

УДК 595.798 : 577.49

**СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И КАСТОВАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ
У ОБЩЕСТВЕННОЙ ОСЫ *POLISTES GALLICUS*
(HYMENOPTERA, VESPIDAE).**

**II. ДИНАМИКА РОСТА
И ПРОДУКТИВНОСТЬ КОЛОНИЙ¹**

Е. О. ГРЕЧКА, В. Е. КИПЯТКОВ

Общая выживаемость природных колоний *P. gallicus* составила 43,5%. Наиболее высокая смертность (95,6%) наблюдалась до появления рабочих особей. Продуктивность цариц имела два пика — в конце мая и в июне-июле. Репродуктивные самцы и самки выращивались из яиц, отложенных в основном во время второго пика. При плеометрозе продуктивность цариц была выше, но прекращение яйцекладки наступало здесь несколько раньше, чем в случае гаплетроза. Периоды выращивания рабочих и цариц оказались разделенными во времени в гаплетметрических колониях и значительно перекрывались в плеометрических. Кроме того, в первом случае вылет самцов и зимующих самок был синхронизован, а во втором — самки появились раньше. Плеометрические гнезда превосходили гаплетметрические по среднему числу яиц и выращенных репродуктивных особей. Все это подтверждает эндогенный характер регуляции цикла развития у данного вида.

Осы рода *Polistes* — весьма популярный объект исследования, интересный с точки зрения многих проблем биологии общественных насекомых (Evans, 1948; West Eberhard, 1969; Wilson, 1971). Колонии этих ос имеют однолетний цикл развития. В умеренных широтах он начинается весной с закладки гнезд перезимовавшими оплодотворенными самками. Колония может иметь как одну основательницу (гаплетроз), так и нескольких (плеометроз); в последнем случае из всей группы только одна самка (царица) остается плодовитой (West Eberhard, 1969).

Цикл развития колонии полистов делится на следующие периоды: I — от основания гнезда до появления из куколок первых рабочих ос; II — от появления первых рабочих до начала массового выхода из куколок самцов и зимующих самок; III — от начала выхода плодовитых особей до исчезновения расплода и гибели колонии (West Eberhard, 1969; Гречка, Кипятков, 1983).

Однолетний жизненный цикл *Polistes gallicus* L. и близких видов умеренных широт детально описывали многие авторы (West Eberhard, 1969; Spradbery, 1973 и др.). Однако все эти работы выполнены путем наблюдений за отдельными гнездами ос и не дают представления о внутриволюционной изменчивости циклов развития. Кроме того, до сих пор очень мало известно о том, какие факторы регулируют сезонный цикл развития колонии полистов и управляют процессами кастовой детерминации.

Нами исследована сезонная динамика развития в естественной популяции *P. gallicus* на юге Украинской ССР. В предыдущей работе

¹ Сообщение I опубликовано в № 3 «Энтомологического обозрения» за 1983 г.

этой серии (Гречка, Кипятков, 1983) были приведены данные по фенологии и сделана попытка выяснить природу механизмов, регулирующих сезонный цикл развития этого вида. Было установлено, что внешние синхронизирующие факторы (фотопериод) не участвуют в этой регуляции. Длительность цикла развития колонии довольно постоянна и определяется эндогенными для колонии факторами — продолжительностью жизни и репродуктивной активностью царицы, а также утратой рабочими осами с возрастом способности к выкармливанию личинок.

В настоящей работе приведены данные по динамике роста колоний, их выживаемости и продуктивности, являющиеся совершенно необходимыми для полного описания жизненного цикла и выявления факторов, его регулирующих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в г. Херсоне с мая по октябрь 1980 и 1981 гг. и состояла в регулярных (1—2 раза в неделю) осмотрах взятых под наблюдение колоний *P. gallicus* в течение всего цикла развития. Число ячеек и все категории расплода учитывали методом гнездового картирования, который позволял проследить судьбу каждого яйца, личинки, куколки (см. Гречка, Кипятков, 1983). Учет числа имаго вели лишь в 1981 г. в 25 колониях, специально для этого перенесенных в фанерные домики-ящики и содержавшихся на открытом балконе, а также в 9 колониях, полученных в 1980 г. в садках по методике Джибо (Gibo, 1977). Каждая особь получала индивидуальную цветную метку. В интактных природных колониях состав имагинального населения определяли лишь качественно. Кастовую принадлежность особи выявляли с помощью поведенческого теста на агрессивность. При этом выделены три категории самок: активные (рабочие), неактивные (зимующие) и самки переходного типа (Гречка, Кипятков, 1983)².

Как и при анализе фенологии, полученные данные отдельно анализировали для четырех выборок: 16 плеометричных колоний в природе (1981 г.), 9 плеометричных колоний в садках (1980 г.), 30 гаплетричных колоний в природе (1980 г.), 48 гаплетричных колоний в природе (1981 г.) Более подробно о методике см. в предыдущей работе (Гречка, Кипятков, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость в природных условиях. Значительное число наблюдавшихся в природе колоний погибло на ранних стадиях развития. Так, в 1981 г. первоначально была взята под наблюдение 161 колония, из которой к концу цикла выжило 70. Выживаемость плеометричных колоний оказалась значительно выше, чем гаплетричных (табл. 1), что полностью согласуется с результатами, полученными ранее на других видах *Polistes* (Gibo, 1977, 1978). Несомненно, что одиночной основательнице труднее поддерживать существование расплода, а ее случайная гибель до появления рабочих всегда будет означать гибель всей молодой колонии. Как видно из табл. 1, процент гибели природных колоний в целом очень высок именно за счет ранней смертности гаплетричных колоний. Первый период цикла для них является критическим. Некоторые основательницы, заложив гнезда,

² Активные самки не зимуют и выполняют в гнезде функции рабочих. Неактивные (плодовитые) самки не участвуют в кормлении личинок, строительстве гнезда и других формах деятельности, характерных для рабочих ос, имеют зимнюю диапаузу и после зимовки основывают новые гнезда. Самки переходного типа в первые дни имагинальной жизни имеют промежуточное поведение, а затем под влиянием социальных факторов переходят в категорию неактивных (чаще всего) или активных (редко) самок. Более детально эти три категории самок охарактеризованы в других работах (Блинова, Гречка, 1982; Гречка, Кипятков, 1983).

