

УДК 595.798 (591.151)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСЫ *POLISTES ALBELLUS GIORDANI* SOIKA, 1976 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

© 2021 г. А. Ю. Косякова,^{1*} А. В. Гилев,^{2**} Р. П. Ноймейер,^{3***}
Л. Ю. Русина^{4****}

¹Национальный парк «Мещера»
ул. Интернациональная, 111, Гусь-Хрустальный, Владимирская обл., 601501 Россия
*e-mail: ainsel@list.ru

²Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия
**e-mail: gilev@ipae.uran.ru

³Цюрихский университет
Люгисландштрассе, 56, Цюрих, 8051 Швейцария
***e-mail: neumeyer.funk@icloud.com

⁴Московский зоопарк
ул. Большая Грузинская, 1, Москва, 123242 Россия
****e-mail: lirusina@yandex.ru

Поступила в редакцию 2.07.2021 г.

После доработки 14.11.2021 г.

Принята к публикации 14.11.2021 г.

Работа посвящена описанию изменчивости окраски и меланинового рисунка социальной осы *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae), распространенной от Западной Европы (Франция) до Монголии, Китая и Приморского края России. Изучены 590 самок и 101 самец. Фенотипическая изменчивость у самок *P. albellus* прослежена на мезоскутуме, 1-м и 2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы, а у самцов помимо этих структур на клипеусе и тазиках. Анализ связи элементов рисунка с пространственно-временными особенностями гнездования был проведен в двух локальных поселениях ос в Центральной Мещере (Рязанская обл., Россия). Самки-основательницы разных морфотипов различаются по срокам начала гнездования, высоте прикрепления гнезда и по склонности к образованию скоплений. Выборки самок-основательниц из разных поселений фенотипически отличаются как от выборок рабочих, так и одна от другой. В каждом локальном поселении выборки рабочих и будущих самок-основательниц фенотипически сходны.

Варианты рисунка мезоскутума связаны с влажностью местообитания: в сухих биотопах у рабочих выше доля темных вариантов. Неоднородность условий среды может способствовать увеличению изменчивости меланинового рисунка ос.

Ключевые слова: социальные осы, Vespidae, *Polistes albellus*, фенотипическая изменчивость, меланиновый рисунок.

DOI: 10.31857/S0367144521040043

Осы-полисты широко распространены по всему миру и относятся к наиболее интенсивно изучаемым группам ресоциальных насекомых (Reeve, 1991; Röseler, 1991). Черно-желтый рисунок ос-полистов чрезвычайно изменчив и дает простые и надежные признаки в популяционно-экологических и поведенческих исследованиях (Tibbets, Dale, 2004; Русина, 2009).

Одна из основных особенностей ос-полистов умеренных широт как объектов таких исследований – наличие в их жизненном цикле трех периодов: 1) спаривания самцов и будущих основательниц (конец лета – начало осени), 2) зимовки оплодотворенных основательниц и 3) основания семей (последний длится весной немногим более месяца). Представляется интересным изучение такого цикла методами популяционной морфологии (Яблоков, 1976; Яблоков, Ларина, 1985; Сергиевский, 1985, 1987 и др.): поиск таких признаков меланинового рисунка (фенов), которые могут маркировать в популяции ос-полистов функционально различающихся особей.

У ряда видов ос-полистов описана изменчивость меланинового рисунка и на этой основе детально изучены фенотипическая структура локальных поселений ос и ее сезонная и многолетняя динамика, а также выбор брачного партнера будущими основательницами (Русина и др., 2004а, 2004б, 2006, 2007а, 2007б, 2007в, 2009; Русина, Лопатин, 2009; Русина, Орлова, 2009; Фирман, Русина, 2009). Выявлены циклические изменения фенотипической структуры в меняющихся погодных условиях сезона (Русина и др., 2004а, 2007а; Rusina et al., 2011). Существенное влияние на фенотипический состав популяции оказывает степень зараженности паразитами и паразитоидами (Русина, 2009; Русина, Орлова, 2011). У самок-основательниц разных морфотипов были выявлены отчетливые предпочтения способов основания гнезда и различия в агрессивности (Русина и др., 2007б, 2007в, 2009). Так, самки *Polistes dominula* (Christ, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) с темными вариантами рисунка клипеуса предпочитали гнездиться в одиночку (гаплометроз), а в случае основания семьи группой (плеометроз) становились доминантами, тогда как осы со светлыми вариантами чаще предпочитали гнездиться совместно (Русина и др., 2007б). Некоторые авторы отмечают, что рисунок клипеуса у этого вида выполняет социальную функцию, позволяя особям распознать ранг друг друга (Tibbets, 2002; Tibbets, Dale, 2004).

Широко распространенные виды отличаются большим разнообразием условий обитания и часто демонстрируют высокий уровень изменчивости и внутривидовой фенотипической дифференциации (Русина и др., 2008). Одним из перспективных объектов популяционно-экологических исследований является оса *P. albellus* Giordani Soika, 1976, которая распространена от Западной Европы (Франция) до Приморского края России, Монголии и Китая (Neumeyer et al., 2014, 2015).

Целями нашей работы были описание фенотипической изменчивости ос *P. albellus* из локальных поселений в Центральной Мещере и изучение связи меланинового рисунка самок-основательниц с пространственно-временными особенностями их гнездования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основная часть материала по изменчивости окраски и меланинового рисунка *P. albellus* была собрана в июне–августе 2019 г. на территории Центральной Мещеры (Россия, Рязанская обл.): из двух локальных поселений в окрестностях дер. Уткино (табл. 1, рис. 1) и дер. Снохино (табл. 1,

Таблица 1. Места сбора самок и самцов *Polistes albellus* Giordani Soika

Выборки	Населенный пункт	Координаты	Число, экз.
Россия			
<i>Рязанская обл.</i>			
1-е локальное поселение	Клепиковский р-н, дер. Уткино	55°08' с. ш., 40°32' в. д.	110 ♀ (живые осы)
2-е локальное поселение	дер. Снохино	55°08' с. ш., 40°36' в. д.	302 ♀, 101 ♂ (живые осы)
Одиночные гнезда	с. Гришино	55°04'6" с. ш., 40°21'18" в. д.	158 ♀ (живые осы)
	дер. Савино	55°06'47" с. ш., 40°33'33" в. д.	
		55°06'35" с. ш., 40°33'32" в. д.	
	дер. Коренево	55°09'20" с. ш., 40°34'52" в. д.	
	пос. Тума	55°09'30" с. ш., 40°32'47" в. д.	
	дер. Снохино	55°08'40" с. ш., 40°36'07" в. д.	
		55°08'40" с. ш., 40°36'12" в. д.	
		55°08'40" с. ш., 40°36'03" в. д.	
<i>Башкирия</i>	Ишимбайский р-н, с. Зигановка	53°36'57" с. ш., 56°34'14" в. д.	3 ♀ (по фотографиям В. А. Валуева)
	Благоварский р-н, дер. Удрякбаш	54°31'41" с. ш., 54°57'28" в. д.	
	Буздякский р-н, дер. Новокилимово	54°29'57" с. ш., 54°37'14" в. д.	
<i>Забайкальский край</i>	Дульдургинский р-н, Национальный парк «Алханай»	50°41'50" с. ш., 113°27'6" в. д.	1 ♀ (по фотографиям Р. Ю. Абашеева; Осы России. [Интернет-ресурс])
<i>Оренбургская обл.</i>	Сакмарский р-н, дер. Донское	52°3'28" с. ш. 55°25'12,6" в. д.	1 ♀ (Neumeyer et al., 2015)
Швейцария	Баума	47°23'00" с. ш., 08°50'49" в. д.	8 ♀ (по фотографиям Р. П. Ноймейера, К. Доблер Гросс)
Казахстан	г. Зайсан	47°14' с. ш., 84°56'	1 ♀ (Neumeyer et al., 2015)

рис. 2). Особи из одиночно расположенных гнезд были описаны по материалу, собранному близ с. Гришино, пос. Тума и деревень Савино, Снохино и Коренево. Кроме того, меланиновый рисунок ос был проанализирован по фотографиям, сделанным Р. П. Ноймейром и К. Доблер Гросс в окрестностях населенного пункта Баума (Швейцария), В. А. Валуевым в Башкирии, Р. Ю. Абашеевым в Забайкальском крае (Осы России. [Интернет-ресурс]) и опубликованным в статье (Neumeyer et al., 2015). Всего изучены 590 самок и 101 самец.

При описании изменчивости меланинового рисунка на разных частях тела *P. albellus* использовали его схемы, предложенные для других видов, в частности *P. dominula* и *P. nimpha* (Christ,



Рис. 1. Влажный злаково-разнотравный луг, окр. дер. Уткино (55°08' N, 40°32' E, 01.VII.2019). Фотография А. Ю. Косяковой.

1791) (Русина и др., 2004б, 2006; Русина, 2009), выделяя ряды изменений по усилению степени меланизации (Филиппов, 1961).

Сезонные изменения фенотипической структуры локальных поселений были изучены на территории Центральной Мещеры.

Локальные поселения ос были обнаружены на двух участках, которые различались структурой и увлажненностью почвы: 1-й – дерново-подзолистая с перегнойно-глеевыми пятнами под влажными злаково-разнотравными лугами (преимущественно с манником большим *Glyceria maxima* (Harm.) Holmb); 2-й – хорошо дренированная, сложенная песками с отдельными прослоями суглинков, дерново-слабоподзолистая почва под разнотравно-вейниковой залежью, зарастающей соснами *Pinus sylvestris* L. (Анненская и др., 1983).

Были описаны пространственные (высота прикрепления сота, вид и высота растения, расстояние до ближайшего гнезда и скученность гнезд на площадке 10 × 10 м) и демографические (число ячей, личинок IV и V возрастов, куколок, рабочих) параметры каждого гнезда и морфологические особенности (меланиновый рисунок) у отловленных в них и окольцованных 76 самок-основательниц (рис. 3). Демографические замеры для всех гнезд были произведены в один день для каждого из поселений в период до выхода рабочих. В 1-м поселении (04.VI.2019) были описаны меланиновые рисунки 36 самок-основательниц из 35 гаплотропических семей и одной плеометротической, во 2-м (08.VI.2019) описаны 40 самок из 40 гаплотропических гнезд.

