NS	NS
2005	12 [4; 21] [0; 42] (N = 41)	13 [3; 21] [0; 59] (N = 36)	0,10; <i>df</i> = 1; NS	NS
2006	0 [0; 4] [0; 38] (N = 24)	0 [0; 1] [0; 69] (N = 21)	1,05; <i>df</i> = 1; NS	NS
2007	2 [0; 12] [0; 39] (N = 21)	0 [0; 16] [0; 41] (N = 15)	1,03; <i>df</i> = 1; NS	NS
2008	2 [0; 4] [0; 10] (N = 17)	1 [0; 2] [0; 8] (N = 7)	0,50; <i>df</i> = 1; NS	NS
2009	0 [0; 8] [0; 29] (N = 21)	0 [0; 4] [0; 27] (N = 16)	1,01; <i>df</i> = 1; NS	NS
2010	3 [0; 9] [0; 32] (N = 39)	3 [0; 10] [0; 43] (N = 32)	0,02; <i>df</i> = 1; NS	NS
2012	5 [0; 11] [0; 21] (N = 33)	4 [0; 10] [0; 38] (N = 24)	0,41; <i>df</i> = 1; NS	NS

Примечание: *N* – число самцов в выборке. 1 – сравнение экстенсивности инвазии самцов по χ^2 ; 2 – сравнение интенсивности инвазии самцов по тесту Манна–Уитни. NS – статистически незначимые различия.

Обнаружено, чем более были заражены территориальные самцы, тем ближе друг к другу располагались их токовища ($r_s = -0,65$, $n = 61$, $p < 0,01$).

Так, в 2010 г. расстояния между слабо зараженными самцами (до 6 клещей/особь, интенсивность инвазии в среднем 3), токующими при этом на метелках тростника, были существенно большими, чем между сильно зараженными (до 43 клещей/особь, интенсивность инвазии в среднем 20) самцами, токующими на груше: 12 [6,5; 10,5] [5; 23] м против 1,2 [0,5; 1,0] [0,2; 2,3] м (тест Манна-Уитни: $p < 0,001$).

Кроме того, проведенный анализ выявил масштабную инвариантность в распределении территориальных самцов к ближайшему соседу (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характер зараженности самцов *P. dominula* (доля зараженных особей в поселении и число клещей на самцах) коррелирует с погодно-климатическими условиями их развития в материнских семьях.

Самцы осы *P. dominula* с разными репродуктивными стратегиями из исследуемого нами поселения на территории ЧБЗ в разные годы не различаются как по экстенсивности, так и по интенсивности заражения клещом *S. connivens*. Можно предположить, что зараженность этим паразитом не является фактором, обуславливающим выбор самцами

репродуктивной стратегии. Специфика репродуктивного поведения самцов *P. dominula*, по-видимому, не может быть обусловлена и генетически, поскольку по нашим наблюдениям в одной и той же семье выращиваются самцы с разнообразными меланиновыми рисунками и стратегиями [8, 11].

