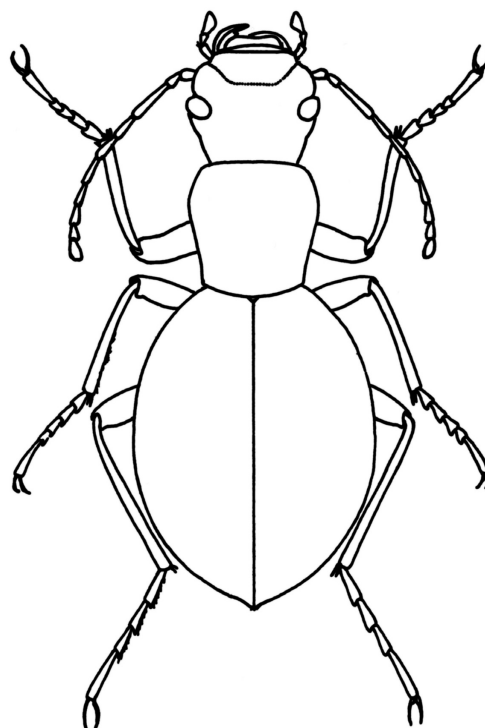


**Кавказский
Энтомологический
Бюллетень**

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 1. Вып. 2
Vol. 1. No. 2



Ростов-на-Дону — Москва
2005

Географическая и хронографическая изменчивость окраски в популяции *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae)

Geographic and chronographic variations of coloration in population of *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera, Vespidae)

А.Ю. Русина¹, Л.А. Фирман¹, О.В. Скороход¹, А.В. Гилёв²
L.Yu. Rusina¹, L.A. Firman¹, O.V. Skorokhod¹, A.V. Gilev²

¹Кафедра зоологии и Института Естественных Херсонского государственного университета, ул. 40 лет Октября, 27, Херсон 73 000 Украина.

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург 620219 Россия.

¹Zoology department of Institute of Natural Sciences, Kherson State University, 40 let Oktyabrya street, 27, Kherson, Ukraine. E-mail: lirusina@yandex.ru

²Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Department of RAS, Ekaterinburg, 620219 Russia. E-mail: gilev@ipae.uran.ru.

Ключевые слова: *Polistes gallicus*, полиморфизм окраски, географическая и хронографическая изменчивость, семья, популяция.

Key words: *Polistes gallicus*, colour polymorphism, geographic and chronographic variations, colony, population.

Резюме. В статье дан анализ географической и хронографической изменчивости окраски у осы *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) в Херсонской области (Украина) в 2004-2005 гг.

Рассматривались варианты окраски и рисунка на клипеусе (6), мезонотуме (3) и первом (4) и втором (4) тергитах брюшка у 1839 ос (самок-основательниц и будущих основательниц).

Собранные в мае-июне 2005 г. выборки из трех пунктов Херсонской области (Черноморский заповедник, г. Херсон и пгт. Хорлы), всего 255 самок-основательниц, практически не различались по окраске клипеуса и мезонотума, но обнаружили значимые различия в окраске первого тергита брюшка. Изменчивость имела клинальный характер, что позволило сделать заключение о принадлежности ос из этих трех поселений к одной популяции.

Сравнения распределения частот вариантов окраски (для субпопуляции Черноморского заповедника в 2004-2005 гг.) дали стабильную картину для клипеуса и первого тергита брюшка, но значимые различия для мезонотума самок-основательниц и будущих основательниц.

Выявлены сезонные изменения фенооблика популяции, выраженные в 2004 г. сильнее, чем в 2005 г., и имевшие циклический характер, за счет чего популяция по этим признакам в целом сохраняла стабильность.

Обсуждается возможность появления такой картины изменчивости в результате действия некоторых форм отбора.

Abstract. The article presents the results of studying geographic and chronographic colour variability of paper wasp *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) in Kherson Area of Ukraine in 2004-2005.

Colour and pattern variations on clypeus (6), mesonotum (3), the first tergite of abdomen (4) and the second tergite of abdomen (3) were investigated for 1839 wasps (queens and future foundresses).

Colour and pattern variations on clypeus and mesonotum of 255 queens collected in May-June 2005 in three

places of the Kherson Area (The Black Sea Reserve, Kherson and Khorly) didn't differ, but colour variations on the first tergite of abdomen were significantly different in those three sites under study.

Variability being of a clinal character, this allowed making a conclusion that the wasps of these three sites belonged to one and the same population.

