

УДК 595.798 : 591.543.4

Е. О. Гречка, В. Е. Княтков

**СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И КАСТОВАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ
У ОБЩЕСТВЕННОЙ ОСЫ *POLISTES GALLICUS* L. (HYMENOPTERA,
VESPIDAE). III. ОТСУТСТВИЕ ВЛИЯНИЯ ФОТОПЕРИОДА ***

Колония *Polistes gallicus* имеет однолетний цикл развития, в целом типичный для общественных ос в умеренных широтах [Сград-

* Ч. I будет опубликована в «Энтомологическом обозрении», ч. II — в «Зоологическом журнале».

bery J. Ph., 1973]. Заложенная весной одной или несколькими основательницами, она, развиваясь, переходит от выращивания вначале почти исключительно рабочих особей к выращиванию самцов и зимующих самок, после чего вскоре распадается. В связи с этим в развитии колонии поллистов выделяют следующие три периода: 1) период до появления рабочих — от момента закладки гнезда до вылета первых имаго; 2) период роста и созревания — до начала массового появления самцов и зимующих самок; 3) период зрелости и распада — до прекращения существования колонии [West Eberhard M. J., 1969].

Вопрос о природе факторов, определяющих сроки сезонного развития колонии общественных ос, практически не исследовался специально. М. В. Брайен [Brian M. V., 1977] постулирует существование двух типов регуляции сезонного развития у общественных насекомых: для более примитивных в социальном отношении (как, например, осы-поллисты) ведущую роль должны играть внешние факторы (фотопериод, температура); у более продвинутых форм развитие регулируется в первую очередь факторами эндогенной природы. Однако такой вывод, на наш взгляд, еще недостаточно подтвержден экспериментально. Так, влияние фотопериода на развитие поллистов исследовалось только двумя авторами [Гринфельд Э. К., 1972; Воһн М. К., 1973]. Ссылки Спрэдбери [Spradbery J. Ph., 1973] и Брайена [Brian M. V., 1977] на работу Делерапса [Deleurgance E. Ph., 1952], в которой якобы обнаружено влияние фотопериода на развитие *Polistes gallicus*, при проверке оказались ошибочными. Никаких указаний на эксперименты с фотопериодом ни в этой, ни в других работах упомянутого автора [Deleurgance E. Ph., 1955, 1957] не содержится.

Э. К. Гринфельд [1972] на основании своих экспериментов пришел к выводу, что укорочение дня в конце лета является основным фактором, определяющим у *P. gallicus* переход от выращивания рабочих ос к выращиванию репродуктивных особей (самцов и зимующих самок) и завершение цикла развития колонии. Однако эксперименты Гринфельда методически не вполне удовлетворительны и нуждаются в проверке. Во-первых, он не отличал рабочих от зимующих самок и регистрировал только появление самцов. Во-вторых, использованные для экспериментов гнезда отличались по числу ос и личинок; не были известны возраст колоний, особенности их развития до начала эксперимента, первоначальное число основательниц. И наконец, в-третьих, были использованы всего две пары гнезд (причем данные по одной из них не очень убедительны), что представляется совершенно недостаточным в связи с очень большой индивидуальной изменчивостью в сроках развития отдельных колоний, о чем еще будет сказано ниже.

В ч. I данной статьи показано, что развитие колоний *P. gallicus* с момента основания весной и до распада в конце лета регулируется прежде всего эндогенными факторами, такими, как активность и плодовитость матки, количество и возраст рабочих. Внешние синхронизирующие факторы (фотопериод) скорее всего не имеют значения, поскольку в течение лета наблюдается все большее расхождение в сроках развития отдельных колоний и синхронизации сроков завершения развития не отмечается. Однако для окончательного вывода необходимо было экспериментальное исследование влияния фотопериода на развитие колоний, чему и посвящена данная работа.

