

УДК 595.798

© Л. Ю. Русина, Л. А. Фирман, И. Ю. Русин и Х. К. Старр

К ВОПРОСУ О МАНИПУЛИРОВАНИИ СТРОИТЕЛЬНЫМ ГРУЗОМ И СПЕЦИАЛИЗАЦИИ РАБОЧИХ У ОС-ПОЛИСТИН (HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTINAE)

[L. Yu. RUSINA, L. A. FIRMAN, I. Yu. RUSIN a. Ch. K. STARR. TO THE ISSUE
OF PULP PARTITIONING AND WORKER SPECIALIZATION IN POLISTINAE WASPS
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, POLISTINAE)]

Специфика гнездостроительного поведения у ос-полистин сопряжена с особенностями организации и функционирования семьи, обозначенными Захаровым (1991) как ресоциальность и номосоциальность.

У ресоциальных видов с их небольшими открытыми гнездами, одиночной закладкой и годичным жизненным циклом особую роль в организации семей играет постимагинальная кастовая детерминация особей, приводящая к неполному разделению двух сфер функционирования — репродуктивной и обеспечения. Возрастной полиэтизм и индивидуальная специализация рабочих слабо развиты у нероящихся ресоциальных (independent-founding) ос-полистин и сильно выражены у номосоциальных (swarm-founding) видов, включая и виды с относительно небольшими семьями (Jeanne, 1991a, 1991b).

Рабочие ресоциальных видов начинают фуражировку в возрасте нескольких дней и в течение всей жизни сочетают ее с внутригнездовыми работами. В гнездо доставляются пища (нектар и добыча животного происхождения) и строительный материал (бумажная пульпа и вода). Вода используется также для охлаждения гнезда. Разделение функций между рабочими выражается как в предпочтении выполнения того или иного вида фуражировки (полиэтизм предпочтений), так и в характере манипулирования доставляемым грузом (task partitioning): фуражир сам выполняет все последующие действия с грузом либо частично или полностью передает этот груз другим членам семьи. Для некоторых ресоциальных видов показано увеличение частоты передачи груза другим рабочим в семье по мере ее роста (Post et al., 1988; Русина, 2006). Кроме того, у данной группы ос фуражиры склонны к передаче пищи, а не строительного материала.

Специализация рабочих с учетом характера манипулирования животным кормом и предпочтением строительной деятельности описана у *Polistes fuscatus* (F.) (Post et al., 1988). Выделяются 3 функциональные группы: 1) рабочие, отдающие предпочтение охоте, а не строительству; они склонны к передаче белкового груза; 2) поставщики строительного материала; не склонны передавать животный корм другим рабочим; и 3) нефуражирующие рабочие, занятые лишь внутригнездовой деятельностью. Сходная специализация отмечена у *P. dominula* (Christ), *P. nimpha* (Christ) и *P. gallicus* (L.), однако у двух последних видов активные строители включены в фор-

мирование и поддержание структуры доминирования между рабочими (Русина, 1999, 2006). Доминантные рабочие *Mischocyttarus mastigophorus* Richards чаще, чем подчиненные, собирают строительный материал и получают белковый корм от охотников (O'Donnell, 1998a)

Показано, что охотники в семьях *P. dominula*, гнездящихся на растениях, встречаются чаще, чем в семьях из гнезд в укрытиях (Русина, 2006). Эти различия могут быть обусловлены влиянием на фуражировочную активность обеспеченности семьи пищей или плотности гнездования. Результаты экспериментального исследования одного из факторов, а именно плотности гнездования, приводятся в данной работе.

Номосоциальные виды ос с высоким уровнем социальной организации достигают специализации рабочих посредством возрастного полиэтизма; кроме того, у них выражена индивидуальная специализация фуражиров. Манипулирование доставляемым грузом (строительный материал, вода, добыча животного происхождения и нектар) у этой группы видов полностью разделено на 2 подзадачи: сбор и использование. Фуражиры двух функциональных групп доставляют и передают другим особям пищу (животного происхождения и нектар) и гнездовой материал (древесная пульпа и вода). Отдельные фуражиры поставляют один или оба вида груза в течение всего периода активной фуражировки. Когда они переходят на другой вид груза, чаще он относится к той же функциональной группе (пищевой или гнездовой). Обнаружено, что у *Polybia occidentalis* (Olivier) и *Metapolybia* spp. чем больше семья, тем с большей вероятностью рабочие сохраняют приверженность к одному виду груза (Jeanne, 1986b; Karsai, Wenzel, 1998, 2000). Имеются данные о близком генетическом родстве среди рабочих *Polybia aequatorialis* (Zavattari), которые специализируются на доставке определенного материала (O'Donnell, 1996a, 1998b).