Для каждого поселения определяли коэффициент корреляции морфологических параметров самок-основательниц и размеров их семей, а также пространственных характеристик гнезд. Раз-



Рис. 2. Залежь, зарастающая соснами (*Pinus sylvestris* L.), окр. дер. Снохино.
Фотография А. Ю. Косяковой (55°08' N, 40°36' E, 28.IX.2019).



Рис. 3. *Polistes albellus* Giordani Soika.

Справа: самка-основательница (обозначена красной стрелкой) и рабочие в Центральной Мещере (окр. дер. Коренево, 55°08'44" N, 40°36'00" E, 26.VI.2019). Фотография А. Ю. Косяковой. Слева: будущие самки-основательницы на гнезде в Швейцарии (ZH, Ваума: Joggelisböl, 47°23'00" N, 08°50'49" E, 07.IX.2012). Фотография Р. П. Ноймейера

меры семей использовали для косвенной оценки их относительного возраста и, следовательно, сроков начала гнездования: более крупные семьи считали основанными раньше. Дополнительно рассчитывали корреляцию между вариантами меланинового рисунка самок-основательниц и пространственными характеристиками их семей.

Всего в первом поселении за время исследований (май–август 2019) было обнаружено 54 гнезда, во втором – 168; 19 гнезд располагались поодиночке. Повторные осмотры гнезд проводили 1 или 2 раза в неделю. Регистрировали состав семьи и ее выживание (рис. 4); кольцевали молодых, не меченных ранее насекомых (рабочих, самцов и будущих основательниц), описывали их меланиновые рисунки, а также отмечали присутствие паразитов и паразитоидов. Клеща *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari, Astigmata: Winterschmidtidae) и осинового веерокрыла *Xenos vesparum* Rossi, 1793 (Strepsiptera, Stylopidae) искали, осматривая личинок, поздних рабочих, самцов и будущих основательниц.

При картировании гнезд фиксировали следы заражения расплода *P. albellus* паразитоидами. Так, заражение наездником *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae) определяли по присутствию в ячейке гнезда овально скошенных остатков личиночной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета и/или коконов (Makino, 1983), а *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera, Eulophidae) – по наличию крышечки темно-серого цвета, которую личинки этого гregarного паразитоида сообща формируют из мекониев перед окукливанием (Gumovsky et al., 2007).

Для множественного сравнения независимых выборок параметров гнезд использовали тест Крускала–Уоллиса (критерий H) и тест Данна (критерий Q). Попарное сравнение двух независимых выборок проводили с помощью теста Манна–Уитни (критерий U) (Гланц, 1999).

Связь особенностей меланиновых рисунков самок-основательниц со спецификой пространственных и/или временных характеристик их гнездования оценивали с помощью корреляции Спирмена (r_s).

Для оценки достоверности различий между выборками по частотам встречаемости вариантов окраски использовали критерий Хи-квадрат (χ^2). Сравнение производилось как между локальными поселениями на сходных стадиях развития, так и в ходе сезонного развития семей каждого локального поселения. Однако универсальный критерий сравнения χ^2 недостаточно чувствителен к редким вариантам (Животовский, 1991), поэтому для оценки фенотипических различий локальных поселений были дополнительно использованы специальные меры расстояний (дистанций), такие как расстояния Кавалли–Сфорцы, которые учитывают редкие признаки (Cavalli-



Рис. 4. Самцы (обозначены синими стрелками) и рабочие *Polistes albellus* Giordani Soika на разоренном птицами гнезде (окр. дер. Коренево, 55°08'43" N, 40°36'07" E, 28.VI.2019). Фотографии А. Ю. Косяковой

Sforza, Edwards, 1967; Животовский, 1991; Вейр, 1995). Для наглядного отображения различий между выборками матрицы расстояний были обработаны методами многомерного неметрического шкалирования.

Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2019, Statistica v.10.0 (StatSoft, Inc. 1984–2020), а также в программе Биостатистика (Primer Of Biostatistics) Biostatistica v. 4.03 (Гланц, 1999). Для анализа вида исследуемых параметров использовали критерий Шапиро–Уилка. При нормальном распределении признаков выборку представляли в виде среднего $M \pm$ среднеквадратическое отклонение SD, а в случае ненормального распределения – в виде медианы $Me [25; 75]$ [min; max] – медианы, 1-го и 3-го квартилей, минимального и максимального значений (Гланц, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Меланиновый рисунок самок *Polistes albellus*

Общая картина изменчивости меланинового рисунка самок и самцов *P. albellus* представлена на схемах (рис. 5, 6). Практически на всех частях тела обнаруженные варианты рисунка представляли собой только часть спектра изменчивости, в целом характерного для изученных в этом отношении ос-полистов (Русина, 2009). По результатам этих исследований для некоторых частей тела удалось построить схемы, на которых представлены полный спектр вариантов и направления развития рисунка (рис. 7–13).

Изменчивость рисунка *P. albellus* сходна с таковой у *P. dominula* и *P. nimpha*, но есть и ряд особенностей. У самок перечисленных видов изменчивость проявляется на жвалах, клипеусе, груди, 1-м и 2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы (см. рис. 5).

Рисунок на жвалах полистов характеризуется наличием (M1) или отсутствием желтых пятен (M2). Жвалы *P. albellus* всегда были пигментированы лишь частично.

Варианты рисунка на клипеусе связаны с появлением пятен пигмента и их последующим слиянием (рис. 7). Клипеус *P. albellus* имел только один сильно меланизированный вариант рисунка с широкой центральной поперечной полосой (C5).

На груди имеются парные непигментированные участки (просветы) вдоль промезонотального шва и в центре мезоскутума. В связи с этим рисунок мезоскутума описывается по комбинативному типу (двумя цифрами, разделенными точкой; рис. 8). Начальная цифра отображает вариант рисунка первой области просветов, последняя – второй. У ос-полистов для просветов вдоль шва выделены 4 варианта, которые отображают степени их развития: просветы могут достигать переднего края, передняя часть пронотума остается немеланизированной (Ms1); просветы достигают (Ms2) или не достигают (Ms3) края мезоскутума; просветы отсутствуют (Ms4).

Просветы в центре мезоскутума описываются пятью вариантами в порядке возрастания степени меланизации: просветы в виде больших удлиненных запятых (Ms1–4.1), небольших запятых (Ms1–4.2), треугольничков (Ms1–4.3), точек (Ms1–4.4), просветов нет (Ms1–4.5). У самок *P. albellus* просветы в центре мезоскутума не обнаружены, а вдоль промезонотального шва отмечены 2 варианта (Ms3.5 и Ms4.5; см. рис. 5).

Варианты рисунка 1-го тергита метасомы у ос-полистов выделяют по степени меланизации его дорсальной части, а дистальный край всегда с желтой полосой (рис. 9). У самых светлых вариантов просветы сложной формы, сливающиеся с дистальной

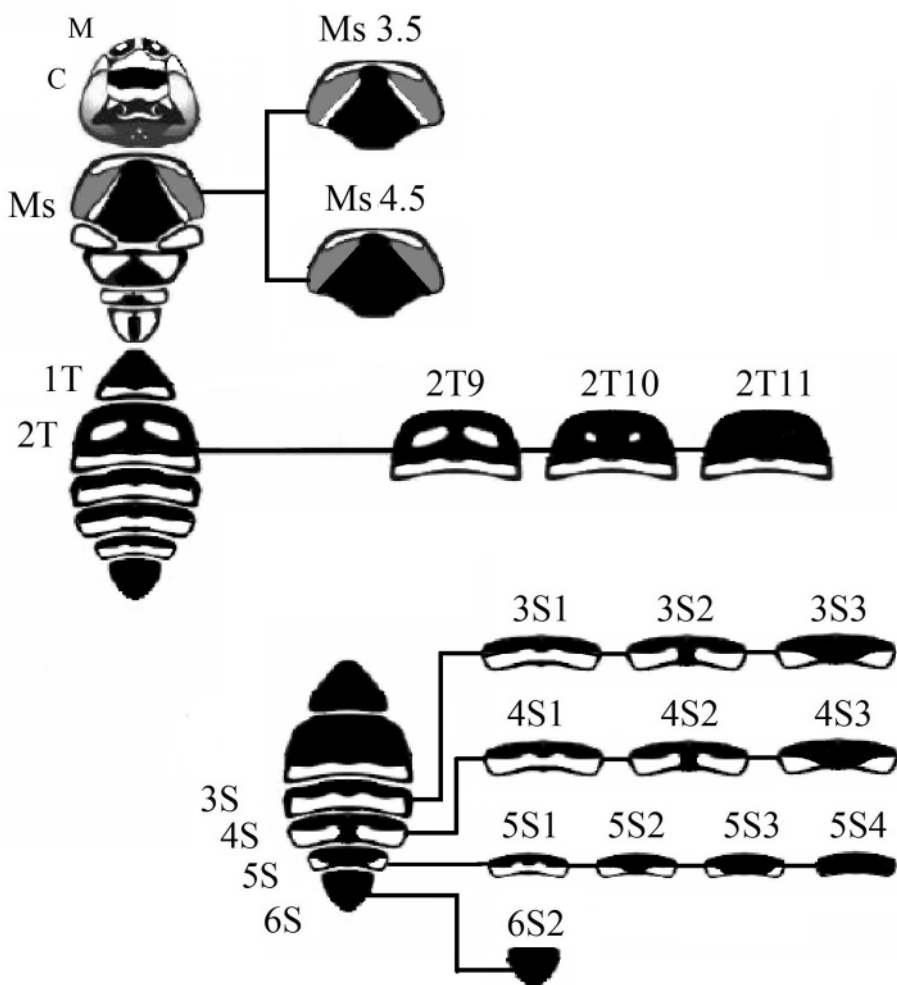


Рис. 5. Варианты рисунка самки *Polistes albellus* Giordani Soika.