Материал и методика. Работа проводилась в г. Херсоне (УССР) в 1980 и 1981 гг. Взятые для опыта гнезда *P. gallicus* содержались в деревянных домках-ящичках на балконе. Сбор гнезд в природе, перенесение их в ящички, затемнение гнезд осуществлялись по методике, описанной Э. К. Гринфельдом [1972]. Дважды в неделю произ-

Таблица 1. Характеристики колоний ос к моменту начала эксперимента в 1980 г. и результаты этого эксперимента

Характеристики	Короткий день (12 ч)							
	№ колоний							
	1	2	3	4	5	6	7	x
Дата основания	1 V	1 V	3 V	3 V	1 V	3 V	3 V	2 V
Число основательниц	1	1	1	1	1	1	1	1
Число к началу опыта:								
ячей	30	32	32	28	53	28	32	31
яиц	12	7	9	6	16	5	9	9
личинки	9	11	10	7	27	11	10	13
куколок	2	7	4,5	8	9	12	6	8,4
Появление первых рабочих	27 VI	27 VI	27 VI	25 VI	27 VI	29 VI	29 VI	28 VI
Начало массового появления самцов	3 VIII	6 VIII	28 VIII	27 VIII	30 VIII	7 VIII	22 VIII	29 VIII
Начало массового появления змужущих самок	30 VII	25 VII	28 VIII	27 VII	30 VII	27 VII	29 VIII	2 VIII
Распад колонии	17 VIII	13 VIII	15 VIII	13 VIII	28 VIII	18 VIII	25 VIII	22 VIII
Продолжительность, дни:								
I периода цикла	57	57	57	43	57	57	57	56
II периода цикла	33	28	28	33	33	28	51	34,6
III периода цикла	18	18	18	22	29	22	5	19,2
всего цикла	108	103	104	108	119	107	113	110,2
Суммарное число:								
построенных ячеек	42	108	48	101	90	101	74	82,8
отложенных яиц	54	418	54	125	95	121	90	97
выращенных:								
самцов	8	10	6	10	10	12	9	9,4
змужущих самок	12	45	41	42	13	18	2	11,2

Примечание. Учет числа рабочих в 1980 г. не производился.

Таблица 2. Характеристики экспериментальных колоний к моменту начала эксперимента 4 июня 1981 г.

Характеристики	Естественный фотопериод												Критерий Стьюдента					
	№ колоний																	
	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	$\pm \sigma$	$\pm m$	7	8	9		10	11	12	\bar{x}	$\pm \sigma$
Время закладки	28 IV	29 IV	1 V	2 V	27 IV	2 V	30 IV	2,1	0,9	29 IV	30 IV	27 IV	1 V	2 V	2 V	30 IV	1,9	0,8
Число:																		
основательниц	4	3	2	3	3	2	2,8	0,8	4	4	2	4	2	2	2	2,7	1,1	0,4
ячеек	34	36	40	45	111	42	51,3	29,5	12,0	47	36	102	40	39	30	48,8	26,6	10,9
яиц	23	15	6	10	50	8	18,7	16,5	6,7	5	11	29	19	14	11	14,8	8,3	3,4
личинок	8	12	10	17	22	6	12,5	5,9	2,4	20	10	29	17	17	5	16,3	8,3	3,4
куколок	0	1	1	8	10	5	4,2	4,2	1,7	8	4	5	4	0	1	3,7	2,9	1,2

водился осмотр гнезд с составленным гнездовых карт для точного учета числа яиц, личинок, куколок (более подробно см. ч. 1 статьи). Учет имаго велся с помощью индивидуальных цветных меток, наносимых масляными красками. Кастовая принадлежность самки определялась путем тестирования на агрессивность (степень выраженности и характер оборонительной реакции в баллах по методике, описанной в ч. 1). Параллельно проводились поведенческие наблюдения и измерения размеров тела ос (ширина груди, головы, длина голени), что служило дополнительным критерием кастовой принадлежности. Социальный состав каждой колонии был, таким образом, в точности известен в течение всего сезона. Момент распада колонии определялся по исчезновению расплода, после чего осы вскоре покидали сот.