Специфика строительной деятельности и ее организации описана лишь у незначительного числа видов ос-полистин, что и побудило нас к наблюдениям за 3 палеарктическими и 6 неотропическими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На территории Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) (Украина, Херсонская обл.; Ивано-Рыбальчанский и Соленоозерный участки, 46°25' и 46°27' с. ш., 32°07' и 31°59' в. д. соответственно) в период с июня по август 2003—2009 гг. было проанализировано фуражировочное поведение 271 рабочей особи из 14 семей *Polistes gallicus*, а также 325 рабочих из 17 семей *P. dominula*. Аналогичные исследования 232 рабочих из 17 семей *P. nimpha* в Провальской степи (48°8' с. ш., 39°49' в. д.) Луганского природного заповедника (ЛПР) (Украина, Луганская обл.) проведены в июле 2009 г. С 25 октября 2004 по 16 января 2005 г. сходный анализ выполнен для 12 фуражиров из 3 семей *Mischocyttarus alfkeni* (Ducke), 27 фуражиров из 1 семьи *M. injucundus* (Saussure), 4 фуражиров из 2 семей *P. lanio* (F.), 16 фуражиров из 4 семей *P. versicolor* (Olivier), 328 фуражиров из 5 семей *Metapolybia cingulata* (F.) и 147 фуражиров из 2 семей *Protopolybia exigua* (Saussure), гнездящихся в д. Кора в 18 км от г. Сент-Августин на о. Тринидад (10°41' с. ш., 61°22' з. д.).

При описании демографии семьи использовался метод картирования гнезда (описания состава расплода осы в ячейках) и регистрации, а также индивидуального маркирования имаго (самок-основательниц, рабочих и самцов) (Русина, 2006).

Наблюдения за суточной активностью *Metapolybia cingulata* и *Protopolybia exigua* проводили в течение 4 дней с 6 до 19 ч местного времени. Специфику фуражировочной активности ос разных видов изучали ежедневно с 8.30 до 16.00 местного времени. Регистрировали вид доставляемого груза и характер манипулирования грузом на гнезде: 1) фуражир сам использует принесенный материал, 2) отдает часть материала другой особи (самке-основательнице и/или рабочей), и 3) отдает всю порцию. Во 2-м и 3-м вариантах в коммуникацию вовлекаются другие члены семьи.

Связь характера манипуляций со строительным грузом и размерами семей *Polistes nimpha* (каждую семью наблюдали по 2 ч), *P. gallicus* и *P. dominula* (ежегодно 2 или 3 семьи этих видов наблюдали в течение 6 ч каждую) проанализировали с помощью теста корреляции Спирмана.

Влияние плотности гнездования на характер предпочтений фуражирами *P. dominula* сбора строительного материала или охоты было смоделировано в природных условиях ЧБЗ в июне 2005 г. Семьи, найденные в мае—июне, были перенесены в садки и оставлены на прежнем месте гнездования. Среди поселений ос были выбраны два таких, в которых гнезда располагались друг от друга на расстоянии более 15 м. Ночью в каждом из поселений к одному гнезду, названному резидентным, перемещали 2 гнезда таким образом, что на площадке в 1 м² оказывались 3 гнезда. Анализ предпочтения рабочими того или иного типа фуражировки и форм манипулирования грузом был проведен в резидентных семьях до и после экспериментального повышения плотности гнездования. Выделяли следующие полиэтические группы: 1) строители — рабочие, предпочитающие сбор бумажной пульпы, а после охоты не передающие белковый корм другим членам семьи; 2) охотники — чаще доставляли в гнездо белковый корм, а не бумажную пульпу; 3) фуражиры без предпочтений, совмещающие в приблизительно равной степени охоту и доставку строительного материала; 4) нектароносы; 5) водоносы и 6) внутригнездовые рабочие (Русина, 2006). Сравнение встречаемости рабочих, принадлежавших к разным полиэтическим группам, проводилось с помощью критерия χ^2 .