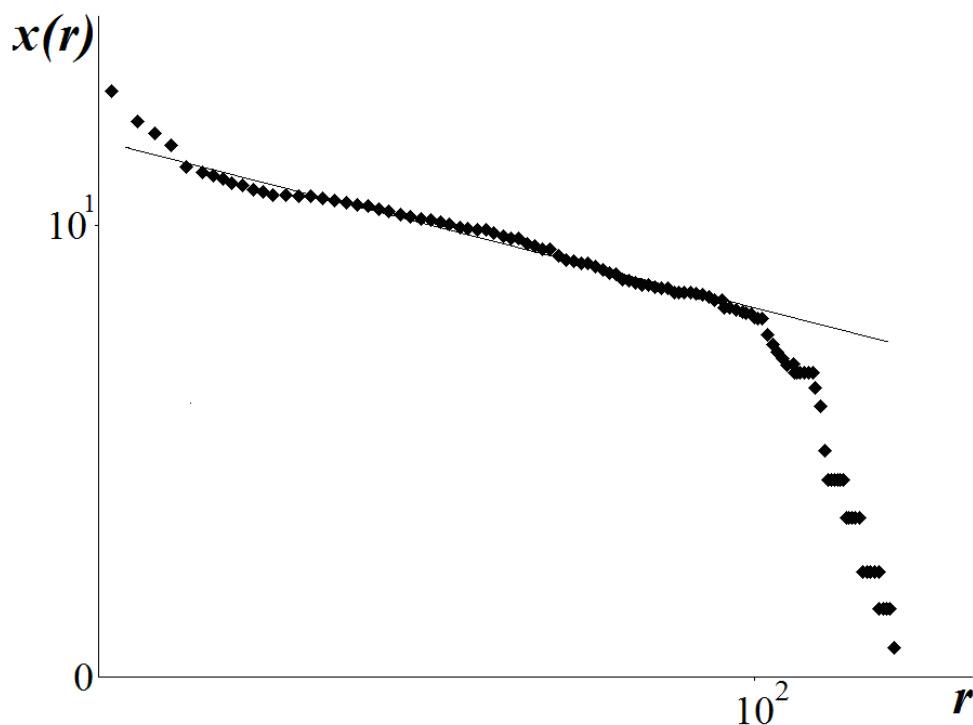


Рис. 4. Расстояние к ближайшему соседу на токовищах самцов *Polistes dominula* из Соленоозерного участка Черноморского заповедника, 2010 г. По оси абсцисс r – ранг, по оси ординат $x(r)$ – расстояние. Примечание: коэффициент рангового искажения $\alpha = 0,81$.

По всей видимости, репродуктивные стратегии самцов *P. dominula* связаны с характером их трофического и вибрационного режима на личиночных стадиях, который зависит от особенностей социальной организации семьи. Однако экстенсивность и интенсивность клещевой инвазии коррелируют с характером пространственной организации токовищ самцов на территории. Самцы и их токовища распределены в пространстве неоднородно, образуя агрегации различных размеров, приуроченных к приметным элементам ландшафта.

У исходно целостных систем появление масштабно-инвариантных свойств может происходить по линейным правилам и без непосредственного взаимодействия частей системы друг с другом [5]. Вместе с тем моделирование показало, что в биологических сетях при определенных условиях к масштабной инвариантности приводят взаимодействия агентов (благодаря самоорганизации) [6, 31].

Появление скоплений токовищ самцов связано с социальными взаимодействиями особей, а не с факторами среды обитания, поскольку агрегации встречаются не только в неоднородных, но и в однородных

биотопах и стациях, таких, как тростниковые заросли вдоль залива Черного моря, вокруг озер и в центре колков или побеги на деревьях. Присутствие таких структур – небольших скоплений территориальных самцов и их токовищ – проявление синхронизации их активности.

Известно, что программа поведения особи изначально является интерактивной и включает реакции на сигналы и стимулы, внешние и внутренние [4]. Поведенческая активность отдельных самцов, по-видимому, тех, кто первыми начинают токовать, а также исходящие от них сигналы и создаваемые ими стимулы меняют среду для других членов сообщества и влияют на поведение последних. В результате поведение самцов оказывается согласованным, а популяция в целом начинает вести себя «как целое». Первые токующие самцы, появляющиеся в биотопе в последней декаде июля и характеризующиеся более высокой физиологической и поведенческой активностью по сравнению с другими особями, определяют и изменяют ритм жизнедеятельности всего локального поселения. Они не только привлекают к токовищам иных самцов и самок, но тем самым исполняют роль водителей ритма (регуляторов поведения) или пейсмекеров. Ю.М. Плюснин [4] рассматривает особей-пейсмекеров в групповом поведении животных как центры возникновения и развития автоколебательных процессов в популяции. При этом считается, что чем выше уровень воздействия внешнего шума (в нашем случае, паразитов и энтомофагов) в популяции, тем более вероятно, что особи будут существенно различаться по морфологии, физиологии и поведению. Будут возникать также центры повышенной поведенческой активности или центры первоначального возникновения той или иной формы поведения у особей-пейсмекеров, сходных в морфо-физиологическом отношении.

К агрегации особей и к синхронизации их активности [рассмотрено на примере самцов певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Fuessly) (Orthoptera, Tettigoniidae)] могут приводить также эндогенные колебания потребности во взаимодействии [2]. В случае ос-полистов в этом процессе может быть задействована и потребность в дополнительном питании. Тот факт, что первые токующие самцы встречаются чаще в скоплениях, тогда как самцы, приступившие к токованию в более поздние сроки – поодиночке или на периферии скоплений, можно объяснить, предположив, что потребность в дополнительном питании и во взаимодействии (социальной стимуляции) выражена у самцов в разной степени. При этом у части самцов указанные потребности синхронизируются [8]. Таким образом, формирование скоплений самцов и их токовищ может быть связано как с несинхронной поведенческой активностью самцов разных морфотипов, так и с разной выраженностью у них уровня потребности в дополнительном питании и социальной стимуляции, обусловленными пищевым режимом, а также зараженностью клещом особей в их личиночном состоянии.