В 1980 г. для эксперимента было взято 10 колоний, пересаженных в домки 1 июня, однако часть из них погибла, и поэтому результаты были получены только для 5 колоний при коротком дне и 2 — при естественном фотопериоде. Эти колонии к моменту начала опыта (22 июня) имели примерно одинаковый состав и численность; статистически достоверных различий между ними не отмечалось (табл. 1). В 1981 г. для опыта были взяты 12 колоний (6 опытных и 6 контрольных), наблюдавшихся с момента закладки в природе. Пересадка гнезд в домки осуществлялась в середине мая. Все колонии сохранились до конца эксперимента. К моменту начала эксперимента (4 июня) колонии имели в среднем одинаковый состав и численность; между ними не было статистически достоверных различий (табл. 2). Все гнезда имели более двух основательниц, что гарантировало их приживаемость даже в случае утраты одной-двух ос при пересадке (успешная пересадка гаплотетричных колоний в столь ранние сроки удается редко). Затемнение опытных гнезд было начато через 2 недели после пересадки. Колонии в это время еще не содержали рабочих. Естественная длина дня с учетом гражданских сумерек к моменту начала опыта в данной местно-

сти (49° с. ш.) составляла 17 ч 51 мин в 1980 г. и 17 ч 34 мин в 1981 г. К концу опытов, когда колонии распались, она составила 14 ч 54 мин (расчеты по В. В. Шаронову [1945]). Затемнение опытных гнезд производилось ежедневно по вечерам после окончания гражданских сумерек, а через 12 ч светонепроницаемые чехлы снимались, так что фотопериод в этом варианте сохранялся постоянным в течение всего опыта, и развитие колоний начиная с конца I периода проходило в условиях короткого дня (12 ч). Контрольные же гнезда находились при естественном фотопериоде, сначала увеличивавшемся от 17 ч 34 мин до 17 ч 51 мин (в 1981 г.), а затем сокращавшемся до 14 ч 54 мин.

Результаты и обсуждение. Для сравнения особенностей развития колоний в опытном и контрольном вариантах использовались следующие характеристики: даты наступления основных фаз цикла (появление первых рабочих, самок, зимующих самок; распад колонии) (табл. 1, 3); продолжительность основных периодов и всего цикла (табл. 1, 3); сезонная динамика вылета имаго (рис. 1); продуктивность колоний (по числу выращенных имаго и отложенных яиц) (табл. 1, 3).

Закладка гнезд у полостей происходит в очень сжатые сроки, определяемые, очевидно, в первую очередь температурными условиями. В дальнейшем расхождение в сроках развития отдельных колоний все более возрастает, достигая максимума для сроков массового появления репродуктивных особей и распада колонии (см. ч. I статьи). Такая же картина наблюдалась в описанных экспериментах:

гнезда были заложены практически одновременно (табл. 1, 2), а в развитии наблюдалась все возрастающая индивидуальная изменчивость (табл. 1, 3). Однако ни одна из колоний при коротком дне по срокам развития не вышла в общем за пределы изменчивости этих параметров, наблюдавшихся при естественном фотопериоде. Причем в обоих вариантах имелись колонии, отличавшиеся при одинаковой силе как относительно более ранним, так и более поздним сроками созревания (т. е. появления зимующих самок в массовом количестве). Характерно, что по срокам распада эти колонии были довольно близки.