Таблица 1

Выживаемость колоний *P. gallicus* в природе (по данным 1981 г.)

Тип колоний	Интервал времени	Первоначальное число гнезд	Число выживших гнезд	Выживаемость, %
Гаплометричные	За I период цикла	134	50	37,0
	За II период цикла	50	46	92,0
	За I и II периоды в сумме	134	46	34,0
Плеометричные	За I период цикла	27	24	89,0
	За II период цикла	24	24	100,0
	За I и II периоды в сумме	27	24	89,0
Все вместе	За I период цикла	161	74	45,9
	За II период цикла	74	70	94,5
	За I и II периоды в сумме	161	70	43,5

оказываются в дальнейшем неспособными выращивать личинок (Yoshikawa, 1954). Такие самки, по нашим наблюдениям, погибают, либо мигрируют на соседние гнезда, присоединяясь к более сильным основательницам (явление вторичного плеометроза — см. Deleurance, 1957). Гибель колонии может быть вызвана и внешним воздействием (хищничество, канибализм).

С появлением рабочих колония приобретает высокую устойчивость к повреждающим факторам, и процент гибели резко снижается. Большинство колоний с этого момента развивается успешно и достигает зрелости.

Динамика роста колоний. Известно, что рост гнезда по листов происходит неравномерно: в период его закладки строится относительно много ячеек, затем новые ячейки сооружаются реже, но после появления рабочих ос темпы роста гнезда опять возрастают; к концу II периода цикла рост гнезда обычно прекращается (West Eberhard, 1969). Наши наблюдения подтверждают эти выводы для *P. gallicus* (рис. 1). Однако сравнение плеометричных и гаплометричных колоний показывает некоторые различия в соотношении у них указанных периодов роста, с одной стороны, и периодов развития колонии, — с другой. В колониях с одной основательницей начало усиленного роста совпадает с моментом появления первых рабочих (рис. 1, Б, В), как это и установила Вест Эберхард в наблюдениях за гаплометричной колонией *P. fuscatus*. В плеометричных колониях (как природных, так и содержащихся в садках), ускорение роста гнезда происходит раньше, чем в гаплометричных и задолго до появления рабочих (рис. 1, А, Г). Это, несомненно, объясняется тем, что в плеометричных колониях дополнительные самки, выполняющие функции рабочих, в значительной мере освобождают царицу от фуражировки, и поэтому ее продуктивность (см. ниже) и число закладываемых ею ячеек возрастают раньше. Прекращение роста гнезда наблюдается вскоре после появления самцов и зимующих самок или совпадает с ним (рис. 1).

Рост гнезда непосредственно связан с репродуктивной активностью царицы. По некоторым данным, именно царица осуществляет закладку новых ячеек (Deleurance, 1957; West Eberhard, 1969). Это подтверждается и нашими наблюдениями. В этой связи интересно проследить сезонную динамику суточной продуктивности царицы, т. е. числа отложенных ею яиц, поскольку данные такого рода в литературе отсутствуют.

Индивидуальная суточная продуктивность цариц характеризуется резкими колебаниями. Однако при усреднении данных по целому ряду колоний выявляется довольно ясная картина (рис. 2). Для самых первых дней развития, вследствие трудности учетов, данные по большинству гнезд получить не удалось. Имеющиеся данные для гаплетметричных колоний 1980 г. (рис. 2, Б) показывают, что в первые дни закладки гнезда продуктивность царицы относительно высока, однако вскоре она снижается. Спад продуктивности приходится на период выращивания первых личинок, когда основательница, очевидно, испытывает максимальную функциональную нагрузку (в это время снижается и скорость роста гнезда). В некоторых гнездах яйца в этот период не откладываются

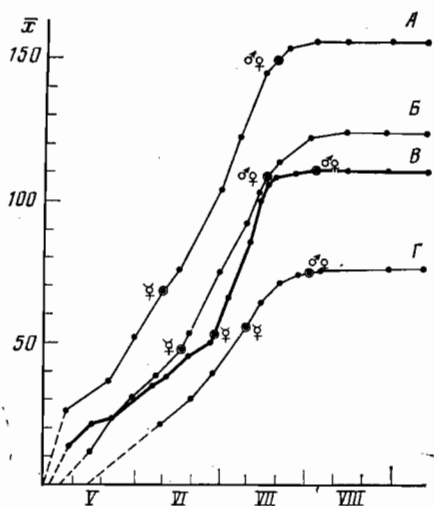


Рис. 1

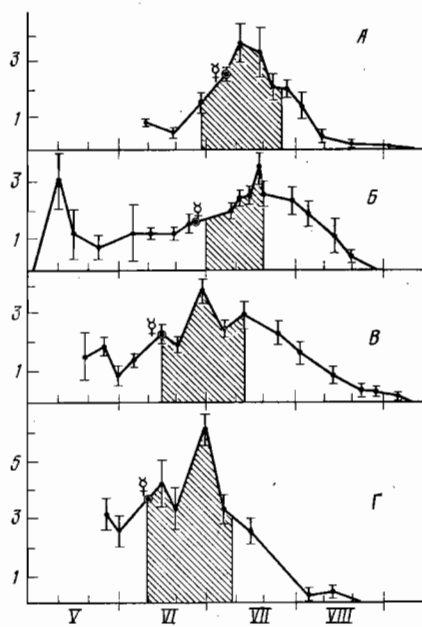


Рис. 2

Рис. 1. Сезонная динамика роста среднего числа яиц (\bar{x}) в гнездах *P. gallicus*: А — плеометричные колонии в 1981 г.; Б — гаплетметричные колонии в 1981 г.; В — гаплетметричные колонии в 1980 г.; Г — плеометричные колонии в садках в 1980 г. На графиках отмечены моменты появления (в среднем по каждой выборке) первых рабочих (♀) и репродуктивных особей (♂♀). Римские цифры — месяцы