Специализация рабочих у номосоциальных *Metapolybia cingulata* и *Protopolybia exigua* была изучена путем удаления 1) части гнездовой оболочки и 2) наиболее активных фуражиров из недавно отроившихся (трех — *M. cingulata* и одной — *P. exigua*) и зрелых (трех — *M. cingulata* и одной — *P. exigua*) семей.

Общее число прилетов со строительным материалом составило 1343, общая продолжительность наблюдений равняется 402 ч.

В тексте при нормальном распределении признаков выборку представляли в виде среднего $M \pm$ среднеквадратическое отклонение SD, а в случае распределения, отличающегося от нормального, — в виде медианы $Me [25; 75]$ (25 и 75 — 1-й и 3-й квартили) (Гланц, 1999). Приводили также минимальные и максимальные значения признака [min; max]. Полученные результаты были статистически обработаны с помощью программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft, Inc. USA 1984—2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

РЕСОЦИАЛЬНЫЕ ВИДЫ ОС-ПОЛИСТИН

Характер манипулирования строительным материалом. После прилета в гнездо фуражира с грузом наблюдается ряд элементов поведения, сходных у разных видов. Если последовательность действий с животным кормом и нектаром характеризуется высокой изменчивостью, то процесс постройки гнезда у изученных видов в значительной степени сходен и включает следующие элементы: доставка древесной пульпы — пережевывание — поиск места строительства (при перемещении самка-основательница виляет и/или постукивает, либо не виляет и не постукивает брюшком) — отнятие части или всего комка материала самкой-основательницей — строительство основания или стенки ячеек/стебелька. Однако в отличие от *Polistes dominula* самки-основательницы *P. nimpha* и *P. gallicus*, а у последнего вида также и рабочие, виляют брюшком, удерживая в мандибулах пережеванную бумажную пульпу и отыскивая подходящее место для ее использования.

У всех изученных нами видов фуражиры передавали друг другу только пищу, а строительный материал и воду использовали сами. Иногда самка-основательница отнимала у фуражиров строительный материал (частично или полностью). Такое поведение самки-основательницы наблюдалось у всех изученных нами ресоциальных видов ос, кроме *P. lanio* и *Mischocyttarus injucundus*. Последнее, однако, могло быть связано с малой

продолжительностью наблюдений и небольшим числом семей, взятых для анализа.

Следует отметить, что такое поведение чаще регистрировалось у самок-основательниц с высокой плодовитостью. Так, в период исследований семьи *P. niphа* на территории ЛПР имели следующие показатели: размеры гнезд — 95 [62; 114] [49; 192] ячей (здесь и далее приводятся усредненные показатели в виде медианы, квартилей, минимального и максимального значения признака Me [25; 75] [min; max]), число рабочих 12 [8; 18] [4; 32], число яиц 25 [11; 32] [5; 40], число личинок младшего возраста 6 [5; 10] [1; 14], число личинок старшего возраста 14 [10; 23] [4; 28] и число куколок 19 [9; 22] [6; 32]. Частота прилетов рабочих со строительным материалом достигала в среднем 3 (максимально — 7) случ./ч.

Обнаружена положительная корреляция между числом яиц в гнезде (показателем плодовитости самок-основательниц), с одной стороны, и размерами гнезд, а также числом куколок и рабочих — с другой ($r_s = 0.76, 0.68$ и 0.66 ; $n = 17$; $0.001 < p < 0.01$ соответственно).

Кроме того, чем больше были гнезда *P. niphа* (учитывалось число ячеек, рабочих, яиц и куколок), тем чаще самки-основательницы отнимали строительный материал у прилетающих с ним фуражиров ($r_s = 0.80, 0.85, 0.77$ и 0.72 ; $n = 17$; $0.0001 < p < 0.05$ соответственно).

На территории ЧБЗ в годы роста численности популяции (2003 и 2008 гг.), когда семьи были почти в 2 раза более крупными, чем в годы пика и периода спада численности (2004—2007 и 2009 гг.), число случаев отнятия строительного материала у рабочих самками-основательницами было в 1.5 раза больше у *P. gallicus* и в 4 раза — у *P. dominula*. Обнаружена положительная корреляция между частотой отнимания основательницами строительных материалов и размерами семей у *P. gallicus* ($r_s = 0.69$; $p < 0.05$) и числом рабочих в гнездах — у *P. dominula* ($r_s = 0.73$; $p < 0.01$).