По всем использованным для сравнения параметрам, в том числе и по продуктивности, колонии ос при коротком дне и при естественном фотопериоде были очень близки как по размаху изменчивости, так и по средним значениям, между которыми не было статистически

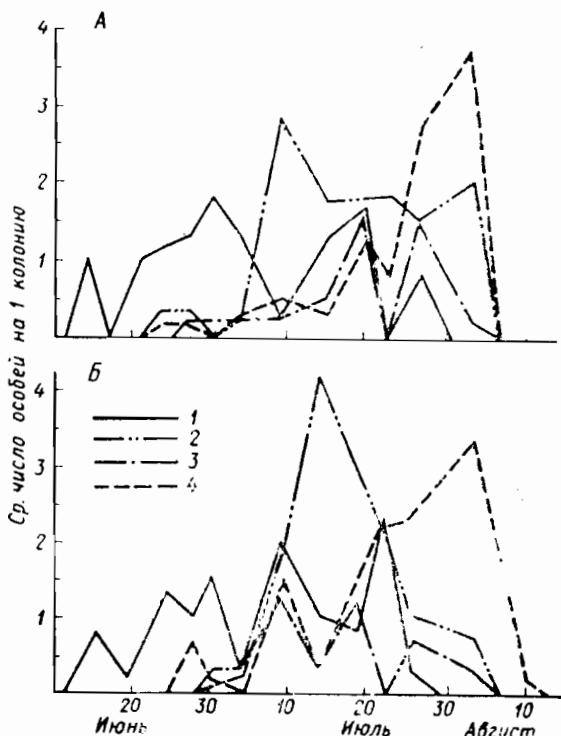


Рис. 1. Динамика вылета имаго различных каст и полов в колониях ос при коротком дне (А) и естественном фотопериоде (Б) в эксперименте 1981 г.

В каждом варианте усреднены данные для 6 колоний. 1 — рабочие; 2 — зимующие самки; 3 — переходные особи; 4 — самцы.

достоверных различий (табл. 1, 3). Таким образом, сокращение длины дня никак не повлияло на развитие колоний ос, хотя оно началось достаточно рано (22 июня в 1980 и 4 июня в 1981 г.) — значительно раньше, чем это происходит в природе.

Таблица 3. Сроки развития и продуктивность колоний *Polistes galli* в эксперименте

Характеристики	Короткий день (12 ч)								№ ло	
									1	2
	1	2	3	4	5	6	\bar{x}	±s	±m	
Появл. первых рабочих	20 VI	19 VI	16 VI	16 VI	10 VI	10 VI	15 VI	4,3	1,8	
Начало массового появл. самцов	9 VII	19 VII	27 VII	3 VIII	27 VII	3 VIII	24 VII	8,4	3,4	
Начало массового появл. зим. самок	27 VI	26 VII	9 VII	23 VII	9 VII	21 VII	14 VII	11,1	4,5	
Распад колонии	1 VIII	6 VIII	25 VII	8 VIII	15 VIII	10 VIII	6 VIII	7,3	3,0	
Продолж. дл.:										
I периода	17	46	43	43	38	37	426	4,1	1,7	
II периода	7	37	23	37	29	41	29	12,6	5,1	
III периода	35	13	16	16	37	21	23	10,4	4,3	
всего цикла	89	96	82	96	104	99	94,3	7,8	3,2	
Суммарное число:										
постр. ячеек	78	123	56	100	99	78	95,7	30,8	12,6	
отл. яиц	106	162	85	155	165	111	130	4,2	13,9	
выращенных:										
рабочих	3	17	5	23	18	16	13,7	7,9	3,2	
самцов	12	14	4	8	4	12	9,0	4,4	1,3	
зим. самок	20	20	12	16	24	16	17	5,3	2,2	
всего имаго	35	51	21	47	46	38	39,7	10,9	4,5	

Динамика вылета из куколок имаго различных полов и каст в среднем оказалась очень сходной при коротком дне и при естественном фотопериоде, причем пики вылета практически полностью совпали во времени (см. рис. 1). При этом динамика вылета имаго для отдельных гнезд очень сильно различалась, как это уже указывалось выше. Это иллюстрирует рис. 2, на котором приведена динамика вылета имаго для двух достаточно контрастных пар гнезд при коротком дне и естественном фотопериоде. Различия в сроках развития между единичными гнездами скорее всего случайны, как это и было, вероятно, в экспериментах Э. К. Гринфелда [1972]. Для того чтобы с уверенностью судить об изменении сроков развития колоний под влиянием тех или иных факторов, совершенно необходимо получать усредненные данные для достаточно большой выборки.