М – жвалы, С – клипеус, Ms – мезоскутум, 1Т – 1-й тергит метасомы, 2Т – 2-й тергит метасомы, 3S–6S – 3–6-й стерниты метасомы.

желтой полосой. Дальнейшее развитие рисунка на этой части тела приводит к обособлению просветов и их последующему уменьшению. Для *P. albellus* отмечен новый вариант рисунка 1-го тергита, не встречающийся у других видов. Изменения рисунка затрагивают только дистальную желтую полосу, которая становится уже, при этом пятна отсутствуют (1Т6).

Варианты рисунка на 2-м тергите метасомы выделены в зависимости от наличия парных просветов, их размеров и формы (рис. 10). У наиболее светлых вариантов просветы или сливаются с нижней желтой полосой, или не сливаются, но имеют при этом большие размеры и сложную форму. У *P. albellus* на 2-м тергите обособленные центральные просветы отмечены в виде больших пятен (2Т9), точек (2Т10), или они отсутствовали (2Т11; см. рис. 5).

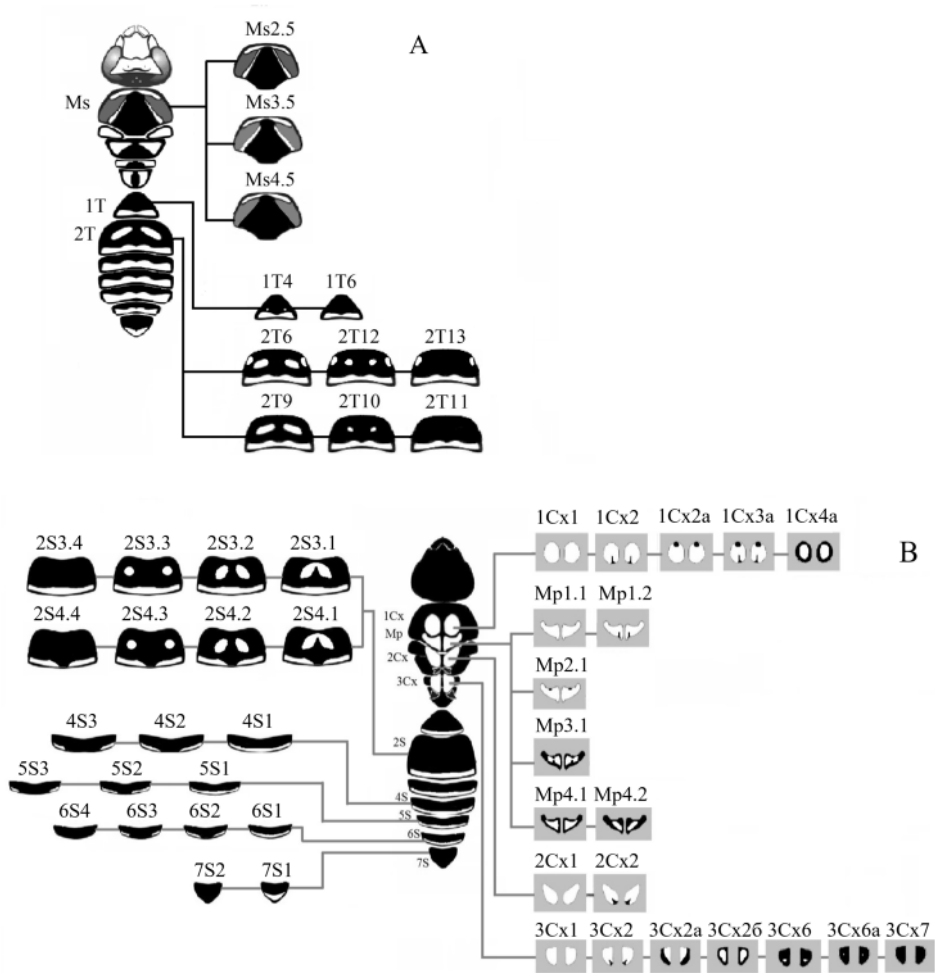


Рис. 6. Варианты рисунка самца *Polistes albellus* Giordani Soika. А – вид сверху, В – вид снизу.
 2S – 2-й стернит метасомы; 1Cx–3Cx – передние, средние и задние тазики; Mp – мезоплекры.
 Остальные обозначения как на рис. 5.

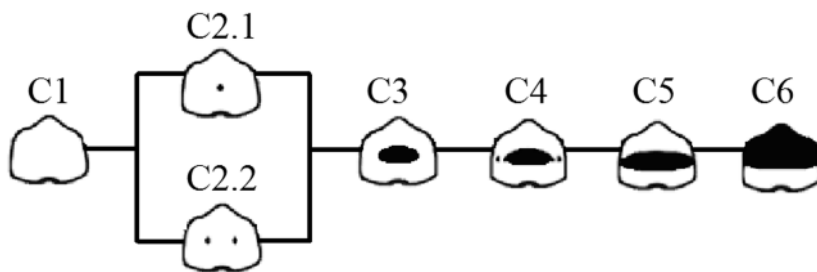


Рис. 7. Варианты рисунка клипеуса самок ос-полистов.

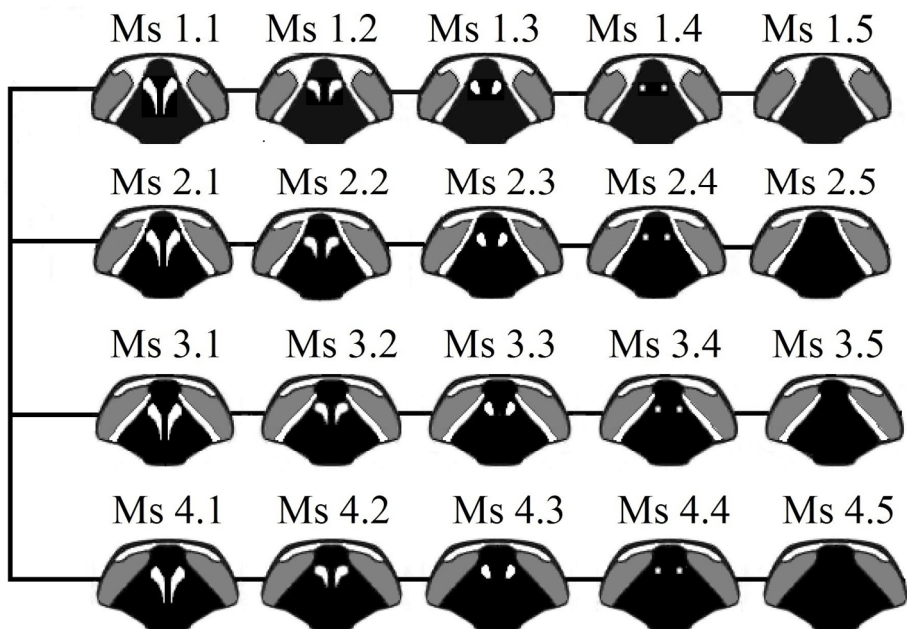


Рис. 8. Варианты рисунка мезоскутума ос-полистов.

На стернитах метасомы полистов подвержена изменчивости желтая поперечная перевязь (см. рис. 5). Она может быть сплошной или разделенной языком пигмента на две части. У некоторых видов 6-й стернит может быть полностью черным или иметь небольшой просвет. У *P. albellus* изменчивость рисунка отмечена на 3–5-м стернитах. На 3-м и 4-м стернитах были выделены по 3 варианта рисунка: сплошная желтая полоса (S1), а также перевязь, разделенная пигментом на 2 части, которая могла быть более (3S2 и 4S2) или менее (3S3 и 4S3) выражена. На 5-м стерните помимо ранее перечисленных вариантов (5S1, 5S2, 5S3) отмечен и вариант без желтой перевязи (5S4). На 6-м стерните самок *P. albellus* выявлен только один вариант с полностью черной окраской (6S2).

Меланиновый рисунок самцов *Polistes albellus*

Самцы *P. albellus* гораздо более изменчивы, чем самки, и в целом окрашены заметно светлее. Изменчивость рисунка у них выявлена на клипеусе, мезоскутуме, тазаках всех пар ног, 1-м и 2-м тергитах и на 2-м и 4–7-м стернитах метасомы (см. рис. 6).

Как и у других видов ос-полистов, у самцов *P. albellus* изменчивость рисунка груди сходна с таковой у самок (рис. 8). У большинства описанных нами самцов встречались те же варианты рисунка мезоскутума, что и у самок: с просветами вдоль промезононального шва (Ms3.5) или без них (Ms4.5). У единичных особей отмечен вариант рисунка Ms2.5, при котором просветы вдоль шва доходят до переднего края мезоскутума, но при этом отсутствуют парные центральные просветы.



Рис. 9. Варианты рисунка 1-го тергита ос-полистов.

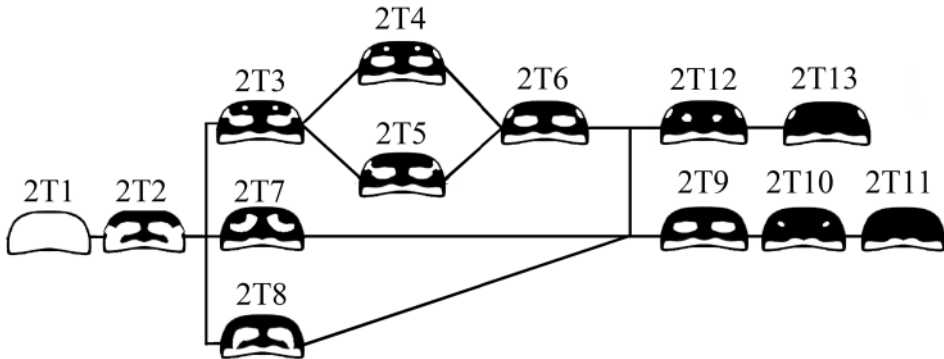


Рис. 10. Варианты рисунка 2-го тергита ос-полистов.