A comparison of colour variation frequencies for the Black Sea reserve subpopulation throughout 2004-2005 revealed similarity in clypeus and the first tergite of abdomen and significant differences for queens' and future foundresses' mesonotum.

A change in colour variation of the population was expressed more significantly in 2004 and had cyclic character. The subpopulation as a whole maintained its stability in those characteristics.

A possibility of such variability as a result of some selection factors is discussed.

Введение

С развитием представлений о популяции как основной единице существования вида выполнялись широкие многолетние исследования хронографической и географической изменчивости окраски в природных популяциях насекомых. Была установлена популяционная структура ряда видов на больших участках ареала [Береговой, 1972; Новоженев, 1975, 1977; Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985], показано динамическое равновесие частот морф, то есть стабильность внутривидовой популяционной полиморфизма [Новоженев, Коробицын, 1972; Новоженев, 1980, 1989; Васильев, 1988]. По резкому изменению частот морф оказалось возможным выделить границы популяций на сплошном ареале ряда видов [Новоженев, Береговой, Хохуткин, 1973; Казакова, Сергеев, 1997]. Изучены различия в проявлении полиморфизма в периферийных и изолированных популяциях: в ряде случаев выявлено снижение полиморфности периферийных популяций, в других – существенные изменения фенотипического

состава без снижения полиморфности [Новоженков, 1979; Новоженков, Михайлов, 1997; Михайлов, 1999]. Показано, как на основе этих изменений может происходить постепенная дифференциация популяций, вплоть до образования самостоятельных видов [Креславский, 1975; Новоженков, 1979, 1989; Новоженков, Михайлов, 1997; Корсун, 1999]. Фенетический подход, являясь основой биологической индикации в экологии [Сапунов, 1983] оказался весьма продуктивным в анализе состояния популяции какого-либо вида при интродукции [Ковалев, 1989; Сапунов, Белокобыльский, 1989].

Вопросы внутривидовой изменчивости и ее пространственно-временной динамики общественных насекомых изучены недостаточно.

Для рыжих лесных муравьев на основе анализа окрасочной изменчивости были выделены естественные группировки популяционного уровня [Гилев, 2002, 2003; Зрянин и др., 2005]. Популяция муравьев занимает территорию около 100 км в диаметре и ограничена от соседних группировок узкой переходной зоной, шириной не более 5 км. У некоторых видов общественных ос существует изменчивость меланиновых рисунков [Enteman, 1904; Eck, 1981, 1983, 1999; Tibbets, 2002; Русина и др., 2004; Tibbets, Dale, 2004]. Установлено, что особи с разной окраской различаются по устойчивости к воздействию абиотических факторов и поведению [Tibbets, 2002; Tibbets, Dale, 2004; Русина и др., в печати]. Целью данного исследования явилось описание пространственно-временной изменчивости окраски *Polistes gallicus* (Linnaeus, 1767) и анализ на этом материале микроэволюционных процессов у данного вида в условиях юга Украины.

Материалы и методы

P. gallicus распространен в Южной Европе, Украине, России, Армении, Азербайджане, Туркменистане, Монголии, Китае, Иране, Афганистане, Турции, Израиле, Северной Африке и Эфиопии [Carpenter, 1996].

На юге Украины *P. gallicus* гнездится на растениях и имеет типичный для социальных ос умеренных широт годичный цикл развития. Перезимовавшие осемененные самки-основательницы весной в одиночку (облигатный гаплометроз) выращивают первое поколение рабочих особей. Семья, развиваясь, переходит от выращивания рабочих к продукции половых особей (самцов и будущих основательниц). Распад семьи и спаривание происходит в конце лета и осенью. Зимуют будущие основательницы, а самцы и рабочие осенью погибают.

Материал для исследования был собран в Херсонской области, территория которой при физико-географическом районировании располагается в южной степной подзоне степной зоны на Причерноморской южностепной и Причерноморско-приазовской сухостепной провинциях [Маринич и др., 1985].

Для анализа географической изменчивости в мае-первой декаде июня 2005 г. были описаны фенотипы 255 самок-основательниц из Черноморского Биосферного Заповедника (ЧБЗ), окрестностей г. Херсона и пгт Хорлы.