Таким образом, фотопериод, несомненно, не является для ос *P. gallicus* фактором, регулирующим сезонное развитие и синхронизирующим завершение цикла в популяции. Эта регуляция осуществляется, видимо, в основном эндогенными факторами, действующими на уровне колонии, как это было показано в I ч. Не влияет фотопериод и на продуктивность колоний ос, на кастовую дифференциацию, а также на соотношение числа особей разных каст и полов.

Следует отметить также, что в описываемых экспериментах сокращение длины дня не отразилось на сроках выращивания и динамике вылета самцов (табл. 1, 3; рис. 1). Механизмы, которые обуславливают выращивание самцов у общественных перепончатокрылых

в определенный период цикла развития, должны функционировать как-то иначе, чем механизмы, регулирующие дифференциацию каст, так как самцы развиваются из гаплоидных яиц и их появление должно быть прежде всего связано с откладкой таких яиц. Однако до сих пор в условиях короткого дня (12 ч) и при естественном фотопериоде менге 1981 г.

Естественный фотопериод									Критерий Сходства
Лоний									
7	8	9	10	11	12	\bar{x}	σ	$\pm m$	
15 VI	13 VI	19 VI	13 VI	19 VI	14 VI	15 VI	2,8	1,1	0
1 VIII	21 VII	10 VII	27 VII	29 VII	22 VII	23 VII	2,3	1,0	0,28
14 VII	9 VII	10 VII	29 VII	22 VII	21 VII	18 VII	6,9	2,8	0,75
6 VIII	31 VII	8 VIII	10 VIII	1 VIII	5 VIII	5 VIII	3,9	1,6	0,29
42	40	46	40	46	41	42,5	2,8	1,1	0,05
29	26	21	46	34	37	33,0	7,6	3,1	0,57
23	22	29	12	9	14	18,0	5,9	2,4	1,02
94	88	96	98	89	92	93,0	3,9	1,6	0,36
99	89	182	85	53	85	98,8	43,6	17,8	0,14
130	115	290	100	81	108	137,3	76,5	31,2	0,19
10	13	25	16	14	11	14,8	5,4	2,2	0,28
6	9	22	10	16	17	13,3	5,9	2,4	1,11
4	14	41	12	4	4	13,2	14,3	5,9	1,16
20	36	88	38	34	32	41,3	23,7	9,7	0,14

пор очень мало известно о факторах, участвующих в этой регуляции [West Eberhard M. J., 1969; Wilson E. O., 1971; Brian M. V., 1965]. Результаты наших экспериментов говорят о том, что у *P. gallicus* откладка гаплоидных яиц и выращивание самцов не регулируются фотопериодом.

В экспериментах Бома [Bohm M. K., 1973] с американским видом *P. metricus* только что вышедшие из куколок осы содержались поодиночке в различных фотопериодических условиях. Выяснилось, что у самок, появившихся в начале лета, длинный день стимулировал развитие яичников, короткий же такого эффекта не вызывал. У ос, вышедших из куколок позже (в июле-августе), яичники оставались неактивными при любом фотопериоде. На основании этого делается вывод, что диапауза у ос детерминируется воздействием короткого дня еще на стадии куколки или даже личинки и в дальнейшем не может быть снята у имаго при воздействии длинного дня. На наш взгляд, для такого вывода необходимы дополнительные исследования. Вполне вероятно, что фотопериодические условия участвуют в индукции диапаузы у зимующих самок. Но при этом они, очевидно, никак не влияют на развитие колонии в целом.