Таким образом, изменения в организации токовищ самцов происходят, по-видимому, в результате самоорганизации. Однако, для более полного описания процесса необходимы дополнительные исследования в другие годы и в других местообитаниях этого и иных видов полистов.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения исследований, а также студентам Херсонского государственного университета Пищевой Т., Гурьяновой А., Василенко Т., Богуцкому М. и Приваловой Е. за помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гланц С. Медико-биологическая статистика. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
2. Грабовский В.И. Пространственная организация брачного поселения певчего кузнечика *Tettigonia cantans* (Orthoptera, Tettigoniidae) // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69. – № 5. – С. 26–39.
3. Орлова Е.С., Фирман Л.А., Русина Л.Ю. Встречаемость клеща *Sphexicozella connivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) на юге Украины // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2011. – Вип. 16. – С. 101–111.
4. Плюснин Ю.М. Поведенческие структуры управления в сообществах животных // Системный метод и современная наука. – Новосибирск: НГУ, 1979. – Вып. 5. – С. 104–112.
5. Подлазов А.В. Закон Ципфа и модели конкурентного роста // Новое в синергетике. Нелинейность в современном естествознании / Ред. Г. Г. Малинецкий / Синергетика: от прошлого к будущему. – М.: ЛИБРОКОМ, 2009. – С. 229–256.
6. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с.
7. Радченко В.Г., Песенко Ю.А. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). – СПб: ЗИН РАН, 1994. – 351 с.
8. Русина Л.Ю. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Тр. Русск. энтомол. об-ва. – 2009. – Т. 79. – 217 с.
9. Русина Л.Ю., Фирман Л.А., Привалова Е.А. Репродуктивные стратегии самцов ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Нижнем Приднепровье // Энтомол. обозр. – 2009. – Т. 88, вып. 3. – С. 500–511.
10. Русина Л.Ю., Орлова Е.С. Связь фенотипической изменчивости самок осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии // Тр. Русск. энтомол. об-ва. – 2011. – Т. 81 (2). – С. 165–171.
11. Фирман Л.А., Русина Л.Ю. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Энтомол. обозр. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 292–306.
12. Фирман Л.А., Русина Л.Ю. Фенотипическое разнообразие самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Природничий альманах. Біологічні науки. – 2011. – Вип. 16. – С. 152–162.
13. 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.

14. Фирман Л.А., Рукасевич В.Ю., Русина Л.Ю. Репродуктивные стратегии самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. – 2011. – Вип. 15. – С. 155–163.

15. Alcock J. Male mating strategies in the bee *Centris pallida* Fox (Anthophoridae: Hymenoptera) // Am. Nat. – 1977. – V. 111. – P. 145–155.

16. 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. – V. 10. – P. 99–113.

17. Andersson M. Sexual Selection. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. – 599 p.

18. Austad S. A classification of alternative reproductive behaviors and methods for field testing ESS models // Am. Zool. – 1984. – V. 24. – P. 309–319.

19. Beani L. Lek-like courtship in paper-wasps: 'a prolonged, delicate, and troublesome affair' // Natural history and evolution of paper-wasps. – Oxford: Oxford University Press, 1996. – P. 113–125.

20. Beani L., Turillazzi S. Alternative mating tactics in males of *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. – 1988. – V. 22. – P. 257–264.

21. Beani L., Cervo R., Lorenzi C.M., Turillazzi S. Landmark-based mating systems in four *Polistes* species (Hymenoptera: Vespidae) // J. Kans. Entomol. – 1992. – V. 65. – P. 211–217.

22. Brockmann H.J. The evolution of alternative strategies and tactics // Advances in the Study of Behavior. – 2001. – V. 30. – P. 1–51.

23. Caro T.M., Bateson P. Organisation and ontogeny of alternative tactics // Anim. Behav. – 1986. – V. 34. – P. 1483–1499.

24. Cervo R., Dapporto L., Beani L., Strassmann J.E., Turillazzi S. On status badges and quality signals in the paper wasp *Polistes dominulus*: body size, facial colour patterns and hierarchical rank // Proc. R. Soc. B. – 2008. – V. 275. – P. 1189–1196.

25. Gross M.R. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes // TREE. – 1996. – V. 11. – P. 92–98.

26. Heinze J., Hölldobler B. Fighting for a harem of queens: physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1993. – V. 90. – P. 8412–8414.

