

УДК 595.798 : 595.42

© Л. А. Фирман и Л. Ю. Русина

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА САМЦОВ В СЕМЬЯХ ОСЫ
POLISTES DOMINULA (CHRIST) (HYMENOPTERA, VESPIDAE:
POLISTINAE) НА ЮГЕ УКРАИНЫ**[L. A. FIRMAN a. L. Yu. RUSINA. THE LONGEVITY OF POLISTES DOMINULA (CHRIST)
(HYMENOPTERA, VESPIDAE: POLISTINAE) MALES ONTOGENY IN THE SOUTH OF UKRAINE]

Механизмы формирования и поддержания фенотипической пластичности находятся в центре внимания многочисленных теоретических и эмпирических исследований (Stearns, 1989; West-Eberhard, 1989, 2003; Fusco, 2001; Garland, Kelly, 2006; Pigliucci et al., 2006; Weiner, Toth, 2012).

Известно, что у многих насекомых (и общественных в том числе) существует некий критический период преимагинального развития, в течение которого конкретные стимулы окружающей среды (температура, фотопериод, пища, зараженность паразитами, феромоны и др.) обуславливают запускание эндокринных механизмов, приводящих к развитию особи по одному из альтернативных путей и формированию определенного фенотипа (Danforth, 1991; Evans, Wheeler, 2001; Candolin, Voigt, 2001; Laforsch, Tollrian, 2004; Suzuki, Nijhout, 2006; Brakefield, Frankino, 2007; Moczek, 2010; Rajakumar et al., 2012).

Так, в семьях ос рода *Polistes* Latreille ключевым фактором, приводящим к возникновению кастовых различий между рабочими и будущими основательницами по продолжительности онтогенеза, морфологии, физиологии и поведению, является дифференцированное выкармливание личинок (Karsai, Hunt, 2002; Hunt, 2007). В качестве еще одного фактора выступает механический стресс, которому подвергаются личинки и куколки из-за повторяющейся вибрации гнезда (Jeanne, 2009; Jeanne, Suryanarayanan, 2011). Вибрация обусловлена специфической активностью самок-основательниц *Polistes*, включающей постукивание усиками или брюшко по поверхности гнезда и виляние брюшком из стороны в сторону (West-Eberhard, 1969; Gamboa, Dew, 1981; Strassmann, 1981; Pratte, Jeanne, 1984; Brillet et al., 1999; Jeanne, 2009). Подобные действия описаны и для других ресоциальных ос из родов *Mischocyttarus* Saussure (Jeanne, 1972; Itô, 1993), *Ropalidia* Guérin-Méneville (Gadagkar, Joshi, 1984; Itô, 1993) и *Belonogaster* Saussure (Keeping, 1992; Tindo et al., 1997; Jeanne, 2009). Основательницы демонстрируют это поведение во время кормления личинок и при социальных взаимодействиях.

Исследованиями было установлено, что в семьях *Polistes fuscatus* (F.) постукивание усиками о поверхность гнезда на ранних этапах жизненного цикла, в период выращивания рабочих, наблюдается чаще, а в период развития репродуктивного поколения — реже (Jeanne, Suryanarayanan, 2011). При этом рабочие *P. fuscatus* проходят стадии преимагинального развития

быстрее, чем будущие основательницы. Эти различия связывают с постепенным снижением вибрационной активности самок-основательниц. В специальных экспериментах было также показано, что из личинок, подвергающихся вибрациям определенной частоты (17 Гц), развиваются особи (рабочие) со значительно менее развитым жировым телом, чем у особей, развивающихся в условиях низкой частоты вибрационных сигналов той же силы (будущие основательницы) (Suryanarayanan et al., 2011).

Каким образом сигналы об условиях обитания приводят к изменению онтогенеза у общественных насекомых, пока полностью не выяснено. Недавние исследования показали, что различия, например, в качестве питания, вызывают изменения в уровнях нейрогормонов, ювенильного гормона, инсулина и экдизона, которые в свою очередь могут действовать как стимулы, приводящие к различиям в генной экспрессии и изменению онтогенеза самок в дальнейшем (Evans, Wheeler, 2001; Nijhout, 2003; Wheeler, 2003; Hunt et al., 2010). Есть данные о том, что влияние пищевого режима личинок на формирование впоследствии фенотипа той или иной касты может быть опосредовано метилированием ДНК. В ряде исследований уже определены специфические гены, связанные с развитием каст рабочих и маток медоносных пчел (Smith et al., 2008). Так, было показано, что специфика выкармливания личинок медоносной пчелы обуславливает дифференцированное метилирование и соответственно развитие специфического фенотипа (Weiner, Toth, 2012). Высокий уровень метилирования был отмечен у *Polistes dominula* (Christ), *Polybia sericea* (Olivier) и *Vespa pennsylvanica* de Saussure (Kronforst et al., 2008), а также муравьев *Camponotus festinatus* (Buckley) и *Pogonomyrmex barbatus* Smith (Smith et al., 2011).