Рис. 2. Сезонная динамика средней суточной продуктивности цариц в гнездах *P. gallicus* L.: по оси ординат — среднее число яиц на одну царицу; А — плеометричные колонии в садках в 1980 г.; Б — гаплетметричные колонии в 1980 г.; В — гаплетметричные колонии в 1981 г.; Г — плеометричные колонии в 1981 г. Заштрихованный участок соответствует периоду откладки яиц, дающих репродуктивных особей; отмечен момент появления (в среднем по каждой выборке) первых рабочих (♀); вертикальными линиями обозначена ошибка средней арифметической

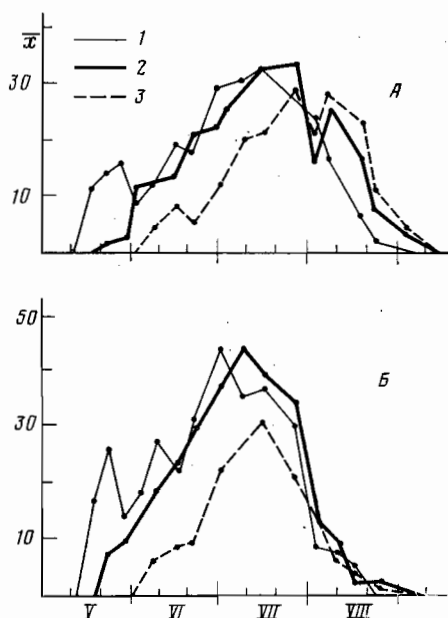
лись вовсе. Имеющиеся данные по отдельным гнездам из других выборок подтверждают обнаруженную закономерность.

В дальнейшем число откладываемых яиц снова возрастает, причем резкий подъем продуктивности царицы наблюдается после появления первых рабочих (рис. 2), совпадая с периодом наиболее активного строительства гнезда (рис. 1). Яйца, дающие впоследствии репродуктивных особей (самцов и зимующих самок), откладываются именно в этот период наивысшей продуктивности царицы (на рис. 2 он отмечен штриховкой). Высказывались предположения о возможной связи темпа яйцекладки с детерминацией пола и касты у перепончатокрылых (Flanders, 1946). В данном случае такая связь кажется маловероятной,

поскольку, как это видно из рис. 2, первые и последние репродуктивные особи развиваются из яиц, отложенных в периоды, когда плодовитость царицы находится на среднем уровне. Кроме того, из яиц, отложенных в период первого максимума яйцекладки, развиваются только рабочие, хотя в это время темп яйцекладки столь же высок, как и в период второго максимума (рис. 2, Б).

В конце цикла наступает плавный спад продуктивности (рис. 2). Наблюдается значительный временной интервал между остановкой роста гнезда и полным прекращением яйцекладки. В это время откладка яиц уже не связана с ростом гнезда. Царица может продолжать откладывать яйца в течение всего третьего периода цикла, помещая их в свободные ячейки из-под куколок. Почти все личинки, выходящие из яиц, отложенных в период второго спада продуктивности, не развиваются и гибнут (Гречка, Кипятков, 1983).

Рис. 3. Сезонная динамика среднего числа (\bar{x}) яиц, личинок и куколок в гаплометричных (А) и плеометричных (Б) колониях *Polistes gallicus* в 1981 г.: 1 — яйца, 2 — личинки, 3 — куколки



Максимумы продуктивности цариц в гаплометричных и плеометричных колониях одного года практически совпадают; в 1981 г. они наблюдались раньше, так как этот год был теплее, чем 1980 г. (Гречка, Кипятков, 1983). В плеометричных колониях 1981 г. максимальная продуктивность цариц была значительно выше, чем в гаплометричных, видимо, вследствие того, что там были дополнительные самки и раньше появились рабочие (см. ниже). Однако и спад продуктивности в плеометричных колониях наблюдался раньше (рис. 2).

Кривые, отражающие количество расплода разных категорий в гнездах ос, имеют в общем колоколовидную форму (рис. 3), что объясняется таким же характером изменения продуктивности цариц (рис. 2). Для яиц отмечается еще и первый пик численности, несомненно, связанный с первым максимумом продуктивности цариц. В плеометричных колониях в сравнении с гаплометричными численность расплода нарастает быстрее и достигает более высокого уровня. Однако быстрее наступает и спад, а полное исчезновение расплода отмечается раньше (рис. 3).

Процентное соотношение числа яиц, личинок и куколок в гнездах изменяется очень сходно в плеометричных и гаплометричных колониях (рис. 4). Процент яиц постепенно снижается в течение всего цикла развития, достигая нуля в его конце. Доля куколок сначала увеличива-