Рисунок мезоплевры самцов полистов очень изменчив (рис. 11) и включает в себя практически полный спектр от полностью желтого до самого темного варианта без просветов. При этом пятна пигмента могут возникать в разных местах и иметь различную форму.

На мезоплевах *P. abellus* отмечено шесть вариантов рисунка, три из них встречаются и у других видов полистов: самый светлый вариант (Mr1.1), а также вариант с очагом пигмента сзади (Mr1.2) и пигментированный вариант с центральным просветом (Mr4.2). Помимо этого, у *P. abellus* встречаются три не описанных ранее варианта. В первом из них точка пигмента появляется у верхнего края (Mr2.1). Во втором – пигментация захватывает весь внешний край мезоплевы (Mr4.1). Третий вариант Mr3.3 сходен с предыдущим и отличается тем, что внутренняя часть полосы пигмента имеет два выступа.

Рисунок на тергитах метасомы самцов в целом развивается по тому же плану, что и у самок. У *P. abellus* 1-й тергит имеет два варианта рисунка. Наиболее часто встречался вариант с желтой перевязью по краю стернита, отмеченный и у самок этого вида (1T6). Помимо этого, у самцов есть и вариант с парными просветами в виде точек (1T4).

Для 2-го тергита *P. abellus* отмечены 6 вариантов рисунка (см. рис. 10). Три из них сходны с теми, что встречаются и у самок этого вида: с одной парой центральных пятен (2T9), которые затем уменьшаются до точек (2T10) и впоследствии исчезают полностью (2T11). Кроме этого, отмечен один более светлый вариант с двумя парами пятен (2T6). Дальнейшее развитие этого рисунка у *P. abellus* идет по пути умень-

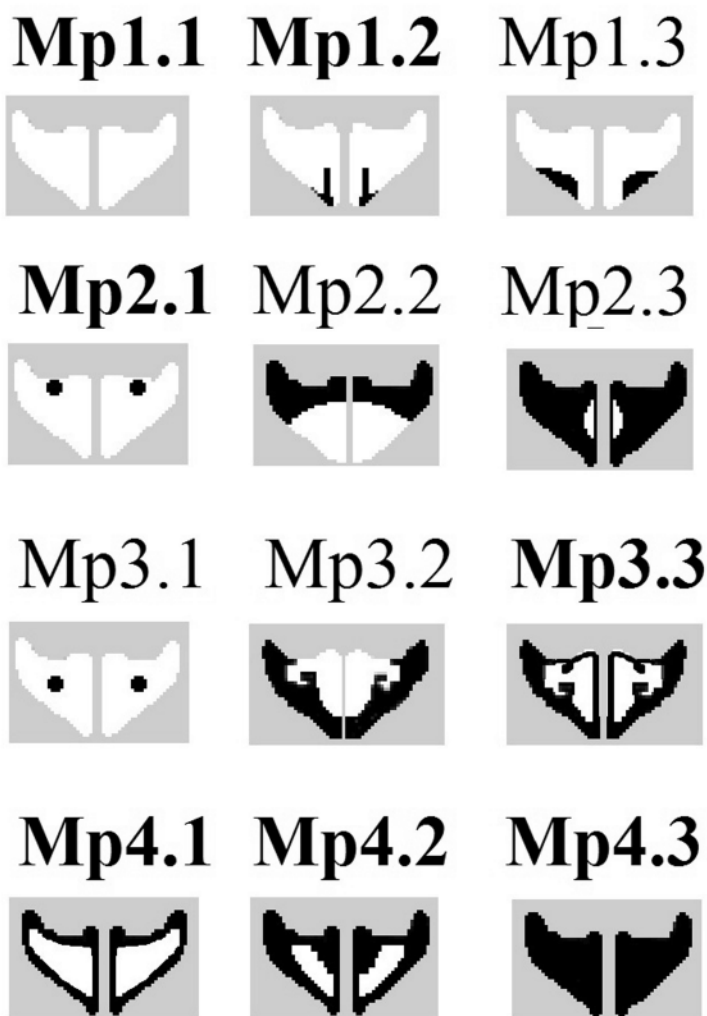


Рис. 11. Варианты рисунка мезоплевр самцов ос-полистов.

шения больших центральных пятен до точек (2Т12) и их полного исчезновения, при этом боковые пятна сохраняются (2Т13). Последние 2 варианта рисунка не встречаются у *P. dominula* и *P. nimpha*.

Основные преобразования рисунка на 2-м стерните метасомы полистов связаны с изменением центральных просветов (рис. 12). Так, у *P. nimpha* отмечены самый светлый вариант и вариант с парными пигментированными пятнами, не встречающиеся у *P. dominula*. При этом число вариантов рисунка у *P. dominula* достигает шести, в то время как у *P. nimpha* отмечены только два.

Значительная изменчивость 2-го стернита у самцов *P. albellus* связана с наличием или отсутствием просветов, их числом, размерами и формой. Помимо этого, изменчивость затрагивает желтую перевязь, идущую вдоль дистального края стернита,

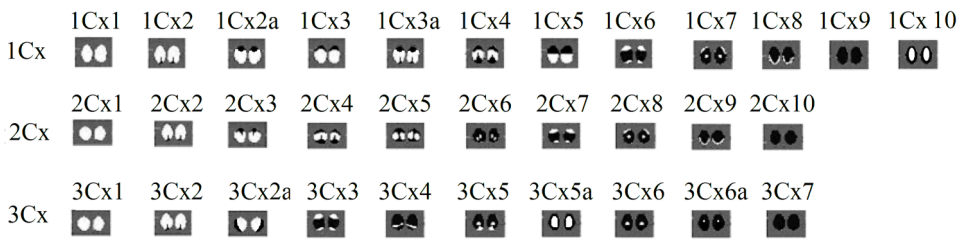


Рис. 12. Варианты рисунка 2-го стернита ос-полистов.

которая может быть цельной или разделяться пигментом на 2 части. Многообразие рисунков 2-го стернита можно разделить на две группы.

Первая группа рисунков имеет цельную желтую перевязь. Для самого светлого варианта характерно наличие двух крупных сливающихся пятен, расположенных в центре (2S3.1), впоследствии они разделяются на 2 обособленных пятна (2S3.2), которые затем уменьшаются в размерах (2S3.3) и полностью исчезают (2S3.4).

Рисунки второй группы повторяют в общих чертах варианты первой с той лишь разницей, что желтая перевязь разделена в центре пигментом на две части (2S4.1–2S4.4).

Варианты меланинового рисунка на 4–7-м стернитах метасомы *P. albellus* различаются по особенностям желтой перевязи (S1–S2–S3), при этом 6-й стернит помимо вышеперечисленных вариантов может быть полностью пигментирован (S4). Последний, 7-й стернит имеет небольшой желтый просвет (7S1) или не имеет его (7S2).

Как и у других видов ос-полистов, изменчивость рисунка всех пар тазиков самцов *P. albellus* связана с уменьшением размеров просветов и усилением пигментации в любом месте (рис. 13). На всех парах тазиков встречаются как полностью немеланизированные варианты (1Cx1, 2Cx1, 3Cx1), так и варианты с пигментированным участком у нижнего края (1Cx2, 2Cx2, 3Cx2). При этом на передних и задних тазиках встречаются варианты рисунков, не отмеченные ранее у самцов *P. dominula* и *P. nimpha*. Так, на передних тазиках помимо рисунков 1Cx1 и 1Cx2 встречается вариант с пятном, расположенным сверху (1Cx2a). В другом варианте помимо верхнего округлого пятна пигмента возникает 2-й очаг пигмента, находящийся снизу (1Cx3a). Отмечен вариант с полосами пигмента по внешним краям тазиков и непигментированными центральными их частями (1Cx4a).

Для задних тазиков отмечены варианты 3Cx1, 3Cx2 и, кроме того, ранее не встречавшийся у других видов рисунок с полосой пигмента, идущей по внешнему краю (3Cx2a). Обнаружен и более пигментированный вариант, у которого полоса захватывает весь край тазика (3Cx2б): усиление меланизации в этом случае приводит к варианту с небольшим центральным просветом (3Cx6). Немеланизированные просветы у *P. albellus* сохраняются в виде маленьких точек (3Cx6a). У самого темного варианта задние тазики полностью пигментированы (3Cx7).

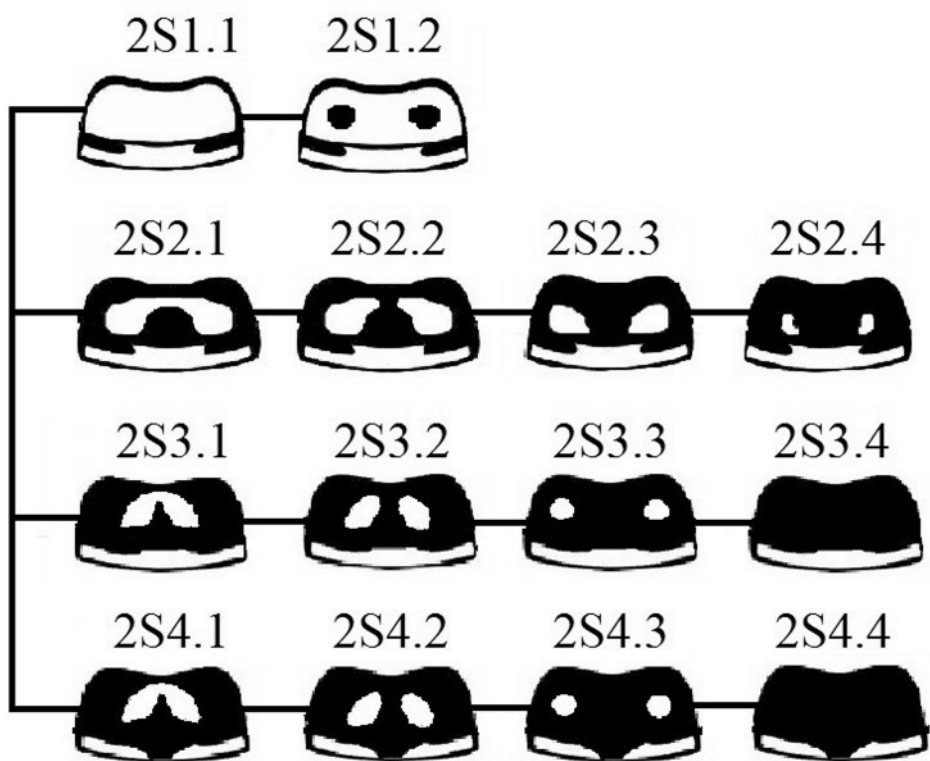


Рис. 13. Варианты рисунка тазиков самцов ос-полистов.