Сказывается ли специфика питания и гнездовых вибраций на продолжительности онтогенеза самцов, неизвестно. В качестве модельного вида для ответа на поставленный вопрос был выбран *P. dominula*, доминирующий по численности среди ос-полистов на юге Украины. Этот вид гнездится на чердаках, под кровлями сараев и гаражей, в металлических трубах различных построек. В Черноморском биосферном заповеднике обнаружено уникальное поселение *P. dominula* на растениях (Русина, 2006). На лесостепных участках заповедника осы предпочитают гнездиться на микросклонах недалеко от колков и в злаково-полынных понижениях, в пограничной полосе тростниково-разнотравных ассоциаций.

Известно, что в поведении основательниц *P. dominula* отсутствует постукивание усиками о гнездо, хотя отмечаются более или менее резкие виляния брюшком из стороны в сторону (продолжительностью менее секунды, более 200 актов в час) с частотой 15—16 колебаний в секунду (Brillet et al., 1999). По форме это поведение сходно с латеральной вибрацией, описанной у других видов полистов (Savoyard et al., 1998).

В период выращивания репродуктивного поколения (самцов и будущих основательниц) вибрация отмечается в семьях с самкой-основательницей и вовсе отсутствует в семьях, утративших основательницу (сиротских). В сиротских семьях *P. dominula* на юге Украины выращиваются, как правило, самцы. В редких случаях рабочие могут спариваться, и тогда в таких семьях с яйцекладущими рабочими выращивается помимо самцов еще и незначительное число (от 1 до 5) будущих основательниц (Rusina, Skorokhod, 2005).

В данном сообщении проводится анализ связи демографических характеристик семей *P. dominula* с продолжительностью преимагинального развития выращиваемых в них самцов как одним из вероятных факторов, обуславливающих их фенотипическое разнообразие.

Исследования проводили в июле—августе 2012 г. на территории Ивано-Рыбальчанского участка (46°25' с. ш., 32°07' в. д.) Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) (Херсонская обл., Украина).

Ранней весной гнезда *P. dominula* находили на побегах и ветвях прошлогодних и вегетирующих растений. Всех загнездившихся основательниц отлавливали и надевали им на стебелек брюшка специальные пластиковые кольца, а затем выпускали возле гнезда. Состояние всех найденных гнезд в популяции регистрировали дважды в неделю, отмечая наличие основательницы и развивающегося расплода.

В мае—июне 140 семей *P. dominula*, находящихся на стадии развития до выхода рабочих (в гнездах находились яйца, личинки и куколки), для защиты от хищников поместили в пластиковые сосуды со съёмным дном (Русина, 2006), которые прикреплялись к растениям в месте гнездования.

При повторных осмотрах семей (один раз в 3—4 дня) в лаборатории, куда забирали на ночь сосуды с гнездами, отмечали присутствие самки-основательницы и ранее маркированных особей, метили новых особей, а также составляли гнездовые карты. При этом на трафарет из шестиугольников наносили контур гнезда, отмечая наличие в ячейках разных стадий расплода (яиц, личинок I—V возрастов и куколок). В гнездовых картах также отмечали следы пребывания паразитоидов [*Latibulus argiolus* (Rossi) (Hymenoptera, Ichneumonidae) и *Elasmus schmitti* Ruschka (Hymenoptera, Eulophidae)], личинки которых развиваются в куколках хозяина. Пустые ячейки оставляли без обозначений.

Для исследования продолжительности онтогенеза самцов 1 июля 2012 г. были отобраны успешные семьи с самкой-основательницей и сиротские семьи, утратившие к этому периоду (в течение последней декады июня) основательницу. Отобраные 11 семей (6 и 5 соответственно) не были заражены паразитоидами, а также не различались по интенсивности клещевой инвазии — числу клещей *Sphecozela conivens* Mahunka (Acari, Astigmata, Winterschmidtidae) на зараженных осах.