Ивано-Рыбальчанский участок Черноморского заповедника находится в Нижнеднепровской террасно-дельтовой степи [Маринич и др., 1985]. *P. gallicus* здесь гнездится на лесостепных участках в урочищах замкнутых впадин-саг с пресными и солеными озерами с зарослями тростника, а также в пониженных участках польнно-злаковой степи. Перезимовавшие самки *P. gallicus* прикрепляют свои гнезда весной как к сухим, так и к вегетирующим побегам растений луговых разнотравно-тростниковых и польнно-злаковых сообществ, преимущественно к *Artemisia marschalliana* Spreng, *Elytrigia elongata* Nevski, *Phragmites australis* Trin. и др. [Русина, 1999]. Скопления гнезд встречаются, как правило, в самой большой по площади формации *Artemisieta marschalliana*. Проективное покрытие здесь в среднем составляет 80%. Поселения весной насчитывают 8-12 гнезд, в конце сезона – 1-4.

В окрестностях города Херсона на окраине микрорайона Таврический общая численность и плотность гнезд *P. gallicus* обычно значительна [Русина, Гречка, 1993; Шевцова и др., 1999]. Самки *P. gallicus* прикрепляют весной гнезда к сухим прошлогодним стеблям трав *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun., *Eryngium campestre* L., *Artemisia taurica* Willd., а летом в качестве субстратных растений осы используют также вегетирующие побеги вышеуказанных растений и, кроме того, *Melilotus albus* Medik., *Centaurea diffusa* Lam., *Lepidium ruderales* L. Большинство гнезд в скоплениях связано с растительной ассоциацией *Grindeliaceae-Melilotus* (проективное покрытие 64-95%).

В пгт. Хорлы, расположенном на полуострове Горький Кут, омываемом водами Горького, Широкого и Джарылгачского заливов Черного моря, поселения этого вида обнаружены на микросклонах вдоль дорог и в неглубоких балках на расстоянии 5-500 м от береговой линии. *P. gallicus* гнездится там на *Artemisia santonica* L.

Численность скоплений гнезд подвержена значительным сезонным и годовым колебаниям [Русина, Гречка, 1993; Шевцова и др., 1999; Фирман, 2004]. Основной фактор гибели семей в заповеднике – пресс хищников [Русина, 2003], в окрестностях же города разрушение гнезд преимущественно вызвано выпасом скота, сенокосами и пожарами [Русина, Гречка, 1993].

Изучение хронографической изменчивости проведено на Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ в 2004-2005 гг. Самок-основательниц отлавливали на гнездах во второй декаде мая, проводили описание их фенооблика по окраске и рисунку, а затем на стебелек брюшка надевали пластмассовое кольцо с индивидуальным набором цветных бусинок. В конце мая их гнезда помещали в пластмассовые сосуды со съемным дном и фиксировали на прежнем месте. Повторные осмотры гнезд, регистрацию состава семьи, кольцевание появляющихся молодых ос и описание их фенооблика проводили 1-2 раза в неделю с 18 часов вечера до 7 утра в лаборатории, куда забирали гнездовья с семьями. Средняя фенологическая дата выхода рабочих в 2004 г. – 24 июня \pm 5 дней, а в 2005 г. – 18 июня \pm 4 дня; средняя фенологическая дата