Влияние плотности гнездования на специализацию рабочих. Случаев отнятия строительного материала у рабочих не наблюдалось. В ходе эксперимента в семьях изменилось численное соотношение рабочих разных полиэтических групп ($\chi^2 = 11.41$; $df = 5$; $p < 0.05$) (см. таблицу).

Рабочие, которые до опыта совмещали в приблизительно равной степени охоту и добычу строительного материала, переключились на поставку строительного материала. Активные строители практически полностью перестали охотиться. Так, до начала эксперимента отмечено 4—12 поставок строительного материала против 1—4 животного корма, а после экспери-

Состав полиэтических групп рабочих особей *Polistes dominula* до (1) и после (2) экспериментального повышения плотности гнездования

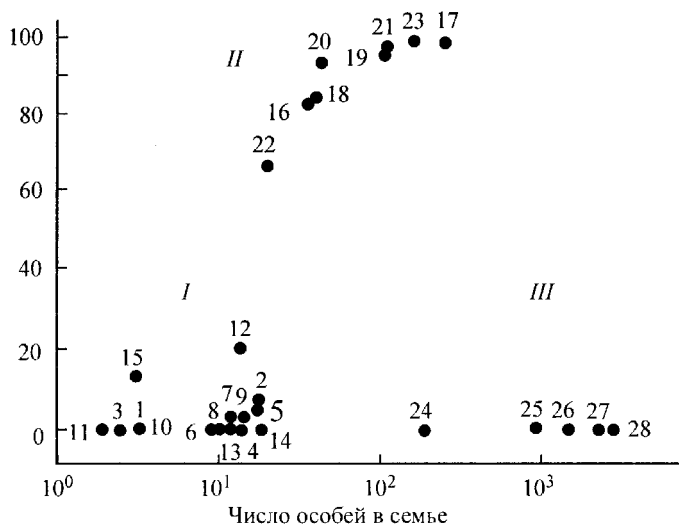
Полиэтические группы	Встречаемость рабочих, %			
	семья № 80		семья № 53	
	1	2	1	2
Строители	11.54	42.87	8.33	29.63
Охотники	23.08	10.71	16.67	14.81
Фуражиры без предпочтений	46.15	28.57	33.33	25.93
Нектароносы	15.38	10.71	25	18.52
Водоносы	3.85	3.57	4.17	7.41
Внутригнездовые рабочие	0	3.57	12.5	3.70
Всего рабочих	26	28	24	27

мента — 9—18 против 0—1. У рабочих-строителей отмечено 5 случаев яйце-кладки, при этом 345 из 494 актов доминирования (69.8 %) совершено самками-основательницами по отношению к этим рабочим. Концы крыльев последних были повреждены в результате агрессивных действий самок-основательниц. Анатомирование 3 рабочих-строителей из гнезда № 80 показало наличие развитых яичников и готовых к откладке яиц, однако их сперматеки были пусты, т. е. эти рабочие не участвовали в спаривании.

НОМОСОЦИАЛЬНЫЕ ВИДЫ ОС-ПОЛИСТИН

Из 75 найденных гнезд *Metapolybia cingulata* 3 (4 %) находились на стадии, предшествовавшей выходу рабочих нового поколения (длина гнезд 5—9 см), из 21 гнезда (28 %) рабочие уже вышли (15—62 см), остальные гнезда были брошены (68 %). Большинство брошенных гнезд (более 70 %) имело размеры 3—10 см; по-видимому, они были основаны в предшествующие годы и погибли на ранних стадиях развития семей.

Первые вылеты рабочих из гнезд *M. cingulata* и *Protopolybia exigua* начинались около 6 ч по местному времени, а заканчивались после 19 ч. Максимальная фуражировочная активность отмечена с 11 до 12 ч. Для крупных семей *M. cingulata* этот показатель достигал 42 вылетов и 34 прилетов в среднем за 10 минут наблюдений, а для маленьких семей — соответственно 12 и 10. Для *P. exigua* эти показатели составляли соответственно 37, 29 и 16, 14. Доставка корма и строительного материала не прекращалась и в дождь, хотя активность ос снижалась.



Характер манипуляций со строительным грузом в семьях социальных ос (по: Jeanne, 2003, с дополнениями).