Отсутствие фотопериодической регуляции сезонного развития у осополитов, по всей видимости, связано с тем, что эти осы возникли в тропическом климате [West Eberhard M. J., 1969] и именно там сформировался их жизненный цикл. По классификации Брайена [Brian M. V., 1965] и Уилсона [Wilson E. O., 1971], его можно отнести

к взрывному (explosive) типу. Такой цикл развития характеризуется тем, что после пика вылета рабочих следует пик вылета плодовитых особей. Выращивание рабочих при этом прекращается, и колония погибает. Колония такого типа неизбежно имеет ограниченное время существования, определяемое в основном эндогенными факторами и прежде всего сроками перехода от выращивания рабочих особей к выращиванию самцов и плодовитых самок. Такой тип регуляции жизненного цикла вполне пригоден, видимо, для условий тропического климата и обеспечивает гомодинамное развитие популяции при отсутствии какой-либо сезонности, как это наблюдается у тропических ос-полистов [West Eberhard M. J., 1969]. При проникновении полистов в зону умеренного климата этот цикл был модифицирован, и в него

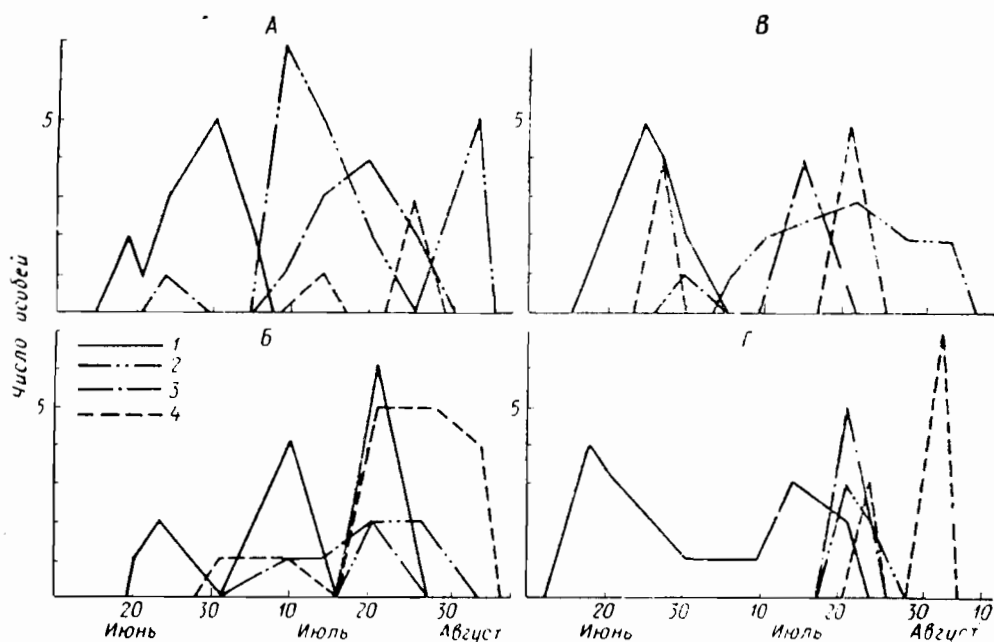


Рис. 2. Динамика вылета имаго различных каст и полов в четырех колониях ос, содержащихся при коротком дне (А, Б) и естественном фотопериоде (В, Г).

Приведены данные для колоний с наиболее ранними (А, В) и наиболее поздними (Б, Г) сроками развития. Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

вклинилась зимовка оплодотворенных осенью самок-основательниц в состоянии диапаузы [West Eberhard M. J., 1969]. Возникла синхронизация циклов, которая осуществляется один раз в году — весной. Перезимовавшие самки практически одновременно приступают к закладке гнезд, поскольку их созревание определяется температурными условиями. В синхронизации циклов в конце лета, видимо, просто не было необходимости, а поэтому не сформировалась и фотопериодическая реакция. Эта ситуация напоминает отсутствие фотопериодической реакции у многих моновольтинных видов насекомых, имеющих облигатную диапаузу в каждом поколении [Данилевский А., С., 1961]. Фотопериодическая реакция скорее могла возникнуть у тех общественных насекомых, которые имеют многолетние колонии и, следовательно, пугаются в синхронизации развития с сезоном не только в начале, но и в конце активного периода — например, у муравьев [Кипятков В. Е., 1981], медоносных пчел [Чередников А. В., 1967].