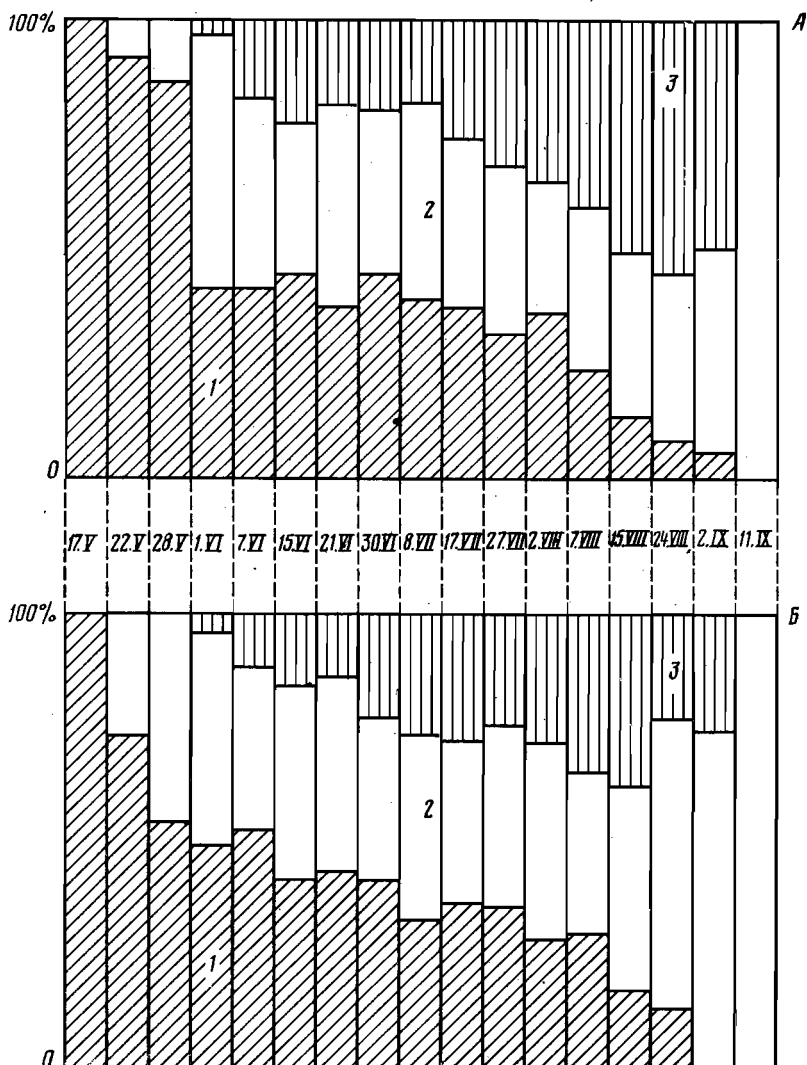


Рис. 4. Изменение процентного соотношения различных категорий расплода в течение цикла развития в гаплометричных (А) и плеометричных (Б) колониях *P. gallicus* в 1981 г.: 1 — яйца, 2 — личинки, 3 — куколки

ется, а затем довольно резко снижается до нуля. Доля же личинок вскоре после их появления в гнезде устанавливается и удерживается на уровне 35—45%. Лишь в конце цикла личинок становится относительно больше. Расплod в распадающейся колонии характеризуется преобладанием личинок. Эта стадия развития исчезает последней. Именно по отсутствию личинок мы судили о полном окончании цикла развития колонии. В целом состав расплода в развивающейся колонии относительно стабилен и не подвержен резким колебаниям.

Плеометричные колонии по сравнению с гаплометричными отличаются более ускоренным развитием: в них раньше появляются личинки и куколки, быстрее нарастает их доля в расплоде и соответственно падает доля яиц; быстрее увеличивается доля куколок в конце цикла, скорее исчезают яйца и куколки (рис. 4).

Еще большие различия между гаплометричными и плеометричными колониями наблюдаются по динамике вылета из куколок особей разных каст и полов (рис. 5). По классификации Брайена (Brian, 1965)

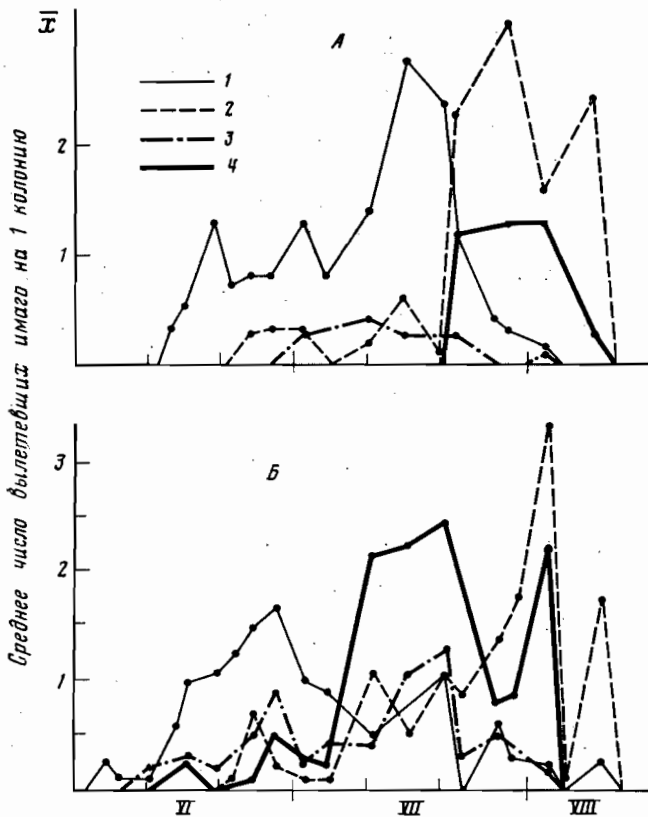


Рис. 5. Сезонная динамика вылета имаго из куколок в гаплотметричных (А) и плеотметричных (Б) колониях *P. gallicus* в 1981 г.: 1—рабочие, 2—самцы, 3—переходные особи, 4—зимующие самки; \bar{x} —среднее число вылетевших имаго на 1 колонию

и Уилсона (Wilson, 1971), полисты принадлежат к общественным насекомым со «взрывном» типом цикла развития колонии. Это выражается в наличии у них в начале пика вылета рабочих, за которым следуют пик вылета репродуктивных особей и гибель колонии. Эта характерная особенность хорошо видна на рис. 5. Однако она лучше выражена в гаплотметричных колониях (рис. 5, А), где оба пика следуют друг за другом, появление из куколок репродуктивных особей сразу приобретает массовый характер и заканчивается в относительно сжатые сроки. При этом вылет самцов и зимующих самок синхронизован. С появлением репродуктивных особей вылет новых рабочих прекращается. Следует отметить, что перекрытие кривых вылета рабочих и зимующих самок выявляется лишь при усреднении данных. Для каждой гаплотметричной колонии, взятой отдельно, оно не характерно, и нередко даже имеется временной разрыв между появлением последней рабочей и первой неактивной (зимующей) самки.