I — ресоциальные виды подсем. Polistinae: 1, 2 — *Polistes fuscatus* (F.) (по: Downing, Jeanne, 1987); 3 — *P. instabilis* Saussure (по: Downing, Jeanne, 1987); 4, 5 — *P. gallicus* (L.); 6, 7 — *P. dominula* (Christ); 8, 9 — *P. nimpha* (Christ) (Луганский природный заповедник, Украина, июль 2009 г.); 10 — *P. versicolor* (Olivier); 11 — *P. lanio* (F.); 12 — *Mischocyttarus dreuseni* (Saussure) (по: Jeanne, 1972); 13 — *M. mastigophorus* Richards (по: O'Donnell, 1998); 14 — *M. injucundus* (Saussure); 15 — *M. alpheni* (Ducke). II — номосоциальные виды подсем. Polistinae: 16, 17 — *Polybia occidentalis* (Olivier) (по: Jeanne, 1986); 18, 19 — *Protopolybia exigua* (Saussure); 20 — *Metapolybia aztecoides* Richards (по: Karsai, Wenzel, 1998); 21 — *M. mesoamerica* Smetthurst et Carpenter (по: Karsai, Wenzel, 1998); 22, 23 — *M. cingulata* (F.). III — виды подсем. Vespinae: 24 — *Vespula atropilosa* (Sladen) (здесь и далее по: Jeanne, 2005); 25 — *V. germanica* (F.); 26 — *V. pennsylvanica* (Saussure); 27 — *V. squamosa* (Drury); 28 — *V. vulgaris* (L.). 5, 7 — данные авторов: Черноморский биосферный заповедник, Украина, июль—июль 2003—2009 гг.; 10, 11, 14, 15, 19, 23 — о. Три니다д, октябрь—январь 2004—2005 гг. По оси ординат — частота полной передачи строительного материала, %.

Степень специализации рабочих коррелирует с возрастом семьи. В молодых семьях *M. cingulata* и *P. exigua* поставщики строительного материала (2—5 рабочих) составляли более 5 % особей. Помимо строительного материала они приносили воду. Доля полной передачи строительного материала была выше у *P. exigua* (82.2 %, 37 из 45 наблюдавшихся случаев), чем у *M. cingulata* (69.7 %, 46 из 66) (см. рисунок). Это может быть связано с размерами недавно отроившейся семьи *P. exigua*, состоявшей из более чем 90 особей. В течение 2 недель рабочие соорудили на листе *Dracaena fragrans* (L.) гнездо без оболочки с 303 ячейками.

В больших семьях после выхода рабочих фуражиры, как правило, специализируются на доставке только одного из типов материала. Сборщики строительного материала сами гнездо не строят, а передают доставленный груз 1—3 строителям, которые разделяют строительный материал между несколькими рабочими. Доля полной передачи строительного материала в семьях после появления рабочих нового поколения у каждого из изучаемых видов была выше, чем до выхода рабочих: 97.6 % (84 из 86 случаев) для *P. exigua* и 98.3 % (238 из 242) для *M. cingulata* (см. рисунок).

После удаления внешней оболочки гнезда в 3 небольших семьях *M. cingulata* только на одном, самом крупном, она была восстановлена. Два других гнезда были покинуты, на них осталось по 6—8 рабочих. В 3 крупных гнездах с рабочими нового поколения удаленные оболочки были восстановлены. По-видимому, роевые семьи более чувствительны к повреждению гнезда.

Удаленных во втором эксперименте поставщиков строительного материала в крупных семьях заменили рабочие особи в возрасте 15—17 дней, которые ранее ухаживали за расплодом, а некоторые из них занимались также и строительством.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди общественных ос наиболее сложной организацией сообществ и регуляцией фуражировочной активности обладают номосоциальные виды с роевым основанием семьи, децентрализованным управлением и разделением двух сфер функционирования (Jeanne, 1991a, 1991b, 2003; Захаров, 1991). В семьях ресоциальных видов отмечаются преимущественно централизованные формы регуляции фуражировочной активности рабочих, в том числе и строительной (Jeanne, 2003). Как показывают литературные и наши данные (см. рисунок), поставщики редко передают строительный материал другой особи. Случаи передачи бумажной пульпы от поставщиков другим особям редки и обычно связаны с отнятием груза основательницей. Поскольку обнаружены положительные корреляции частоты проявления такого поведения у самок-основательниц с размерами их семей, можно предположить, что отнятие строительного груза связано с индивидуальными особенностями основательниц, в частности с их плодовитостью.