Места гнездования и фенология развития семей *Polistes albellus* в Центральной Мещере

Перезимовавшие самки-основательницы *P. albellus* в Центральной Мещере весной сооружали гнезда на растениях ($N = 222$, табл. 2). Большая часть гнезд была обнаружена в двух поселениях, при этом часть их располагалась очень близко друг к другу, а другие находились в небольших разреженных группах. Кроме того, были обнаружены одиночные гнезда за пределами поселений.

В первом поселении самки *P. albellus* чаще всего прикрепляли свои гнезда к сухим прошлогодним стеблям трав (77.8 %, 42 из 54), реже – к стеблям невысоких вегетирующих молодых деревьев и кустарников.

Во втором поселении большинство гнезд (80.95 %, 136 из 168) было расположено на подросте сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (в среднем высотой 0.62 ± 0.30 м); реже – на лиственных кустарниках и деревьях и на стеблях травянистых растений.

Перезимовавшие самки в мае основывали свои гнезда поодиночке. В одном поселении 2 июня наблюдали, как самка шершня *Vespa crabro* L. (Hymenoptera, Vespidae) села на гнездо *P. albellus*, вытащила личинку и стала ее пережевывать; она прилетала в гнездо в этот день несколько раз и сильно повредила его. Самка-хозяйка, имевшая

Таблица 2. Видовой состав растений, используемых для гнездования *Polistes albellus* Giordani Soika (*N* – число гнезд)

Вид растения	Встречаемость, %			
	1 (<i>N</i> = 54)	2 (<i>N</i> = 168)	3 (<i>N</i> = 19)	4 (<i>N</i> = 241)
Сем. Pinaceae				
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	79.17	42.11	58.5
Сем. Betulaceae				
<i>Betula pendula</i> Roth	–	1.19	10.53	1.66
Сем. Compositae				
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	3.7	0.59	–	1.24
Сем. Elaeagnaceae				
<i>Hippophaë rhamnoides</i> L.	–	–	10.53	0.83
Сем. Fagaceae				
<i>Quercus robur</i> L.	–	–	5.26	0.42
Сем. Gramineae				
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	18.52	0.59	–	4.56
<i>Dactylis glomerata</i> L.	–	1.79	–	1.24
Сем. Onagraceae				
<i>Epilobium</i> sp.	–	–	5.26	0.42
Сем. Polygonaceae				
<i>Rumex confertus</i> Willd.	16.67	2.38	–	5.39
Сем. Ranunculaceae				
<i>Ranunculus acris</i> L.	1.85	–	–	0.42
Сем. Rhamnaceae				
<i>Frangula alnus</i> Mill.	–	2.98	–	2.07
Сем. Rosaceae				
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) C. Koch	1.85	–	–	0.42
<i>Malus domestica</i> Borkh.	7.41	5.37	15.79	6.64
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	1.85	–	5.26	0.83
<i>Rubus idaeus</i> L.	1.85	–	–	0.42

Таблица 2 (продолжение)

Вид растения	Встречаемость, %			
	1 (N = 54)	2 (N = 168)	3 (N = 19)	4 (N = 241)
Сем. Rubiaceae				
<i>Galium mollugo</i> L.	–	0.59	–	0.42
Сем. Salicaceae				
<i>Populus alba</i> L.	–	0.59	–	0.42
<i>Salix cinerea</i> L.	9.26	3.57	5.26	4.98
Сем. Sapindaceae				
<i>Acer negundo</i> L.	1.85	1.19	–	1.24
Не определены	35.19	–	–	7.88

Примечание. 1 – первое поселение, 2 – второе поселение, 3 – одиночные гнезда, 4 – всего.

индивидуальное кольцо-метку, переселилась на следующий день в соседнее гнездо, расположенное в 8 м. Агрессивных взаимодействий между самками не было отмечено, и в дальнейшем они обитали в гнезде совместно.

Сравнительный анализ пространственно-временных характеристик гнезд выявил статистически значимые различия в высоте прикрепления гнезда между поселениями. Так, самки-основательницы в первом поселении, расположенном в более увлажненном биотопе, прикрепляли гнезда выше, чем во втором поселении и в одиночных гнездах (рис. 14).

Выход первых рабочих отмечен в первой декаде июня, в среднем 10 июня \pm 3 дня (N гнезд = 39). Самцы в отдельных гнездах были отмечены 15 июня, массовый выход самцов, в среднем, 9 июля \pm 6 дней. Будущие основательницы появлялись после выхода самцов, в последней декаде июля. Они отмечены лишь для части гнезд второго поселения и для одиночных гнезд, поскольку все семьи первого поселения погибли из-за выпаса стада коров.

Различий между поселениями по срокам выхода рабочих, самцов и будущих основательниц в 2019 г. обнаружено не было.

Паразиты клещ *Sphexicozela connivens* и осинный всекрыл *Xenos vesparum* на осмотренных имаго ($N = 671$) не найдены. В гнездах также не были найдены крышечки паразитоида *E. schmitti*.

В 10.81 % (24 из 222) гнезд обнаружены следы пребывания паразитоида *Latibulus argiolus*.

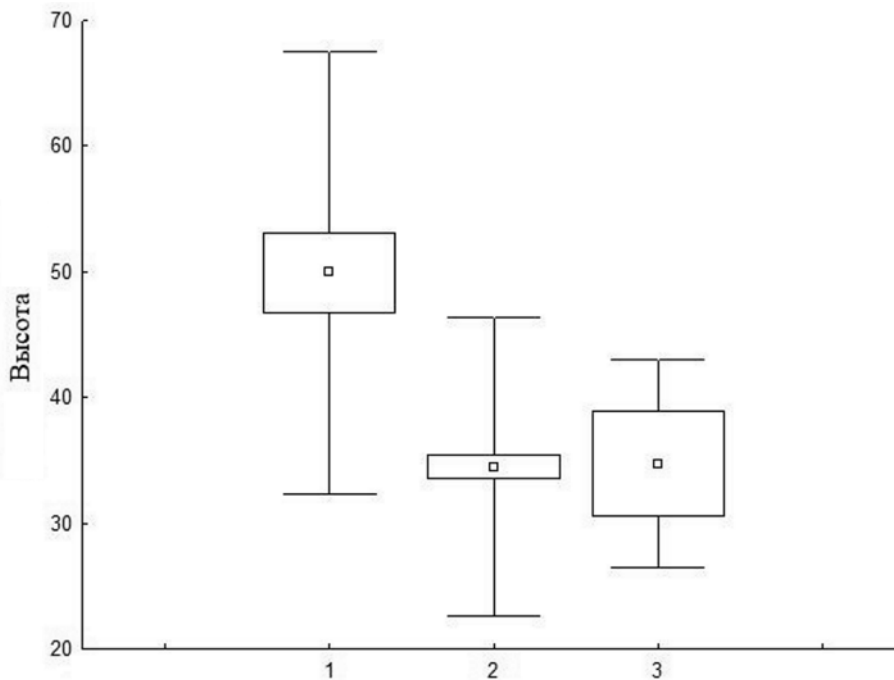


Рис. 14. Первоначальная высота расположения гнезд (см) *Polistes albellus* Giordani Soika в Центральной Мещере.

1 – первое локальное поселение, 2 – второе локальное поселение, 3 – одиночные гнезда.

Результаты общего теста Краскела–Уоллиса ($N = 27.9$; $p < 0.001$) и попарное сравнение по критерию Данна (1 и 2: $Q = 27.7$; $p < 0.001$; 1 и 3: $Q = 4.3$; $p < 0.05$; 2 и 3: $Q = 0.02$; $p > 0.05$ соответственно).

В трех гнездах (из 54; 5.36 %) первого поселения обнаружена лишь 1-я генерация паразитоида. Во втором поселении доля семей, зараженных 1-й генерацией паразитоида, составила 3.57 % (6 из 168 первичных гнезд, заложенных основательницами); зараженных 2-й генерацией – 41.4 % (12 из 29 выживших). Две семьи были заражены обеими генерациями *L. argiolus*. Наблюдалось заражение расплода вторичного (перезаложенного рабочими после разрушения первичного) гнезда небольших размеров (38 яиц).

Среди 8 одиночных выживших гнезд было обнаружено одно со следами пребывания 1-й генерации *L. argiolus*, а в 3 гнездах – его 2-й генерации.

В каждом из поселений зараженные и не зараженные *L. argiolus* семьи были сходны по размерам.