В случае плеометроза такое перекрытие, напротив, хорошо выражено и охватывает значительную часть цикла (рис. 5, Б). Вылет самцов и зимующих самок оказывается сильно растянутым. Единичные репродуктивные особи обоих полов отмечаются уже во второй половине июня (для гаплотметричных колоний характерны только ранние самцы). Относительно рано начинается здесь и массовый вылет неактивных самок, принятый нами за момент созревания колонии (начало третьего периода цикла) Он значительно опережает в среднем пик вылета сам-

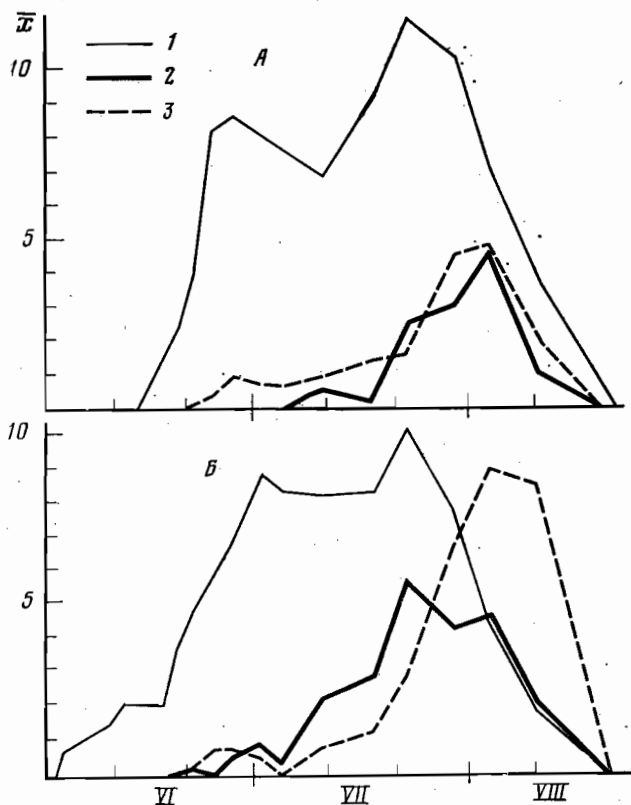


Рис. 6. Сезонная динамика средней численности (\bar{x}) имагинального населения гнезд *P. gallicus* в 1981 г.: А — в гаупметричных колониях, Б — в плеометричных колониях: 1 — рабочие, 2 — зимующие самки, 3 — самцы

цов, так как последний не сдвигается и отмечается в те же сроки, что и в гаупметричных колониях, т. е. ближе к концу цикла. Самки переходного типа в плеометричных гнездах также отмечены относительно рано.

Причины обнаруженных различий, несомненно, связаны с механизмами детерминации касты и пола будут специально обсуждаться в одной из последующих работ.

Кривые, отражающие численность особей разных каст и полов в гнезде, как и соответствующие кривые для расплода, имеют приблизительно колоколовидную форму (рис. 6), численность рабочих в плеометричных колониях (рис. 6, Б) и нарастает и снижается быстрее, чем в гаупметричных (рис. 6, А) что является следствием ускоренного развития плеометричных колоний. Однако максимальная средняя численность рабочих (она определяется разностью между числом вышедших из куколок и погибших рабочих) в обоих типах колоний одинакова и практически не превышает 10—11 особей. Два слабых пика численности рабочих (рис. 6) отражают существование двух максимумов их вылета (рис. 5).

Во второй половине цикла развития прирост имаго происходит почти исключительно за счет вылета репродуктивных особей. Последние обладают слабой привязанностью к гнезду и обычно покидают его, начиная с 4—5-го дня имагинальной жизни. Численность репродуктивных особей в гнезде даже при массовом их выходе по сравнению с ра-

бочими невелика, поскольку высокий прирост частично компенсируется утратой покидающих колонию ос. Только в конце цикла развития, когда возрастает смертность рабочих, репродуктивные особи начинают преобладать в гнезде (рис. 6).

Суммарная продуктивность колоний. Для оценки продуктивности колоний были использованы следующие показатели: число яиц в гнезде в конце цикла развития, суммарное количество отложенных яиц, окуклившихся личинок и вышедших из них имаго.

Все исследованные выборки могли сравниться в силу особенностей методики учетов (см. раздел «Материал и методика») только по первым трем показателям. Это сравнение (табл. 2) показало прежде всего, что колонии в садках заметно менее продуктивны, чем природные, видимо, из-за недостатков пространства в садках и более низкой по сравнению с природной температурой их содержания (Гречка, Кипятков, 1983). Точно так же продуктивность гаплетметричных колоний в более теплое 1981 г. была достоверно выше, чем в 1980 г.

Суммарное число яиц, отложенных в одном гнезде, превосходит число яиц (табл. 2). Это достигается за счет вторичного засева освобождающейся центральной части сота. Нередко, особенно в периоды интенсивной яйцекладки, осы помещали яйца в занятые расплодом ячей (по 2—5 в одну), а также на тыльную поверхность гнезда. Однако такие яйца (или вышедшие из них молодые личинки) впоследствии уничтожались.

Сравнение природных плеометричных и гаплетметричных колоний 1981 г.

Таблица 2

Средняя продуктивность в четырех выборках колоний *P. galticus*

Показатели продуктивности	1980 г.												1981 г.												Критерий достоверности различий Стьюдента							
	в садках						в природе						в садках						в природе													
	плеометричные			гаплетметричные			плеометричные			гаплетметричные			плеометричные			гаплетметричные																
	\bar{x}	$\pm m$	n	\bar{x}	$\pm \sigma$	n	\bar{x}	$\pm m$	n	\bar{x}	$\pm \sigma$	n	\bar{x}	$\pm m$	n	\bar{x}	$\pm \sigma$	n	1 и 2	1 и 3	1 и 4	2 и 3	2 и 4	3 и 4								
Число ячеек в гнезде в конце цикла	9	76,1	29,9	9,9	30	98,8	45,1	8,7	48	128,0	55,4	8,3	16	161,6	66,3	16,1	1,7	3,8***	4,5***	2,2*	3,4**	2,0*										
	9	107,2	16,3	5,4	30	119,0	18,7	4,1	48	157,7	75,8	10,9	16	214,0	74,4	18,6	0,8	4,2***	5,5***	3,3***	4,9***	2,6**										
	9	46,1	8,4	2,8	30	60,2	8,5	4,4	48	105,5	69,0	13,6	16	99,7	47,0	12,4	2,7*	7,2***	4,2***	3,1***	3,0**	0,3										

* Различия достоверны при вероятности ошибки 5%; ** 1%; *** 0,1%.