Как показывают результаты эксперимента, индивидуальная специализация рабочих *Polistes dominula* невысока, и регуляция жизнедеятельности семьи у этого вида осуществляется перераспределением фуражировочной активности особей. Так, экспериментальное повышение плотности гнездования семей привело к увеличению доли особей, занятых сбором бумажной пульпы, а также к фертилизации (развитию яичников) некоторых из них. Это также свидетельствует о неполном разделении репродуктивной сферы и сферы обеспечения.

В целом увеличение функциональной группы строителей и учащение агрессивных контактов с ними со стороны самки-основательницы может вы-

ступать механизмом регуляции численности популяции на семейном уровне организации.

Описанные в литературе внутри- и межвидовые различия в характере полиэтических групп рабочих, а также связь полиэтизма с иерархией доминирования, по-видимому, могут рассматриваться как адаптация к месту гнездования (Jeanne, 1972; Strassmann et al., 1984; Downing, Jeanne, 1987; Post et al., 1988; O'Donnell, 1995, 1996b; Русина, 2006). Семьи номосоциальных видов ос существуют без этапа ресоциализации, сооружают гнезда с оболочкой, основывая их роем, состоящим из половых особей и рабочих. Функционирование таких семей не ограничено сроками жизни репродуктивных особей и включает преимагинальную кастовую детерминацию, полное разделение двух сфер функционирования и децентрализованные формы организации фуражировочной активности.

У номосоциальных видов муравьев рабочие особи вступают в конкуренцию из-за предпочтительных функций в сфере обеспечения семьи (Захаров, 1991). Показано, что такой предпочтительной функцией является внегнездовая деятельность (Захаров, 1981, 1991). Так, у *Cataglyphis setipes* F. при удалении из семьи охотников их замещали особи из числа внутригнездовых. После возвращения в семью прежние охотники восстановили свою деятельность, а часть новых фуражиров возвратилась к внутригнездовой активности (Захаров, 1975). Таким образом, в сфере обеспечения, как и в сфере репродукции, складывается определенная иерархия особей. Имеется ли подобное явление у ос? До сих пор этот вопрос не был задан, отчасти по той причине, что внимание большинства исследователей ос остается сконцентрированным на репродуктивной конкуренции и отборе родичей.

По мнению Джинна (Jeanne, 2003), основное различие между ре- и номосоциальными видами заключается в характере манипулирования грузом. Полная передача материала у номосоциальных полистин делает возможным возникновение возрастного полиэтизма и усложнение семейной организации.

В качестве меры сложности организации семьи Андерсон с соавт. (Anderson, McShea, 2001; Anderson et al., 2001) предлагают принять степень кооперирования и координации, необходимые для ее успешного функционирования. Простейший из выделяемых ими уровней сложности — индивидуальный — включает выполнение особью какой-либо деятельности, не требующей кооперирования или координации с другими особями (например, строительство гнезда у ресоциальных видов ос). При групповом уровне две или большее число особей выполняют одну и ту же работу, но должны действовать согласованно для достижения успеха (например, совместная транспортировка груза несколькими особями муравьев). Командный уровень также требует участия двух или большего числа особей, однако в этом случае выполняемая работа подразделяется на соответствующее число подзадач, которые необходимо выполнять слаженно для завершения работы (например, сооружение гнезда у муравьев-портных). Наконец, уровень расчлененной деятельности также включает две или большее число подзадач, но в отличие от командного уровня они выполняются последовательно (например, сборщики собирают нектар, а особи-приемщики запасают его в гнезде). Эту схему Джинн (Jeanne, 2003) использовал для сравнительного анализа групп ос. Поскольку все акты фуражировки у ресоциальных полистин представляют собой индивидуальный уровень организации деятельности, то социальное устройство их семей проще. Несмотря на то, что у *Ropali-dia marginata* (Lepelletier) в отличие от других ресоциальных видов имеется отчетливо выраженный возрастной полиэтизм, фуражиры, вернувшись на гнездо, все же хотя бы частично используют принесенную пульпу и добычу сами (Naug, Gadagkar, 1998; Naug, 2001; Gadagkar, 2001), т. е. разделение

задачи строительства у этих ос факультативно. Только при разделении деятельности одни рабочие могут специализироваться на фуражировке, а другие — на внутригнездовой работе (Jeanne, 1986a; Anderson, Ratnieks, 1999).