Образование локальных поселений самками-основательницами *Polistes albellus* разных морфотипов в Центральной Мещере

Фенотипические различия между самками-основательницами двух поселений были выявлены в частотах вариантов рисунка 3-го и 5-го стернитов метасомы: $\chi^2 = 15.85$, $p < 0.001$ и $\chi^2 = 13.52$, $p < 0.01$ соответственно (табл. 3, 4). В обоих поселениях наблюда-

Таблица 3. Встречаемость вариантов рисунка у самок-основательниц, рабочих и будущих основательниц *Polistes albellus* Giordani Soika в локальных поселениях Центральной Мещеры, %

Часть тела	Вариант рисунка	1 (N = 36)	2 (N = 74)	3 (N = 40)	4 (N = 248)	5 (N = 14)	6 (N = 106)	7 (N = 48)
Мезоскутум	Ms 3.5	80.56	72.97	70	68.14	78.57	80.19	89.58
	Ms 4.5	19.44	27.03	30	31.86	21.43	19.81	10.42
2-й тергит	2Т9	66.67	36.49	55	33.47	0	24.53	14.58
	2Т10	19.44	36.49	35	36.69	71.43	38.68	31.25
	2Т11	13.89	27.02	10	29.84	28.57	36.79	54.17
3-й стернит	3S1	2.78	1.35	5	0	0	0	0
	3S2	38.89	27.03	2.5	25	0	8.49	12.5
	3S3	58.33	71.62	92.5	75	100	91.51	87.5
4-й стернит	4S1	2.78	1.35	0	0	0	0	0
	4S2	16.67	0	2.5	0.81	0	0.94	2.08
	4S3	80.55	98.65	97.5	99.19	100	99.06	97.92
5-й стернит	5S2	5.56	0	2.5	0	0	0	0
	5S3	66.66	8.11	27.5	6.45	0	1.89	14.58
	5S4	27.78	91.89	70	93.55	100	98.11	85.42

Примечание. 1 – самки-основательницы первого поселения, 2 – рабочие первого поселения, 3 – самки-основательницы второго поселения, 4 – рабочие второго поселения, 5 – будущие самки-основательницы второго поселения, 6 – рабочие из одиночных гнезд, 7 – будущие самки-основательницы из одиночных гнезд. N – число самок.

Таблица 4. Различия во встречаемости разных вариантов рисунка у самок-основательниц и рабочих *Polistes albellus* Giordani Soika в поселениях Центральной Мещеры по критерию χ^2

Вариант рисунка	1 и 2	3 и 4	1 и 3	2 и 4
Ms	0.75	0.06	1.13	0.62
2Т	8.87	9.41**	2.33	0.31
3S	2.01	21.73***	15.85***	3.53
4S	13.46**	–	5.84	3.95
5S	48.60***	24.59***	13.52**	–

Примечание. 1 – самки-основательницы первого поселения, 2 – рабочие первого поселения, 3 – самки-основательницы второго поселения, 4 – рабочие второго поселения. ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

лось заметное преобладание самок с фенотипом Ms3.5–1Т9 (58.34 % и 35 % соответственно).

Вместе с тем, в каждом поселении обнаружен неслучайный выбор мест и сроков начала гнездования самками-основательницами разных морфотипов. Размеры гнезд и семей в день проведения измерений в среднем составили: в первом поселении по числу ячеек (здесь и далее приводятся Me [25; 75] [min; max]) – 56 [49; 61] [26; 72], по числу куколок – 6 [4; 8] [0; 17], по числу личинок IV возраста – 2 [1; 3] [0; 5], по числу личинок V возраста – 2 [0; 3] [0; 7]; во втором поселении по числу ячеек – 47 [28; 58] [4; 93], по числу куколок – 0 [0; 9] [0; 14], по числу личинок IV возраста – 0 [0; 2] [0; 6], по числу личинок V возраста – 0 [0; 0] [0; 5].

Так, для самок-основательниц первого поселения было показано, что чем светлее был 5-й стернит, тем больше ячеек имели их гнезда: $r_s = -0.39$, $p < 0.05$.

Кроме того, чем более меланизированным был 4-й стернит самок, тем выше они прикрепляли свои гнезда: $r_s = 0.42$; $p < 0.05$. Во втором поселении выявлена связь между степенью меланизации 3-го стернита и скученностью гнезд ($r_s = -0.41$; $p < 0.05$): чем светлее был окрашен стернит самки-основательницы, тем более они были склонны гнездиться скоплениями.

Связи между степенью меланизации покровов основательниц и зараженностью расплода *Latibulus argiolus* не найдено ни в одном из локальных поселений.

Предпочтений в выборе растений и ориентации сота самками разных морфотипов обнаружено не было.

Сезонная динамика фенооблика *Polistes albellus* в Центральной Мещере

Основательницы и рабочие обоих поселений имели единственные, одинаковые для всех самок варианты рисунка жвал (M1), клипеуса (C5), 1-го тергита (1Т6) и 6-го стернита (6S2), но различались встречаемостью вариантов рисунка мезоскутума, 2-го тергита и 3–5-го стернитов метасомы (табл. 3).

В первом поселении частота встречаемости вариантов рисунка 2Т у основательниц и рабочих была близкой. У обеих каст наиболее часто отмечались самые светлые варианты рисунка. Кроме того, эти касты оказались сходными по частотам встречаемости вариантов рисунка 3S, который у большинства самок был сильно пигментирован.

Во втором поселении по частоте встречаемости вариантов рисунка мезоскутума основательницы были сходны с рабочими (у обеих каст преобладал вариант с просветами вдоль промезонотального шва – Ms3.5). Кроме того, сходство отмечено для 4-го стернита, который чаще всего имел темные варианты рисунка.

Основательницы и рабочие 1-го поселения статистически значимо различались по частоте встречаемости вариантов рисунка 4-го и 5-го стернитов метасомы (табл. 4): у основательниц, в отличие от рабочих, был отмечен вариант 4S с выраженными просветами (4S2), при этом по частоте встречаемости в обеих группах преобладал самый темный вариант (4S3); 5-й стернит основательниц чаще всего имел просветы, в то время как у подавляющего большинства рабочих он был полностью пигментирован. Помимо этого, у рабочих не было отмечено самого светлого варианта рисунка 5S2. Мезоскутум обеих рассматриваемых групп самок чаще всего имел самый светлый ва-

риант Ms3.5, однако у рабочих его доля оказалась заметно ниже, чем у основательниц. В целом по всем рассматриваемым признакам рабочие отличались от основательниц преобладанием более меланизированных форм.

Основательницы второго поселения статистически значимо отличались от рабочих по частоте встречаемости вариантов рисунка 2Т, 3S и 5S (см. табл. 4). У основательниц преобладал самый светлый вариант 2-го тергита с крупными пятнами (2Т9), а у рабочих – более темный с небольшими просветами (2Т10). Во втором поселении только у рабочих встречался самый светлый вариант рисунка 3S со сплошной перевязью (3S1). Кроме того, у основательниц чаще, чем у рабочих, отмечались варианты рисунка 5-го стернита с просветами. У рабочих совсем не встречались самые светлые варианты рисунков 4S и 5S (4S1, 5S2).

Обнаружены различия между двумя скоплениями гнезд в Центральной Мещере по частотам встречаемости вариантов меланинового рисунка у самок-основательниц и рабочих *P. albellus* (см. табл. 3, рис. 15, 1–4). У самок-основательниц из разных скоплений были сходны встречаемость вариантов рисунка 2-го тергита, мезоскутума и 4-го стернита, но существенно различались они по частоте 3-го и 5-го стернитов. У основательниц второго поселения чаще встречались более меланизированные варианты рисунков на этих частях тела. Соотношение вариантов различных рисунков на всех частях тела у рабочих обоих поселений было сходным (см. табл. 4).

В целом выборки рабочих и будущих основательниц из разных поселений и одиночных гнезд похожи, а выборки основательниц фенотипически отличались как от них, так и одна от другой.

Обращает на себя внимание тот факт, что практически по всем признакам выборки рабочих выстраиваются в последовательности W1–W2–W3 вдоль одной из осей (рис. 15, 16). Иногда в той же последовательности выстраиваются и выборки самок-основательниц. Эта последовательность смены фенооблика отражает градиент изменений в местах гнездования от более влажных к более сухим местообитаниям.

Для анализа сочетаний вариантов рисунков были выбраны части тела самок, для которых была характерна наибольшая изменчивость (мезоскутум и 2-й тергит метасомы) (табл. 5).

Таблица 5. Встречаемость разных фенотипов *Polistes albellus* Giordani Soika в поселениях Центральной Мещеры, %

Фенотип	1 (N = 36)	2 (N = 74)	3 (N = 40)	4 (N = 248)
Ms3.5–2Т9	58.34	31.08	35	27.02
Ms3.5–2Т10	11.11	25.67	27.5	27.82
Ms3.5–2Т11	11.11	16.22	7.5	13.31
Ms4.5–2Т9	8.33	5.41	20	6.45
Ms4.5–2Т10	8.33	10.81	7.5	8.87
Ms4.5–2Т11	2.78	10.81	2.5	16.53
Всего	100	100	100	100

Примечание. 1 – самки-основательницы первого поселения, 2 – рабочие первого поселения, 3 – самки-основательницы второго поселения, 4 – рабочие второго поселения. N – число самок.

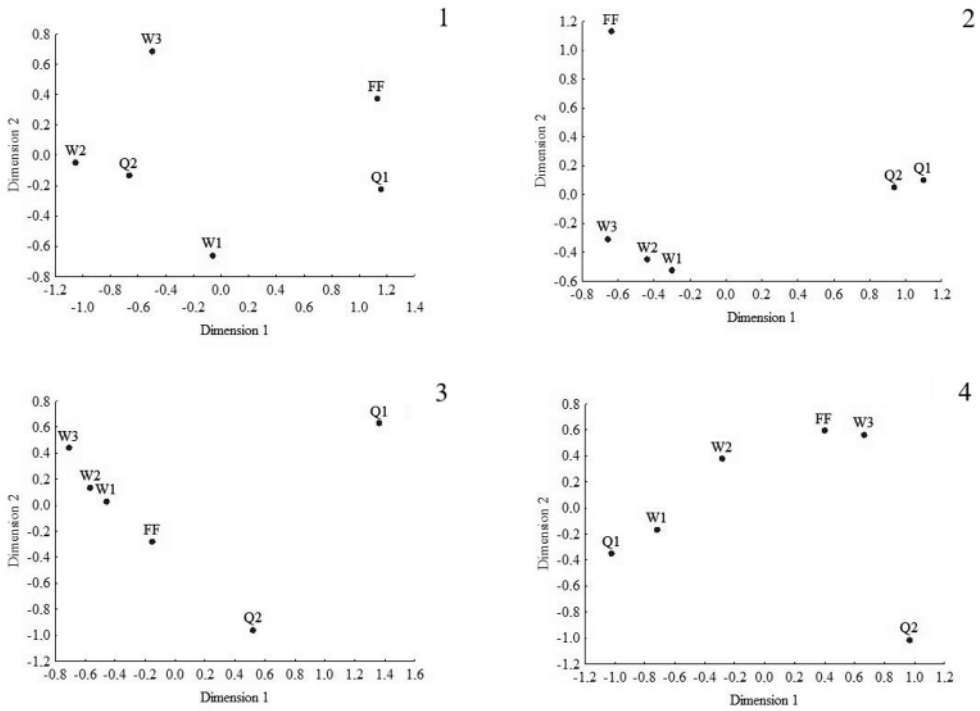


Рис. 15. Фенотипические дистанции по мезоскутуму (1), 2-му тергиту (2), 5-му стерниту метасомы (3) и 3-му стерниту метасомы (4) между основательницами 1-го поселения – Q1, рабочими 1-го поселения – W1, основательницами 2-го поселения – Q2, рабочими 2-го поселения – W2, рабочими из одиночных гнезд – W3 и будущими самками-основательницами – FF, взятыми в общей совокупности.