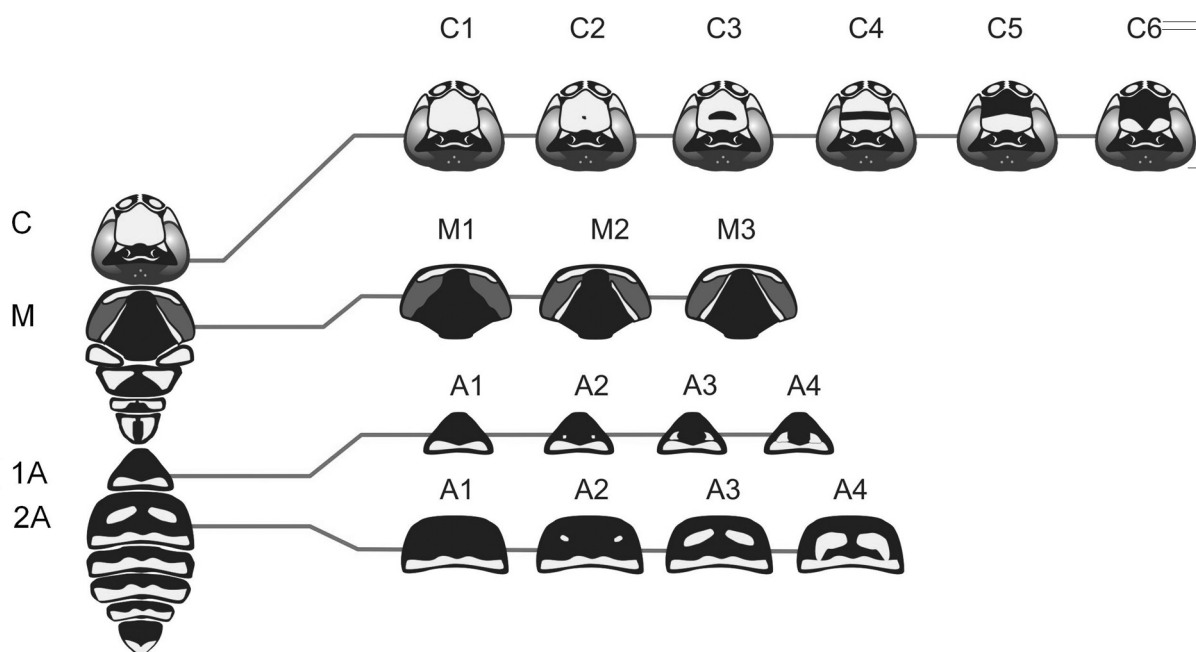


Рис. 1. Вариации окраски самки *P. gallicus*. С – клипеус, М – мезонотум, 1А – первый тергит брюшка; 2А – второй тергит брюшка.
 Fig. 1. Colour variation of female *P. gallicus*. С – clypeus, М – mesonotum, 1А – the first tergite of abdomen; 2А – the second tergite of abdomen.

выхода самцов в 2004 г. – 9 августа \pm 9 дней, а в 2005 г. – 22 июля \pm 12 дней. Будущих основательниц отличали от рабочих по специфике сезонного развития семьи: будущие основательницы, как правило, появляются после массового выхода самцов. Конец жизненного цикла в 2004 г. в среднем зарегистрирован 31 августа \pm 8 дней, а в 2005 г. – 30 августа \pm 9 дней. Всего на учете состояло 209 семей, из которых 45 семей вырастили будущих самок-основательниц.

Такая методика работы находится в полном соответствии с рекомендациями Новоженова [1989] по изучению хронографической изменчивости популяции. Описание фенооблика по окраске и рисунку, а также последующая обработка данных проведены: а) по строго отработанной методике, что существенно при относительных различиях между дискретной и непрерывной изменчивостью; б) в одних и тех же местах гнездования в одни и те же фенологические сроки.

Варианты окраски и рисунка были выделены в связи с появлением различных новых элементов (точек, линий и пятен) в его структуре (рис. 1). Окраска и структура рисунка самок *P. gallicus* напоминает таковую у *P. dominulus* Christ, 1791 [Русина и др., 2004], но имеются и существенные отличия. Самый светлый вариант – полностью желтый клипеус (С1). Вначале появляется маленькое пятно пигмента, фактически – точка (С2), затем это пятно увеличивается, занимая всю центральную часть клипеуса (С3). Форма и размер центрального пятна могут сильно варьировать. Затем образуется широкая поперечная полоса (С4). Далее эта полоса начинает разрастаться книзу, достигая края клипеуса (кончик клипеуса может оставаться желтым;

С5). Затем появляется язык пигмента, достигающий верхнего края клипеуса, в результате чего образуются два просвета (С6). Данные вариации не являются строго дискретными, поскольку происходит простое разрастание, расплывание пятна, не сопровождающееся появлением каких-то новых элементов в рисунке [Филиппов, 1961; Васильев, 1988]. Однако они достаточно выражены, легко распознаются и удобны для работы.

На груди и брюшке вариации окраски выделяли в связи с появлением депигментированных (желтых) участков – просветов – и описывали их по мере ослабления меланизации кутикулы. Самый темный вариант окраски груди – полное отсутствие просветов (М1). Просветы появляются вдоль шва пронотума и мезонотума, сначала не достигая верхнего края груди (М2), потом касаются его (М3). Затем появляются просветы на мезонотуме в виде точек (М4).

Самый темный вариант окраски первого и второго тергитов – также отсутствие просветов (1А1, 2А1). Далее появляются парные просветы в виде точек (1А2, 2А2), которые увеличиваются (1А3, 2А3) и сливаются с нижней полосой (1А4, 2А4).

Для описания цветовой композиции всей осы применяли позиционное кодирование (например, С1-М1-1А1-2А2 или С2-М3-1А3-2А3 и т.д., начиная с номера вариации окраски клипеуса). В процессе исследования были просмотрены рисунки у 1839 ос. Полученные результаты были статистически обработаны с использованием программы Statistica, v. 6.0 (Statsoft Ink., USA).