Таблица 3

Средняя продуктивность в двух выборках колоний *P. gallicus* (1981 г.)

Суммарное число	Гаплометричные			Плеометричные			Критерий Стьюдента
	n	\bar{x}	$\pm m$	n	\bar{x}	$\pm m$	
Ячей	7	103,8	15,2	12	133,8	17,5	1,3
Яиц	5	143,0	21,3	12	194,4	22,8	1,6
Окуклившихся личинок	5	79,0	8,6	12	78,8	11,3	0,01
Рабочих	6	15,7	4,9	12	12,5	1,9	0,6
Зимующих самок	6	11,2	1,3	12	13,1	3,3	0,5
Переходных особей	6	3,7	0,8	12	6,2	1,3	1,6
Самцов	6	11,2	2,0	12	14,8	3,3	0,9
Всего репродуктивных особей	6	26,1	2,4	12	34,2	2,8	2,2*
Всего имаго	6	41,7	6,3	12	46,4	6,5	0,5

* Различия достоверны при вероятности ошибки 5%.

(табл. 2) показывает, что в случае плеометроза гнезда имеют в среднем достоверно больше ячеек и в них откладывается значительно больше яиц. Однако по суммарному количеству окуклившихся личинок эти две выборки практически не отличаются. Таким образом, плеометричные колонии имеют меньшую выживаемость яиц и личинок (46,5% против 66,9% в гаплометричных).

Нужно отметить, что решающее значение все же имеет конечная продуктивность, т. е. число выращенных имаго и, в первую очередь, число плодовитых особей, определяющее репродуктивный успех и размер вклада в генофонд последующего поколения, т. е. генетическую приспособленность. Число выращенных имаго определялось для выборки из 6 гаплометричных и 12 плеометричных гнезд в 1981 г. Полные данные по их продуктивности приведены в табл. 3. Между гаплометричными и плеометричными колониями наблюдались достоверные различия по числу выращенных репродуктивных особей. Остальные различия недостаточно достоверны, что связано лишь с небольшим объемом выборки: сами же различия имеют вполне определенный характер и явно неслучайны.

Так, различия по числу ячеек и отложенных яиц не меньше, чем у выборок, проанализированных в табл. 2. Количество окуклившихся личинок в плеометричных и гаплометричных колониях совершенно одинаково, но вот число вышедших имаго уже несколько выше для плеометричных колоний (табл. 3). Причем в случае плеометроза было выращено меньше рабочих, но зато больше репродуктивных особей (различие по их суммарному количеству вполне достоверно — см. табл. 3) — и самцов, и самок, и переходных особей, которые обычно становятся в этих условиях неактивными самками (Блинова, Гречка, 1982). Доля репродуктивных особей среди выращенных имаго 64,4% для гаплометричных и 73,5% для плеометричных колоний. В пересчете на одного рабочего в случае плеометроза выращено 2,71 плодовитых особей, а при гаплометрозе — только 1,66, т. е. плеометричные колонии функционируют в этом отношении более экономично.

Эти различия еще более усиливаются вследствие значительно большей смертности гаплометричных колоний. Вероятность выжить и вырастить плодовитое потомство для случайно выбранной самки-основательницы равна 0,89 в случае плеометроза и только 0,34 при гаплометрозе. Поскольку в гнездах было выращено в среднем 33,9 репродуктивных особи при плеометрозе и 26,0 при гаплометрозе, то репродук-

тивный успех случайно выбранной самки с учетом выживаемости будет $26,0 \times 0,34 = 8,84$ особи на царицу при гаплометрозе и $33,9 \times 0,89 = 30,6$ особи на царицу при плеометрозе. Следовательно, если самка-основательница способна занять положение царицы в плеометричной группе самок, то ее репродуктивный успех может быть в среднем почти в 4 раза выше, чем при одиночном основании гнезда. Вероятно, такие самки встречаются нечасто, так как плеометроз у *P. gallicus* — довольно редкое явление (отмечен в 17% колоний).

Аномалии развития. Представляют интерес различные отклонения от нормального хода развития, ведущие к появлению колоний с нарушенным составом. Нами наблюдались следующие аномалии: I. Полное отсутствие репродуктивных особей. Отмечено всего в трех колониях (из 132 наблюдавшихся за три сезона, т. е. в 1,5% случаев). Они были сильно ослабленными в результате нападения хищников, что повлекло в дальнейшем медленное угасание. Эти колонии, хотя и просуществовали до конца августа, однако не достигли зрелости (ни одна репродуктивная особь выращена не была). II. Отсутствие зимующих самок отмечалось значительно чаще. В 20% гнезд будущие основательницы не были отмечены вовсе, а в 8% они значительно (в 10–20 раз) уступали в числе самцам и рабочим (не более 2–6 особей на гнездо). Колонии с отсутствующими или резко ограниченными в числе зимующими самками могут быть разделены на две группы:

1. Хорошо развитые. Численность репродуктивных особей на обычном уровне, однако они полностью или почти полностью представлены самцами. Несомненно, это следствие раннего замещения первичной царицы рабочей особью — неоплодотворенной и потому неспособной произвести потомство женского пола.