Dimension 1 – измерение 1, Dimension 2 – измерение 2.

У основательниц обоих поселений наиболее часто отмечались светлые варианты рисунков Ms3.5–2Т9 и Ms3.5–2Т10. Различие между поселениями заключалось в том, что у основательниц 2-го поселения часто встречался и более темный вариант Ms4.5–2Т9.

У рабочих обоих поселений наиболее часто встречались варианты рисунка Ms3.5–2Т9, Ms3.5–2Т10, Ms3.5–2Т11. Однако только в 1-м поселении также были отмечены особи Ms4.5–2Т10.

Отметим, что в мещерских выборках были представлены все фенотипы, которые были нами описаны по фотографиям из других, значительно удаленных частей ареала вида (см. табл. 1). Так, рабочие и будущие основательницы *P. albellus* из Швейцарии имели фенотип Ms3.5–2Т9 ($N = 8$). Из Башкирии описаны 3 самки с сочетаниями вариантов Ms3.5–2Т9 (2 случая) и Ms3.5–2Т10. Самка из Оренбургской обл. имела фенотип Ms3.5–2Т10. В Забайкальском крае было отмечено сочетание Ms4.5–2Т11 (Осы России. [Интернет-ресурс]), в Казахстане – Ms3.5–2Т11.

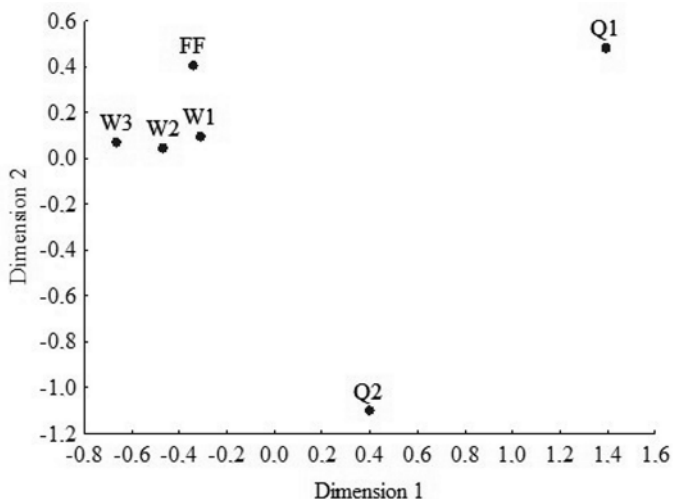


Рис. 16. Суммарные фенотипические дистанции между основательницами 1-го поселения – Q1, рабочими 1-го поселения – W1, основательницами 2-го поселения – Q2, рабочими 2-го поселения – W2, рабочими одиночных гнезд – W3, будущими самками-основательницами – FF.

Dimension 1 – измерение 1, Dimension 2 – измерение 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Меланиновый рисунок насекомых изучается уже более 100 лет, преимущественно на примере жесткокрылых. Вначале число известных аберраций было сравнительно невелико и им даже присваивались латинские названия, не имеющие, впрочем, таксономического статуса (см., напр., Плавильщиков, 1936; Захаров, 1997, и др.). Однако по мере накопления материала число вариантов рисунка для отдельных видов перевалило за сотни и использование их в прежнем виде стало невозможным. Важный шаг сделал Н. Н. Филиппов (1961), показавший, что многие аберрации выстраиваются в ряды форм, связанных определенными преобразованиями. Дальнейшее изучение показало, что рисунок насекомых состоит из определенных элементов, появление или исчезновение которых связаны с уровнем пигментации (количеством пигмента в кутикуле насекомого), и подчиняется видоспецифичным закономерностям (Креславский, 1975, 1977; Васильев, 1988, 2005, и др.).

Проведенный нами анализ показывает, что изменчивость меланинового рисунка у *P. dominula*, *P. nimpha* и *P. albellus* сходна (рис. 7–13; Русина и др., 2006, 2007в), но у *P. nimpha* она обнаружена на большем числе сегментов, однако у *P. albellus* спектр вариантов в некоторых случаях оказывается шире, например, на мезоскутуме (см. рис. 8), а также на мезоплеврах и тазиках самцов (см. рис. 11, 12).

Polistes albellus, в отличие от *P. nimpha* и *P. dominula*, гнездится открыто на растениях; перезимовавшие самки основывают семью гаплотроично. У видов, заселяющих помимо растений разного рода укрытия естественного и антропогенного происхождения, самки-основательницы *P. nimpha* с более светлыми вариантами рисунка 1-го тергита метасомы предпочитают гнездиться в укрытиях, а с более темными – на растениях, тогда как у *P. dominula* – наоборот (Русина, 2014). Данная закономерность

у *P. nimpha* прослеживается на значительной части ареала от Крыма до Зауралья (Русина и др., 2008).

В ходе полевых исследований локальных поселений *P. albellus* в Центральной Мещере установлено, что особенности меланинового рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос-полистов. (см. табл. 4). Выборки рабочих и будущих самок-основательниц фенотипически сходны. Кроме того, проведенный анализ фенотипических дистанций и результаты многомерного шкалирования показали, что взаиморасположение выборок хорошо соответствует градиенту увлажнения микроестообитаний. Выборки ос с влажного злаково-разнотравного луга (первое поселение) имеют наиболее темную окраску, а осы из более сухих местообитаний (одиночные гнезда) – наиболее светлую. Осы из поселения на залежи, зарастающей сосновым подростом (как известно, сосна предпочитает сухие, хорошо дренируемые почвы), занимают промежуточное положение. Можно предположить, что на рабочих ос и будущих основательниц, развивающихся в разных условиях, фактор увлажнения может действовать как непосредственно, так и опосредованно через различающиеся спектры их питания на личиночных стадиях.

Фенотипические различия между самками-основательницами из разных местообитаний уже были отмечены для других видов полистов. В частности, исследования *P. nimpha* в разных отделениях Луганского природного заповедника (ЛПЗ) показывают, что различия между выборками проявляются в частотах вариантов рисунка 1-го тергита метасомы (Русина и др., 2007а). Кроме того, по данному признаку были выявлены различия между основательницами *P. nimpha*, гнездящимися в разных растительных сообществах Стрельцовского отделения ЛПЗ. Межгодовые различия между основательницами *P. nimpha* из ЛПЗ и *P. dominula* из Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) выражены в частоте вариантов рисунка мезоскутума (Русина и др., 2007а; Русина, Орлова, 2009).

Остается не выясненным, какие факторы влияют на изменчивость меланинового рисунка рабочих, самцов и будущих основательниц *P. albellus*. Можно предположить, что, как и у *P. dominula*, размеры тела и характер меланинового рисунка особи зависят от особенностей ее питания на личиночной стадии, обусловленных морфо-физиологическими чертами самки-основательницы, размерами и историей семьи (Русина, Орлова, 2010; Фирман, Русина, 2013).

Так, чем темнее был рисунок клипеуса у самок-основательниц *P. dominula* из ЧБЗ, тем темнее оказывался клипеус у будущих основательниц и тем светлее у них были мезоскутум и 1-й тергит метасомы. Кроме того, чем больше были семьи, тем были темнее клипеус и светлее мезоскутум и 1-й тергит метасомы у будущих основательниц. Семьи *P. dominula* существенно различаются не только по числу рабочих, приходящихся на одну личинку IV и V возрастов, но также и по их фуражировочной активности. В успешных семьях с активными самками-основательницами эти показатели выше по сравнению с иными категориями семей: сиротскими, зараженными 1-й генерацией паразитоидов или узурпированными (агрессивно захваченными чужими самками) (Русина, 2009).

Экспериментальные исследования *P. dominula* показали, что изменение рациона питания личинок V возраста сказывалось в пределах одной семьи на меланизации 1-го тергита метасомы, а в пределах поселения – на частотах встречаемости вариантов ри-

сунка мезоскутума (Русина, Орлова, 2010). Недостаточное питание личинок IV и V возрастов в эксперименте (вследствие снижения в два раза числа фуражиров и кормилиц) усиливало меланизацию 1-го тергита метасомы, а клипеус будущих основательниц оказывался при этом почти непигментированным. Существенная нехватка корма вела к измельчанию самок и к усилению пигментации мезоскутума.

В нашем исследовании была установлена зараженность некоторых семей *P. albellus* паразитоидом *Latibulus argiolus*. Зараженные и незараженные семьи были сходны по размерам; гнезд, в которых *L. argiolus* 1-й генерации заражал расплод до выхода рабочих, не обнаружено. Вместе с тем, на территории ЛПЗ в отдельные годы доля семей *P. nimpha*, зараженных 1-й генерацией *L. argiolus*, достигала почти 30 % (Русина, 2009). Самки паразитоида выбирали для заражения более крупные семьи до выхода рабочих, которые были основаны самками с более темными вариантами рисунка. В семьях *P. albellus* паразитоид *Elasmus schmitti* не найден, но он заражает куколок в семьях *P. nimpha*, гнездящегося в Центральной Мещере не только в укрытиях (Косякова и др., 2020), но также и на растениях (второе поселение, 2020 г.).