Изучение специфики поведения самок-основательниц и рабочих *P. dominula* в успешных и сиротских семьях проводили путем прямых поведенческих наблюдений и видеозаписи (камера Sony TRV18E) каждые 3—4 дня в течение 1,5 ч (в целом для всех семей — 43 ч). При анализе видеоматериала отмечали частоту серий вибраций брюшка самок из стороны в сторону (латеральную вибрацию). Для каждой семьи учитывали также отношение числа активных фуражиров к числу личинок III—V возрастов. Определение продолжительности развития личинок до окукливания и выхода имаго проводили путем ежедневного составления гнездовых карт каждой семьи и визуальной фиксации перехода личинок из одного возраста в другой (о чем свидетельствовало покраснение их покровов). Из 79 личинок, находившихся под наблюдением, вывелось 47 самцов. Варианты меланинового рисунка самцов регистрировали визуально на основе эталонов, описанных ранее (Фирман, Русина, 2009). Для последующих морфометрических измерений были изготовлены препараты головы и крыльев самцов (Длусский и др., 1998; Перфильева, 2000).

Описание выборочного распределения признаков в тексте и таблице приведено в виде «Me [25; 75] [min; max]» (Me — медиана; 25 и 75 — 1-й и 3-й квартили; min и max — минимальные и максимальные значения). Сравнения двух независимых выборок (семей с самками-основательницами и сиротских) проводили с использованием теста Манна—Уитни (критерий *U*). Распределение частот вариантов рисунка тела самцов, выращенных в успешных и сиротских семьях, оценивали по критерию χ^2 . Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Statistica, v. 6.0 (Statsoft Inc., 1984—2001) и Biostatistica 4.03 (Гланц, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение двух групп отобранных семей по демографическим параметрам (размеры гнезд, состав расплода, число фуражиров, приходящихся на одну личинку старшего возраста) не выявило различий между ними (см. таблицу).

Интенсивность виляний брюшком у самок-основательниц из успешных семей в среднем составляла 37 [25; 39] [15; 74]. У рабочих как из се-

Сравнение успешных и сиротских семей *Polistes dominula* (Christ)
по демографическим характеристикам

Количество	Семья с самкой-основательницей (N = 6)	Сиротские семьи (N = 5)	Тест Манна—Уитни
Ячей	96 [88; 107] [71; 112]	78 [72; 96] [60; 116]	NS
Яиц	27 [22; 32] [16; 38]	24 [17; 33] [14; 46]	NS
Личинок I—II возрастов	11 [9; 13] [7; 15]	4 [3; 9] [1; 13]	NS
Личинок III—V возрастов	19 [15; 21] [13; 22]	12 [12; 17] [10; 22]	NS
Куколок	7 [4; 9] [3; 11]	5 [3; 5] [2; 12]	NS
Рабочих/1 личинку III—V возрастов	0.9 [0.8; 0.9] [0.8; 0.9]	0.7 [0.5; 0.7] [0.4; 1]	NS
Самцов	1 [0; 2] [0; 2]	2 [1; 3] [0; 4]	NS

Примечание. NS — статистически не значимые различия.

мей с основательницами, так и из сиротских, виляний брюшком не наблюдали.

Анализ показал, что у самцов ($n = 18$), выращенных в семьях с самкой-основательницей, продолжительность отдельных стадий преимагинального развития (старшего личиночного возраста и куколки) меньше, чем у самцов из сиротских семей ($n = 29$). Для личинок V возраста она составляет 6 [5; 6] [5; 7] и 7 [7; 7] [6; 8] дней, а для куколок — 11 [10; 12] [10; 13] и 13 [13; 14] [12; 14] дней соответственно (все $p < 0.05$).

В семьях с самкой-основательницей статистически значимо чаще по сравнению с сиротскими выращиваются самцы со слабо меланизированной мезоплеврой: 9 из 18 (50 %) против 2 из 29 (6.9 %); $\chi^2 = 9.19$, $df = 1$, $p < 0.01$. По размерам (ширина головы, длина и ширина 1 и 2-й пар крыльев) самцы из двух категорий семей не различались (все $p > 0.05$).