27. Kinomura K., Yamauchi K. Fighting and mating behaviors of dimorphic males in the ant *Cardiocondyla wroughtonii* // J. Ethol. – 1987. – V. 5. – P. 75–81.

28. Lank D.B., Smith C.M., Hanotte O., Burke T., Cooke F. Genetic polymorphism for alternative mating behavior in lekking male ruff *Philomachus pugnax* // Nature. – 1995. – V. 378. – P. 59–62.

29. Jeanne R. L., Suryanarayanan S. A new model for caste development in social wasps // Communicative & Integrative Biology. – 2011. – V. 4. – P. 373–377.

30. Mahunka S. *Sphexicozela connivens* gen.n., sp.n. (Acari, Acaridoidea); a new mite from wasp nest // Parasitologia Hungarica. – 1970. – V. 3. – P. 77–86.

31. Ramasco J.J., Dorogovtsev S.N., Pastor-Satorras R. Self-organization of collaboration networks // Phys. Rev. E. – 2004. – V. 70. cond-mat/0403438.

32. Shuster S.M., Wade M.J. Mating systems and strategies. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003. – 520 p.

33. Sinervo B., Lively C.M. The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies // Nature. – 1996. – V. 380. – P. 240–243.

34. Strambi C., Strambi A., Augier R. Protein level in the haemolymph of the wasp *Polistes gallicus* L. at the beginning of imaginal life and during overwintering. Action of the strepsiterian [sic] parasite *Xenox vesparum* Rossi // Experientia. – 1982. – V. 38. – P. 1189–1190.

35. Taborsky M., Oliveira R.F., Brockmann H.J. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions // *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. – Cambridge: Cambridge University Press, 2008. – P. 1–22.

36. Thompson C.W., Moore I.T., Moore M.C. Social, environmental and genetic factors in the ontogeny of phenotypic differentiation in a lizard with alternative male reproductive strategies // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1993. – V. 33. – P. 137–146.

37. Thornhill R., Alcock J. The evolution of insect mating systems. – Cambridge: Harvard University Press, 1983. – 547 p.

38. Turillazzi S. Seasonal variation in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // *Monit. Zool. Ital. (N. S.)*. – 1980. – V. 14. – P. 63–75.

Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, Е. С. Орлова

СВЯЗЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ САМЦОВ *POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE) С КЛЕЩЕВОЙ ИНВАЗИЕЙ *SPHEXICOZELA CONNIVENS* (ACARI, ASTIGMATA, WINTERSCHMIDTIIDAE) В ЧЕРНОМОРСКОМ БИОСФЕРНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Ключевые слова: *Polistes dominula*, *Sphexicozela connivens*, экстенсивность и интенсивность инвазии, поведенческие стратегии, территориальные самцы, самцы-мигранты.

В 2002–2012 гг. изучали экстенсивность и интенсивность инвазии самцов *Polistes dominula* (Christ) клещами *Sphexicozela connivens* Mahunka.

Обнаружено, что оба показателя инвазии самцов коррелируют с летними погодными условиями (температура и количество осадков). Показано, что самцы с разными репродуктивными стратегиями (территориальные и самцы-мигранты) не различаются по экстенсивности и интенсивности зараженности клещом. Обнаружена связь пространственного распределения территориальных самцов с интенсивностью их инвазии клещами. Обсуждаются факторы, обуславливающие выбор самцами *P. dominula* их репродуктивных стратегий.

L. Y. Rusina, L. A. Firman, E. S. Orlova

THE RELATIONSHIP OF REPRODUCTIVE STRATEGIES OF *POLISTES DOMINULA* (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE) MALES WITH MITE *SPHEXICOZELA CONNIVENS* (ACARI, ASTIGMATA, WINTERSCHMIDTIIDAE) INVASION IN THE BLACK SEA BIOSPHERE RESERVE

Keywords: *Polistes dominula*, *Sphexicozela connivens*, extensity and intensity of mite invasion, behavioral strategies, territorial males, males-migrants.

The extensity and intensity of invasion in wasp *Polistes dominula* (Christ) males by mite *Sphexicozela connivens* Mahunka were studied in 2002–2012.

It was revealed that both males' invasion parameters correlate with summer weather conditions (temperature and precipitation). It was shown that males with different reproductive strategies (territorial males and migrants) do not differ in extensity and intensity of mite invasion. The relation between the spatial distribution of territorial males and their mite invasion intensity was found. The factors causing the choice *P. dominula* males their reproductive strategy are discussed.