2. Слабые колонии, состоящие из немногочисленных мелких ос. Обычно гибнут на ранних стадиях развития, однако пять таких гнезд мы наблюдали до конца августа — начала сентября. Первичные царицы-основательницы в них сохранились, особи женского пола выращивались на протяжении всего цикла. Однако по размерам и поведению ни одна из них не могла быть отнесена к настоящим зимующим самкам — будущим основательницам. Колонии этого типа более чем на 65–70% состояли из рабочих ос, доля самцов не превышала обычного среднего уровня. Окончание цикла наступило позже, чем в обычных гнездах. Полное отсутствие зимующих самок в слабых колониях хорошо согласуется с представлением о ведущей роли трофических факторов в детерминации касты у полстов (Гречка, Кипятков, 1983). III. Отсутствие самцов. Из 132 гнезд, наблюдавшихся за три сезона (1979–1981 г.), самцов не дали 3 колонии (1,5%). Это были вполне развитые колонии, вырастившие значительное количество неактивных (зимующих) самок — 45–50 особей и более. В сроках окончания цикла сдвигов не отмечалось. Причины отсутствия самцов неясны. IV. Отсутствие рабочих. Если увеличенное количество рабочих отмечается в слабых колониях с затянутым циклом развития, то снижение числа активных самок, напротив, характерно для рано созревающих колоний, особенно плеометричных (Гречка, Кипятков, 1983). В одном из таких гнезд мы наблюдали редчайшую, по-видимому, аномалию — полное отсутствие рабочих. Небольшое гнездо Бд-2 было заложено двумя основательницами и до появления первых куколок развивалось нормально. Немногочисленные личинки благодаря высокой фуражировочной активности подчиненной самки получали много корма, что отразилось на их размерах. Однако с началом окукливания оса-фуражир была утрачена, а оставшаяся на гнезде царица фуражировочной активности почти не проявляла, отчего большинство не успевших окуклиться личинок погибло. Пять крупных молодых ос, вышедших из куколок 23 июня, проявляли вначале поведение переходного типа (Гречка, Кипятков, 1983), ко-

торое затем сменилось поведением, типичным для зимующих самок. Из-за отсутствия рабочих колония не могла продолжать развитие и распалась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами данные позволяют дать детальное количественное описание динамики роста колоний полистов в течение всего цикла развития. Однако наибольший интерес представляет сравнение гаплометричных и плеометричных колоний, поскольку это может способствовать выявлению механизмов, регулирующих сезонный цикл развития и процессы кастовой детерминации.

Сравнительные исследования этих двух типов колоний по некоторым количественным параметрам проводились и ранее на разных видах *Polistes* (Gamboa, 1978, 1980; Gibo, 1978 et al.). Они касались преимущественно продуктивности и выживаемости и сводились к выявлению селективных преимуществ плеометроза. Между тем различия между гаплометричными и плеометричными колониями могут быть рассмотрены и в несколько ином плане. Как было показано в предшествующей работе (Гречка, Кипятков, 1983), более раннее созревание и распад плеометричных колоний по сравнению с гаплометричными свидетельствуют о том, что в целом развитие колоний имеет эндогенную регуляцию.

То же можно сказать о рассмотренных выше различиях в показателях роста и продуктивности. Очевидно, они обусловлены тем, что с момента основания плеометричная колония качественно отлична от гаплометричной. Многочисленными исследованиями (Pardi, 1948; West, 1967; Hermann, Dirks, 1975) было установлено, что плеометричная группа основательниц состоит из царицы и подчиненных самок, которые в функциональном отношении являются рабочими. Гаплометричная колония приобретает аналогичный состав лишь с началом второго периода цикла. До этого момента ее основательница совмещает функции обеих каст. Скорее всего, именно по этой причине ее продуктивность ниже, а интенсивный рост колонии начинается только с появлением рабочих. Однако в плеометричных колониях значительно раньше происходит падение темпа яйцекладки. Это можно связать с ранним истощением запаса ооцитов в яичниках царицы. Возможно также, что царицу истощает интенсивная активность, связанная с доминированием, как это предполагается для шмелей (P. Röseler, I. Röseler, 1977). Напротив, в гаплометричных колониях царица до появления рабочих не доминирует и откладывает относительно немного яиц, что, возможно, позволяет ей дольше сохранять свои функции. С другой стороны, очевидно, что плеометричная группа способна обеспечить развивающийся расплод большим количеством корма, чем это под силу одиночной основательнице. Поэтому раннее появление в таких колониях зимующих самок может служить доказательством влияния трофических факторов на кастовую дифференциацию у полистов. Сложнее выглядит проблема детерминации пола. Сроки вылета основной массы самцов в отличие от сроков вылета зимующих самок для обоих типов колоний совпадают. Вместе с тем число ранних самцов в плеометричных колониях заметно увеличено. Очевидно, что механизмы определения пола и касты существенно различны, но в то же время имеют и что-то общее. Эти вопросы будут специально обсуждаться в одной из последующих работ.

На основании всего изложенного можно сделать следующие выводы.

1. В природных популяциях *Polistes gallicus* зрелости достигают не более половины (43,5%) основанных весной колоний, причем подавляющее число колоний (95,6% всех погибших) гибнет еще до появления рабочих ос. Выживаемость плеометричных колоний значительно выше (89%), чем гаплометричных (34%).

2. Продуктивность царицы имеет два максимума (рис. 2): в первой половине мая, т. е. сразу после основания гнезда, и в июне-июле (в зависимости от температурных условий года). Яйца, развивающиеся впоследствии в самцов и зимующих самок, откладываются в основном в период второго максимума продуктивности цариц. После этого происходит медленный спад продуктивности; яйца, откладываемые в это время, и выходящие из них личинки почти все не выживают. В плеометричных колониях продуктивность цариц в среднем выше, но прекращение яйцекладки происходит раньше, чем при гаплометрозе.

3. Рост числа ячеек в гнезде происходит неравномерно (рис. 1) и связан с динамикой яйцекладки царицы: периоды более интенсивного строительства в основном совпадают с максимумами продуктивности царицы. В гаплометричных колониях второй период ускоренного роста начинается сразу после выхода первых рабочих ос, а при плеометрозе — еще до появления рабочих. Прекращение роста гнезда обычно совпадает с началом выхода репродуктивных особей, т. е. созреванием колонии.