Строительная деятельность у номосоциальных видов ос-полистин не просто разделена на доставку бумажной пульпы и собственно строительство, которые выполняются разными особями, но и сопряжена с подачей воды водоносами или водоприемщиками. Эта форма деятельности, таким образом, может рассматриваться как командная. Кроме того, сборщики строительного материала, как правило, возвращаются со слишком большим грузом, чтобы строить самим, и вынуждены передавать хотя бы часть материала гнездовым рабочим, которую те распределяют между собой (Jeanne, 1986b; O'Donnell, Jeanne, 1990; Karsai, Wenzel, 1998).

Количественные различия между ресоциальными и номосоциальными видами в частоте полной передачи строительного груза представлены на рисунке. У *Polybia* и *Metapolybia* сборщик строительного материала приносит груз в 6—8 раз больше того, что может переработать строитель. Таким образом достигается большая продуктивность транспортировки в пересчете на один рейс, что было бы невозможным без передачи части груза строителям (Jeanne, 1986b; Karsai, Wenzel, 2000; наши данные). Возникающие при этом задержки, когда фуражиры *Polybia* ожидают очереди, чтобы отдать груз, компенсируются уменьшением энергозатрат на доставку материала (Jeanne, 1986b). Очереди способствуют регуляции числа фуражиров и приемщиков в соответствии с меняющимися условиями среды (Ratnieks, Anderson, 1999). Интересно отметить, что у *Metapolybia* регуляцию строительной активности осуществляют водоносы (Karsai, Wenzel, 2000).

Особенность гнезд метаполибий составляет наличие оболочки с прозрачными окнами (windows), возможно, построенными из продукта экзокринных желез (FitzGerald, 1938). Можно предположить, что секрет выделяется молодыми рабочими, что и объясняет восстановление оболочки в крупных семьях, вырастивших новую генерацию потомства. Мы предполагаем, что каждый рой *M. cingulata* имеет уникальный возрастной состав рабочих, как и у *M. azteca* Araujo (Forsyth, 1981). Относительно высокая смертность семей до выхода рабочих нового поколения связана с гибелью поставщиков строительного материала и отсутствием молодых рабочих в рое.

Механизмы организации строительной деятельности номосоциальных видов исследованы лишь у представителей двух родов. При этом очевидна необходимость изучения в этом аспекте представителей родов *Protopolybia* Ducke, *Agelaia* Lepeletier, *Brachygastra* Perty и *Parachartergus* von Ihering, наиболее богатых видами и важных для понимания эволюции социального образа жизни у этой группы насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны дирекции и сотрудникам Черноморского биосферного и Луганского природного заповедников за содействие в проведении исследования. Мы выражаем искреннюю благодарность за помощь в проведении экспериментов на территории этих заповедников студентам Херсонского государственного университета О. Максимовой, Е. Орловой и А. Гулак, а в Тринидаде — Сапе Бхарат (Sarah Bharat), Бобби и Сюзан Биссондиал (Bobby and Susanne Bissoondial).