Таким образом, фактические данные не подтверждают представления Брайена [Brien M. V., 1977] о преобладании у более примитивных общественных насекомых (каковыми являются полисты) экзоген-

ной регуляции сезонного развития и жизненного цикла и о переходе к эндогенной регуляции у более продвинутых в социальном отношении форм.

Выводы. 1. У общественной осы *Polistes gallicus* отсутствует фотопериодическая регуляция сезонного развития. 2. Фотопериодические условия не оказывают влияния на фенологические сроки развития колоний, длительность цикла развития и составляющих его периодов, время появления и динамику вылета имаго разных каст и полов, продуктивность колоний, соотношение каст и полов выращенных особей. 3. Фотопериодические условия не регулируют откладку гаплоидных яиц и выращивание самцов. 4. Сезонный цикл развития колонии *P. gallicus* синхронизируется с сезоном только один раз в году (весной) и в течение лета регулируется прежде всего эндогенными факторами, но не фотопериодом.

Summary

An experimental studying of the day length influence on the colony development in *Polistes gallicus* was performed in Kherson (South Ukraine) in 1980—1981 on the 19 wasp colonies in artificial wooden boxes. The day length shortening till 12 hours had no effect on the colony parameters being studied. The conclusion is made that photoperiodic conditions have no influence on the dates of seasonal development of colonies and their productivity, on the position of haploid eggs and male production. The developmental cycle of this species is synchronized with the season only once a year (in spring), later it is regulated by the endogenous factors.

Литература

Гринфельд Э. К. Влияние фотопериодизма на цикл развития общественной осы *Polistes gallicus* (Hymenoptera, Vespidae). — Вестн. Ленингр. ун-та, 1972, № 21, с. 148—151. Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с. — Князев В. Е. Механизмы регуляции процессов развития у муравьев. — В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского. Л., 1981, с. 59—91. — Черепанов А. В. О фотопериодизме у домашней пчелы *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). — Энтомол. обозр., 1967, т. 46, № 1, с. 60—67. — Шаронов В. В. Таблицы для расчета природной освещенности и видимости. М.; Л., 1945. 198 с. — Вольф М. К. Effects of environment and juvenile hormone on ovaries of the wasp *Polistes metricus*. — J. Ins. Physiol., 1973, vol. 18, p. 1875—1883. — Brian M. V. Social insects populations. London, 1965. 135 p. — Brian M. V. The synchronization of colony and climatic cycles. — Proc. 8th Intern. Congr. I.USSI. Wageningen, 1977, p. 115—119. — Deleurance E. Ph. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hyménoptères, Vespides). — C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, 1948, vol. 230, p. 784—789. — Deleurance E. Ph. Le polymorphisme sociale et son déterminisme chez les Guêpes. — Colloq. Intern. Cent. Nat. Rech. Scient., 1952, vol. 34, p. 141—155. — Deleurance E. Ph. Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères, Vespides). II. Le cycle évolutif du couvain. — Ips. Soc., 1955, vol. 2 (4), p. 285—302. — Spradbery J. Ph. Wasps. London, 1973. 408 p. — West Eberhard M. J. The social biology of Polistine wasps. — Misc. Publ. Mus. of Zool. Univ. of Michigan, 1969, N 140, p. 1—101. — Wilson E. O. The insect societies. Cambridge, Mass., 1971. 548 p.

Статья поступила в редакцию 15 июня 1982 г.