4. Кривые, отражающие количество расплода разных категорий в гнездах ос, имеют в общем колоколовидную форму с одним основным максимумом в конце июня — начале июля (рис. 3). Доля яиц среди расплода постепенно уменьшается, достигая нуля к концу цикла развития, когда в гнездах остаются только погибающие впоследствии личинки; доля куколок сначала медленно возрастает, а затем быстро падает до нуля (рис. 4).

5. В гаплометричных колониях периоды вылета рабочих ос и репродуктивных особей разделены во времени, причем вылет самцов и зимующих самок происходит довольно синхронно (рис. 5, А). В плеометричных колониях эти периоды сильно перекрываются за счет более раннего появления репродуктивных особей, вылет зимующих самок растянут и менее синхронизован с вылетом самцов (рис. 5, Б).

6. Средняя численность рабочих ос в гнездах имеет два слабо выраженных максимума и не превышает 10—11 особей (рис. 6). В конце цикла развития в гнездах преобладают самцы и зимующие самки.

7. В плеометричных колониях в среднем на 30—35% больше ячеек и отложенных яиц, но выживаемость расплода ниже и поэтому число окуклившихся личинок не больше, чем в гаплометричных колониях. Однако число вылетевших имаго в плеометричных колониях несколько выше, причем среди них меньше рабочих и больше репродуктивных особей. В результате при плеометрозе в одном гнезде в среднем выращивается на 30% больше репродуктивных особей, чем при гаплометрозе.

8. В целом по всем параметрам плеометричные колонии в сравнении с гаплометричными отличаются ускоренным ростом и созреванием и более ранним завершением цикла развития, что свидетельствует о преимущественно эндогенной регуляции цикличности развития и кастовой детерминации у *Polistes*.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова Е. Л., Гречка Е. О., 1982. Социальные факторы кастовой детерминации у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). — В кн.: Материалы конференции «Молодые специалисты ЛГУ — XIX съезду ВЛКСМ». Л., 22—23 апреля 1982 г., 21—27.
- Гречка Е. О., Кипятков В. Е., 1983. Сезонный цикл развития и кастовая детерминация у общественной осы *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). I. Фенология и регуляция жизненного цикла. — Энтомол. обозр., 62, 3, 450—461.
- Brian M. V., 1965. Social insects populations. London: Acad. Press, 1—135.
- Deleurance E. P., 1957. Contribution a l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères, Vespidae). I. L'activité de construction. — Ann. des Sc. Nat. Zool., 11e série, 93—221.
- Flanders S. E., 1946. Control of sex and sex-limited polymorphism in the Hymenoptera. Q. Rev. Biol., 21, 2, 135—143.

- Gamboa G. J.*, 1978. Intraspecific defence: advantage of social cooperation among paper wasp foundresses.—*Science*, 199, 1463—1465.—1980. Comparative timing of brood development between multiple and single-foundress colonies of the paper wasp *Polistes metricus*.—*Ecol. Entomol.*, 5, 221—225.
- Gibo D.*, 1977. A method for rearing various species of social wasps of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) under controlling conditions.—*Canad. Entomol.*, 109, 1013—1015.—1978. The selective advantage of foundress association in *Polistes juscatus* (Hymenoptera: Vespidae): a field study of the effects of predation on productivity. *Canad. Entomol.*, 110, 519—540.
- Hermann H. R., Dirks T. F.*, 1975. Biology of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae). 1. Spring behavior.—*Psyche*, 85, 1, 97—108.
- Pardi L.*, 1948. Dominance order in *Polistes* wasps.—*Physiol. Zoöl.*, 21, 1, 1—13.
- Röseler P., Röseler I.*, 1977. Dominance in bumblebees.—*Proc. 8th Int. Congr. IUSSI*, 232—235.
- Spradbery J.-Ph.*, 1973. Wasps. London: Sidgwick & Jackson, 1—408.
- West M. J.*, 1967. Foundress associations in Polistine wasps: dominance hierarchies and the evolution of social behaviour.—*Science*, N. Y., 157, 1584—1585.
- West Eberhard M. J.*, 1969. The social biology of Polistine wasps.—*Misc. Publ. Mus. of Zool., Univ. of Michigan*, 140, 1—101.
- Wilson E. O.*, 1971. The insect societies. *Cambr., Mass.: Harvard Univ. Press*, 1—548.
- Yoshikawa K.*, 1954. Ecological studies on *Polistes* wasps. 1. On the nest evacuation.—*J. Inst. Polytechn. Osaka city Univ.*, 5, 9—17.

Биолого-почвенный факультет
ЛГУ

Поступила в редакцию
24 августа 1982 г.

THE SEASONAL CYCLE AND CASTE DETERMINATION
IN *POLISTES GALLICUS* (HYMENOPTERA, VESPIDAE)
II. DYNAMICS OF GROWTH AND PRODUCTIVITY OF COLONIES

E. O. GRECHKA V. E. KIPYATKOV

Faculty of Biology and Pedology, State University of Leningrad

Summary

The total survival rate of the natural colonies of *P. gallicus* amounted to 43.5%. The highest mortality (95.6%) was observed prior to the emergence of workers. The productivity of queens was characterized by two peaks: in the end of May and in June-July. The reproductive males and females were reared from the eggs laid, mainly, during the second peak. In case of pleometrosis, the productivity of queens was higher but the cessation of egg laying occurred somewhat earlier than in case of haplo-metrosis. The periods of rearing workers and queens were separated in time in the haplo-metric colonies and overlapped markedly in the pleometric ones. Besides, in the former colonies the flight of males and hibernating females was synchronous and in the latter colonies the females emerged earlier. The pleometric nests exceeded the haplo-metric ones by the mean number of cells and reared reproductive individuals. All this confirms the endogenous character of the cycle control in this species.