Известно, что у успешных (с высоким уровнем трофики и вибрационного режима) гаплометротичных и некоторых плеометротичных семьях этого вида в ЧБЗ среди первых самцов чаще развиваются светлые мелкие формы, впоследствии использующие территориальную стратегию. Эти самцы появляются в последней декаде июня, но к токованию приступают с середины июля. Поздние самцы из этих семей (с умеренным уровнем трофики и низким уровнем вибрационного режима) — меланизированные крупные самцы-мигранты (Русина, 2009; Фирман, Русина, 2011). Сходные по фенотипу самцы выращиваются в сиротских, узурпированных или в сильно зараженных паразитоидами 1-й генерации семьях (с низким или умеренным уровнем трофики и вибрационного режима). Обнаружено также, что выбор самцами репродуктивной стратегии не связан с клещом *S. connivens*, широко распространенным паразитом исследуемой популяции: территориальные и мигрирующие самцы не различаются ни по экстенсивности, ни по интенсивности заражения клещом (Русина и др., 2013).

Таким образом, в настоящем исследовании показано, что в семьях со сходным трофическим режимом выращиваются самцы с разной продолжительностью онтогенеза и морфологическими особенностями, причем эти

различия могут быть обусловлены разным вибрационным режимом их гнезд. Можно предположить, что на выбор самцами репродуктивной стратегии оказывает влияние не только характер питания, но и вибрационный режим, что и предстоит выяснить в дальнейших экспериментах.

Мы выражаем глубокую признательность дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного заповедника за предоставленную возможность проведения исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Длусский Г. М., Федосеева Е. Б., Томпсон Л. Ч. Изменчивость муравьев *Solenopsis richteri* и *S. wagneri* (Hymenoptera, Formicidae): статистический анализ морфологических признаков // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118, вып. 3. С. 283—298.
- 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.
- 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. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) // Тр. Рус. энтомол. общ-ва. 2009. Т. 79. 217 с.
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Орлова Е. С. Связь репродуктивных стратегий самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) с клещевой инвазией *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtiiidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Природничий альманах. Біологічні науки. 2013. Вип. 18. С. 135—146.
- Фирман Л. А., Русина Л. Ю. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Энтотом. обзор. 2009. Т. 88, вып. 2. С. 292—306.
- Фирман Л. А., Русина Л. Ю. Фенотипическое разнообразие самцов *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Природничий альманах. Біол. науки. 2011. Вип. 16. С. 152—162.
- 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.
- Brillet C., Tian-Chansky S. S., Le Conte Y. Abdominal waggings and variation of their rate of occurrence in the social wasp, *Polistes dominulus* Christ. I. Quantitative analysis // J. Insect Behav. 1999. Vol. 12. P. 665—686.
- Candolin U., Voigt H.-R. Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation susceptibility? // Oikos. 2001. Vol. 95. P. 225—230.
- Danforth B. N. The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. Vol. 29. P. 235—247.
- Evans J. D., Wheeler D. E. Gene expression and the evolution of insect polyphenisms // BioEssays. 2001. Vol. 23. P. 62—68.
- Fusco G. How many processes are responsible for phenotypic evolution? // Evol. Dev. 2001. Vol. 3. P. 279—286.
- Gadagkar R., Joshi N. V. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae) // Z. Tierpsychol. 1984. Vol. 64. P. 15—32.
- Gamboa G. J., Dew H. E. Intracolony communication by body oscillations in the paper wasp *Polistes metricus* // Insect. Soc. 1981. Vol. 28, N 1. P. 13—26.
- Garland Jr. T., Kelly S. A. Phenotypic plasticity and experimental evolution // J. Exp. Biol. 2006. Vol. 209. P. 2344—2361.
- Hunt J. H. The Evolution of Social Wasps. New York: Oxford University Press, 2007. 259 p.