- Захаров А. А. Функциональные группы и конкуренция особей в семье муравьев *Cataglyphis setipes turcomanica* // Вопр. зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1975. С. 47—49.
- Захаров А. А. Поведенческая организация семьи у муравьев // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1981. С. 34—58.
- Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 276 с.
- Русина Л. Манипулирование с доставленным грузом у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) // Вестн. зоологии. 1999. Вып. 5. С. 105—108.
- Русина Л. Ю. Осы-полисты в природных и антропогенных ландшафтах Нижнего Приднепровья. Херсон: Изд-во Херсон. гос. ун-та, 2006. 200 с.
- Anderson C., Franks N. R., McShea D. W. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies // Anim. Behav. 2001. Vol. 62. P. 643—651.
- Anderson C., McShea D. W. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies // Biol. Rev. 2001. Vol. 76. P. 211—237.
- Anderson C., Ratnieks F. L. W. Task partitioning in insect societies. I. Effect of colony size on queueing delay and colony ergonomic efficiency // Amer. Nat. 1999. Vol. 154. P. 521—535.
- Downing H. A., Jeanne R. J. A comparison of nest construction behavior in two species of *Polistes* paper wasps (Insecta, Hymenoptera: Vespidae) // J. Ethol. 1987. Vol. 5. P. 53—66.
- FitzGerald D. Vesey. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) from Trinidad, with a note on the genus *Trypoxylon* Latreille // Trans. R. Ent. Soc. London. 1938. Vol. 87. P. 181—191.
- Forsyth A. B. Swarming activity of polybiine social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini) // Biotropica. 1981. Vol. 13. P. 93—99.
- Gadagkar R. The social biology of *Ropalidia marginata*: toward understanding the evolution of eusociality. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2001. 368 p.
- Jeanne R. L. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. 1972. Vol. 144. P. 63—150.
- Jeanne R. L. The evolution of the organization of work in social insects // Monit. Zool. Ital. (N. S.). 1986a. Vol. 20. P. 119—133.
- Jeanne R. L. The organization of work in *Polybia occidentalis*: costs and benefits of specialization in a social wasp // Behav. Ecol. Sociobiol. 1986b. Vol. 19. P. 333—341.
- Jeanne R. L. The swarm-founding *Polistinae* // Ross K. G., Matthews R. W. (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, 1991a. P. 191—231.
- Jeanne R. L. Polyethism // Ross K. G., Matthews R. W. (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, 1991b. P. 389—425.
- Jeanne R. L. Regulation of nest construction behavior in *Polybia occidentalis* // Anim. Behav. 1996. Vol. 52. P. 473—488.
- Jeanne R. L. Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps // Kikuchi T., Azuma N., Higashi S. (eds). Genes, behaviors and evolution of social insects. Sapporo: Hokkaido University Press, 2003. P. 81—130.
- Karsai I., Wenzel J. W. Productivity, individual-level and colony-level exibility, and organization of work as consequences of colony size // Proc. Natn. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95. P. 8665—8669.
- Karsai I., Wenzel J. W. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps // J. Insect Behav. 2000. Vol. 13. P. 111—140.
- Naug D. Ergonomic mechanisms for handling variable amounts of work in colonies of the wasp *Ropalidia marginata* // Ethology. 2001. Vol. 107. P. 1115—1123.
- Naug D., Gadagkar R. The role of age in temporal polyethism in a primitively eusocial wasp // Behav. Ecol. Sociobiol. 1998. Vol. 42. P. 37—47.
- O'Donnell S. Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae) // Insectes Soc. 1995. Vol. 42. P. 17—29.
- O'Donnell S. RAPD markers suggest genotypic effects on forager specialization in a eusocial wasp // Behav. Ecol. Sociobiol. 1996a. Vol. 38. P. 83—88.

- O'Donnell S. Reproductive potential and division of labor in wasps: are queen and worker behavior alternative strategies? // *Ethol., Ecol., Evolution*. 1996b. Vol. 8. P. 305—308.
- O'Donnell S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1998a. Vol. 43. P. 327—331.
- O'Donnell S. Genetic effects on task performance, but not on age polyethism, in a swarm-founding eusocial wasp // *Anim. Behav.* 1998b. Vol. 55. P. 417—426.
- O'Donnell S., Jeanne R. L. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1990. Vol. 27. P. 359—364.
- Post D. C., Jeanne R. L., Erickson H. E. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus* // Jeanne R. L. (ed.). *Inter-individual behavior variability in social insects*. Boulder: Westview, 1988. P. 283—321.
- Ratnieks F. L. W., Anderson C. Task partitioning in insect societies // *Insectes Soc.* 1999. Vol. 46. P. 95—108.
- Strassmann J. E., Meyer D. C., Matlock R. L. Behavioral castes in the social wasps, *Polistes exclamans* // *Sociobiology*. 1984. Vol. 8. P. 211—224.

Херсонский государственный университет,
Украина.

Поступила 22 V 2011.

SUMMARY

The study looks into the character of pulp partitioning in three Palaearctic Polistinae wasps (*Polistes dominula* and *P. gallicus* in the Black Sea Biosphere Reserve, and *Polistes nimpha* in the Lugansk Nature Reserve of Ukraine) and in six Neotropical species (*P. lanio*, *P. versicolor*, *Mischocyttarus injucundus*, *M. alfeni*, *Metapolybia cingulata* and *Protopolybia exigua* in Trinidad).

In resocial *Polistes* and *Mischocyttarus* wasp species, all cases of the occurrence of pulp partitioning were connected with foundresses' aggressive actions.

The experimental increasing of *P. dominula* nesting density led to a change in the worker proportion in task polyethism groups. Some workers practically stopped hunting and switched over to pulp delivery. Some of these workers had developed ovaries and laid eggs.

The experimentally removed part of nest envelope in the nomosocial wasp *Metapolybia cingulata* was restored only in colonies that had young workers.

The article discusses specific features of nest building activity in resocial and nomosocial Polistinae wasps.