На самках и самцах *P. albellus* из Мещеры паразиты клещ *Sphexicozela connivens* и осиный веерокрыл *Xenos vesparum* не были обнаружены, но в Швейцарии отмечены случаи заражения изучаемого вида полистов *X. vesparum* (личная коллекция Р. П. Ноймейера).

Клещ *S. connivens* найден на самках и самцах *P. nimpha*, гнездящегося на растениях неподалеку от *P. albellus* в тех же самых поселениях, а *X. vesparum* был отмечен на самках *P. dominula*, гнездящихся в укрытиях в Рязани.

Показано, что зараженность паразитами также оказывает влияние на фенотипическую изменчивость самцов и будущих основательниц (Русина, Орлова, 2011). Так, слабое и умеренное заражение личинок и куколок *P. nimpha* клещом *S. connivens* приводило к изменению частот встречаемости вариантов рисунка 4-го стернита, но не сказывалось на размерах развивающихся из них будущих основательниц. При сильном заражении личинок (более 5 клещей на особь) наблюдалось измельчание отродившихся имаго и увеличение среди них доли особей со слабо меланизированным вариантом рисунка 4-го стернита метасомы (Русина, Орлова, 2011).

В целом процесс меланизации и формирования структуры рисунка *P. albellus* остается во многом не исследованным, поэтому приходится ограничиваться приведенной в статье схемой, видоизменяя и совершенствуя ее по мере накопления данных по онтогенезу рисунка, с одной стороны, и фенооблику популяций в разных частях ареала вида, с другой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А. П. Моргачеву, Е. А. Моргачевой, А. С. Лукиной, С. А. Лукину, Д. А. Дробот, Д. А. Бовсуновскому за помощь в сборе материала, В. А. Валуеву, А. В. Крутилину, К. Доблер Гросс (С. Dobler Gross) за разрешение использовать их фотоматериалы. Мы глубоко благодарны также С. А. Белокобыльскому, С. Я. Резнику, А. В. Лопатину, А. В. Фатерыге и Б. А. Коротяеву за критические замечания, высказанные при обсуждении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анненская Г. Н., Мамай И. И., Цесельчук Ю. Н. 1983. Ландшафты Рязанской Мещеры и возможности их освоения. М.: Издательство Московского университета, 183 с.
- Васильев А. Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. В кн.: А. В. Яблоков (ред.). Фенетика природных популяций. М.: Наука, с. 158–169.
- Васильев А. Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 640 с.
- Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 400 с.
- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 459 с.
- Животовский Л. А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.
- Захаров В. М. 1997. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с.
- Косякова А. Ю., Лукина А. С., Русина Л. Ю. 2020. Функциональная реакция паразитоидов в локальных поселениях социальной осы *Polistes nimpha* (Christ, 1791) на территории национального парка «Мещерский». В кн.: Р. Т. Багиров и др. (ред.). Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: сборник статей V Международной конференции, 26–28 октября 2020 г., г. Томск, Россия. Томск: Издательство Томского государственного университета, с. 84–87.
- Креславский А. Г. 1975. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Журнал общей биологии **36** (6): 878–886.
- Креславский А. Г. 1977. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов. Зоологический журнал **56** (7): 1043–1056.
- Новоженов Ю. И. 1989. Хронографическая изменчивость популяций. Журнал общей биологии **33** (2): 171–183.
- Осы России. [Интернет-ресурс]. TimK 2011–2018. [URL: <http://antvid.org/Vespa/index%20vespa.html>] (дата обращения: 11.05.2020).
- Плавильщиков Н. Н. 1936. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. XXI. Жуки-дровосеки. Ч. 1. М.: Л.: Издательство АН СССР, 612 с.
- Русина Л. Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). Труды Русского энтомологического общества **79**: 1–217.
- Русина Л. Ю. 2014. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae). Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 497 с.
- Русина Л. Ю., Богущий М. П., Гилев А. В., Орлова Е. С. 2007а. Фенотипическая структура поселений осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Луганском природном заповеднике. Известия Харьковского энтомологического общества **15** (1–2): 121–130.
- Русина Л. Ю., Гилев А. В., Скороход О. В., Филимонова Н. Б., Фирман Л. А. 2007б. Связь окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднепровье. Успехи современной биологии **127** (2): 157–165.
- Русина Л. Ю., Гилев А. В., Фирман Л. А., Глотов С. В., Говорун А. В., Пеканова И. А., Русин И. Ю., Черствый С. А., Фатерыга А. В. 2008. Изменчивость окраски осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине и южном Зауралье России. Природничий альманах. Біологічні науки **10**: 158–173.
- Русина Л. Ю., Лопатин А. В. 2009. Связь фенотипической изменчивости самок-основательниц *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) со способом основания семьи. В кн.: М. М. Марченко (ред.). Науковий вісник Чернівецького університету: Збірник наукових праць. Вип. 455: Біологія. Чернівці: «Рута», с. 120–125.
- Русина Л. Ю., Орлова Е. С. 2009. Динамика фенооблика популяции *Polistes dominulus* в Черноморском биосферном заповеднике. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія **17** (1): 205–211. doi: 10.15421/010931
- Русина Л. Ю., Орлова Е. С. 2010. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии. Труды Русского энтомологического общества **81** (2): 165–171.
- Русина Л. Ю., Орлова К. С. 2011. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtiiidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 34–40. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16495806>
- Русина Л. Ю., Орлова Е. С., Богущий М. П. 2009. Агрессивность самок-основательниц *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae), гнездящихся в Черноморском биосферном заповеднике. Научные ведомости

- Белгородского государственного университета. Серия естественные науки **3** (58): 68–74. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15182991>
- Русина Л. Ю., Русин И. Ю., Старр Х. К., Фатерыга А. В., Фирман Л. А. 2007в. Способы основания семьи самками различных морфотипов у бумажных ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*). Энтомологическое обозрение **86** (4): 750–772.
- Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилев А. В. 2004а. Дискретные вариации окраски оси *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике. Труды Русского энтомологического общества **75** (1): 270–277. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9201454>
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Скороход О. В., Гилев А. В. 2004б. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 1. *Polistes dominulus* (Christ). Известия Харьковского энтомологического общества **12** (1–2): 195–207.
- Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Скороход О. В., Гилев А. В. 2006. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 3. *Polistes nimphus* (Christ). Известия Харьковского энтомологического общества **14** (1–2): 110–115.
- Сергиевский С. О. 1985. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)). Журнал общей биологии **46** (4): 491–502.
- Сергиевский С. О. 1987. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций. Труды Зоологического института АН СССР **160**: 41–58.
- Филиппов Н. Н. 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых. Зоологический журнал **40** (3): 372–385.
- Фирман Л. А., Русина Л. Ю. 2009. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). Энтомологическое обозрение **88** (2): 292–306. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12862330>
- Фирман Л. А., Русина Л. Ю. 2013. Продолжительность онтогенеза самцов в семьях оси *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) на юге Украины. Энтомологическое обозрение **92** (3): 486–492. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20205532>
- Яблоков А. В. 1976. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований. Журнал общей биологии **38** (5): 649–659.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 159 с.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis models and estimation procedures. American Journal of Human Genetics **19** (3): 233–257.
- Gumovsky A., Rusina L., Firman L. 2007. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmii* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae). Entomological Science **10** (1): 21–34. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2006.00195.x>
- Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). Kontyû **51** (3): 426–434.
- Neumeyer R., Baur H., Guex G.-D., Praz C. 2014. A new species of the paper wasp genus *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Europe revealed by morphometrics and molecular analyses. ZooKeys **400**: 67–118. <https://doi.org/10.3897/zookeys.400.6611>
- Neumeyer R., Gereys B., Castro L. 2015. New data on the distribution of *Polistes bischoffi* Weyrauch, 1937 and *Polistes helveticus* Neumeyer, 2014, a synonym of *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 N. STAT. (Hymenoptera: Vespidae). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S. E. A.) **57**: 205–216. doi: 10.5281/zenodo.47902
- Reeve H. K. 1991. *Polistes*. In: K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, p. 99–148.
- Röseler P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. In: K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, p. 309–335.
- Rusina L. Y., Gilyov A. V., Firman L. A., Pekanova I. A., Orlova E. S. 2011. Dynamic stability of phenotypic variability in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). Russian Entomological Journal **20** (3): 321–326.
- Tibbets E. A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. Proceedings of the Royal Society **269** (1499): 1423–1428. doi: 10.1098/rspb.2002.2031
- Tibbets E. A., Dale J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp *Polistes dominulus*. Nature **432** (7014): 218–222. doi: 10.1038/nature02949

PHENOTYPIC VARIABILITY OF *POLISTES ALBELLUS* GIORDANI SOIKA, 1976
(HYMENOPTERA: VESPIDAE)

A. Yu. Kosyakova, A. V. Gilev, R. P. Neumeyer, L. Yu. Rusina

Key words: social wasps, Vespidae, *Polistes albellus*, phenotypic variability, melanin patterns.

SUMMARY

This study is dealing with the coloration and melanin patterns of the social wasp *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera: Vespidae), which is distributed from Western Europe (France) to the Pacific coast of Russia (Primorskiy Territory) and to Mongolia and China. The total number of adult wasps examined was 590 females and 101 males. Phenotypic variability in females of *P. albellus* is expressed on the mesoscutum, the first and second tergite, and the sternites 4 to 6 of the metasoma. In males, however, the variability is additionally expressed on the clypeus and the coxae.

Analyses of the relationship between coloration elements on the one hand and spatial as well as temporal nesting features on the other hand were done in three local populations of *P. albellus* of Meshchera Lowlands (Ryazan prov., Russia). It was shown that overwintering foundresses of different morphotypes differentiated by the timing of nest initiation, nest attachment height to plant, and tendency to form clusters. Samples of queens of different settlements are phenotypically differentiated both from workers and from each other. All samples of workers and future foundresses are phenotypically similar. The mesoscutum pattern appears to be related to habitat moisture: in dry habitats, workers have a higher proportion of dark pattern variants.

The heterogeneity of environmental conditions can be a factor in increasing the variability of the melanin pattern of wasps.