- Hunt J. H., Wolschin F., Henshaw M. T., Newman T. C., Toth A. L., Amdam G. V. Differential gene expression and protein abundance evince ontogenetic bias toward castes in a primitively eusocial wasp // *PLoS One*. 2010. Vol. 5. P. e10674. doi:10.1371/journal.pone.0010674
- Itô Y. Behaviour and Social Evolution of Wasps: the Communal Aggregation Hypothesis. Oxford University Press, 1993. 159 p.
- Jeanne R. L. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 1972. Vol. 144. P. 63—150.
- Jeanne R. L. Vibrational signals in social wasps: a role in caste determination? / Gadau J., Fewell J. (eds) // *Organization of Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2009. P. 241—263.
- Jeanne R. L., Suryanarayanan S. A new model for caste development in social wasps // *Communicative & Integrative Biology*. 2011. Vol. 4, N 4. P. 373—377.
- Karsai I., Hunt J. H. Food quantity affects traits of offspring in the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Env. Entomol.* 2002. Vol. 31. P. 99—106.
- Keeping M. G. Social organization and division of labour in colonies of the polistine wasp, *Belonogaster petiolata* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1992. Vol. 31. P. 211—224.
- Kronforst M. R., Gilley D. C., Strassmann J. E., Queller D. C. DNA methylation is widespread across social Hymenoptera // *Curr. Biol.* 2008. Vol. 18, N 7. P. 287—288.
- Laforsch C., Tollrian R. Inducible defenses in multipredator environments: cyclo-morphosis in *Daphnia cucullata* // *Ecology*. 2004. Vol. 85. P. 2302—2311.
- Moczek A. P. Phenotypic plasticity and diversity in insects // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2010. Vol. 365. P. 593—603.
- Nijhout H. F. Development and evolution of adaptive polyphenisms // *Evolution & Development*. 2003. Vol. 5, N 1. P. 9—18.
- Pigliucci M., Murren C. J., Schlichting C. D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation // *J. Exp. Biol.* 2006. Vol. 209. P. 2362—2367.
- Pratte M., Jeanne R. L. Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps // *Z. Tierpsychol.* 1984. Vol. 66. P. 177—188.
- 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. Vol. 335. P. 79—82.
- Rusina L. Yu., Skorokhod O. V. The workers' mating and female-producing eggs in the orphaned colonies of the *Polistes dominulus* paper-wasps (Hymenoptera, Vespidae) in the Black Sea Reserve // *Vestn. zool.* 2005. Vol. 39, N 1. P. 70.
- Savoyard J. L., Gamboa G. J., Driscoll D. L., Foster R. L. The communicative meaning of body oscillations in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Insect. Soc.* 1998. Vol. 45. P. 215—230.
- Smith C. R., Toth A. L., Suarez A. V., Robinson G. E. Genetic and genomic analyses of the division of labour in insect societies // *Nature Reviews Genetics*. 2008. Vol. 9, N 10. P. 735—748.
- Smith C. R., Smith C. D., Robertson H. M. et al. Draft genome of the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus* // *Proc. Natn. Acad. Sci. USA*. 2011. Vol. 108, N 14. P. 5667—5672.
- Stearns S. C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity // *BioScience*. 1989. Vol. 39. P. 436—445.
- Strassmann J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses // *Florida Entomol.* 1981. Vol. 64. P. 74—88.
- Suzuki Y., Nijhout H. F. Evolution of a polyphenism by genetic accommodation // *Science*. 2006. Vol. 311. P. 650—652.
- Tindo M., Francescato E., Dejean A. Abdominal vibrations in a primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae: Polistinae) // *Sociobiology*. 1997. Vol. 29. P. 255—261.
- Weiner S. A., Toth A. L. Epigenetics in social insects: a new direction for understanding the evolution of castes // *Genet. Res. Internatn.* 2012. P. 1—11.

- West-Eberhard M. J. The Social Biology of Polistine Wasps. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, 1969. Vol. 140. 101 p.
- West-Eberhard M. J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity // Annu. Rev. Ecol. System. 1989. Vol. 20. P. 249—278.
- West-Eberhard M. J. Developmental Plasticity and Evolution. New York: Oxford University Press, 2003. 707 p.
- Wheeler D. E. One hundred years of caste determination in Hymenoptera / Kikuchi T., Azuma N., Higashi S. (eds) // Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects. Sapporo. Japan: Hokkaido University Press, 2003. P. 35—53.

Херсонский государственный университет,
Украина.
E-mail: lirusina@yandex.ru

Поступила 15 IV 2013.

SUMMARY

Analysis of connection of *Polistes dominula* males ontogeny longevity with the features of their colonies social structure was hold in July—August of 2012. Males developed in successful colonies with a foundress went through the stages of old-aged larvae and pupae more quickly than males from orphaned colonies. Successful colonies, compared with orphan ones, rear males with poorly melanized mesopleura more often. Males from two analyzed categories of colonies do not differ in the head and wings size. The influence of mechanical stress and nutrition during males' larval stages and foundresses' specific signaling behaviour on the *P. dominula* male phenotypic diversity is discussed.