Результаты

Географическая изменчивость. Частоты вариантов окраски и рисунка самок-основательниц 2005 г. из ЧБЗ (N=121), г. Херсона (N=131) и пгт. Хорлы (N=103) приведены на рисунке 2. Как показал анализ, по окраске клипеуса и мезонотума (рис. 2.1 и 2.2) эти выборки практически не различаются (для клипеуса $\chi^2=5,92$, $p=0,657$ и для мезонотума $\chi^2=5,73$, $p=0,677$), что свидетельствует об отсутствии гетерогенности выборок. По окраске 1-го тергита брюшка выборки различаются значимо ($\chi^2=33,91$, $p<0,001$). Из рисунка 2.3, видно, что в ряду ЧБЗ-Херсон-Хорлы уменьшается доля варианта А1 и увеличивается доля варианта А4. По набору и частотам вариантов окраски 1-го тергита брюшка выборка из ЧБЗ оказывается очень близка к выборке из Херсона ($\chi^2=6,27$, $p=0,281$), а выборка из пгт Хорлы значимо отличается как от выборки ЧБЗ ($\chi^2=30,99$, $p<0,001$), так и от выборки Херсона ($\chi^2=16,23$, $p=0,006$), но все же с херсонской выборкой различия меньше.

Таким образом, различия между пунктами на расстоянии около 100 км проявляются только по 1-му тергиту брюшка. Возможно, что окраска клипеуса и мезонотума характеризует группировки иного масштаба либо вообще может быть связана с какими-то иными характеристиками этого вида ос.

Хронографическая изменчивость *P. gallicus* в Черноморском заповеднике. На Ивано-Рыбальчанском участке ЧБЗ в первой декаде мая 2004 г. на гнездах были отловлены и маркированы 88 самок-основательниц, и 121 самка-основательница в мае 2005 г. Их фенотипы представлены в таблице 1 – выборка 04-1 и выборка 05-1. В дальнейшем большая часть этих самок погибла до выхода рабочих, не оставив потомства. Наблюдения за развитием семей были произведены только для выживших 37 самок-основательниц в 2004 г. (выборка 04-2) и 51 самки-основательницы в 2005 г. (выборка 05-2). Будущие основательницы были выращены в 11 семьях в 2004 г. и в 34 семьях в 2005 г. Фенотипы этих самок-основательниц 2004-2005 гг. – выборки 04-3 и 05-3 соответственно, а фенотипы их дочерей (только будущих основательниц, фенотипы рабочих в данной работе не рассматриваются) – выборки 04-4 и 05-4.

Как видно из таблиц 1 и 2, по частотам окраски клипеуса и 1-ого тергита брюшка самки-основательницы (весенняя выборка самок-основательниц, самки, выращившие рабочих, и самки, в семьях которых выращены будущие основательницы) в 2004-2005 гг. практически не различались. Этот признак в течение двух лет был стабильным. По окраске мезонотума будущие основательницы значимо отличались от своих матерей только в 2004 г. Таким образом, условия размножения (основание гнезда и выведение потомства) были сходны в эти два сезона, но, кроме того, они были достаточно жесткими, чтобы привести к нивелированию различий. Отбор на этих стадиях действует в одном направлении и по своему эффекту похож на стабилизирующий, отсекающий лишние варианты и нивелирующий различия.

При наличии такой внутрисезонной изменчивости

окраски для выявления межгодовых различий выборки ос следует сравнивать на одной и той же фазе жизненного цикла (табл. 3). По окраске клипеуса и 1-го тергита брюшка самки-основательницы 2004-2005 гг. оказываются сходны, а различны по окраске мезонотума. Если в 2004 г. преобладал вариант М3, то в 2005 г. преобладает вариант М2, как у самок-основательниц, так и у будущих основательниц 2004 г. (табл. 1, 3). Сходная картина отмечена и для самок-основательниц, которые успешно вывели рабочих (сравнение выборок 04-2 и 05-2) и произвели будущих основательниц (сравнение выборок 04-3 и 05-3). Будущие основательницы различались по окраске клипеуса и мезонотума (сравнение выборок 04-4 и 05-4 в табл. 3). Таким образом, в популяции ос отмечены резкие изменения частот вариантов окраски в течение всего периода наблюдений.

Как видно из таблицы 4, все массовые фенотипы имеют вариант клипеуса С3 в сочетании с вариантами мезонотума М2 или М3 и со всеми вариантами 1-го тергита брюшка. В целом сезонные изменения касаются фенотипов, имеющих варианты М2 и М3.

Кроме того, следует отметить, что самки-основательницы весной 2004 г. чаще всего имели фенотипы С3-М3-1А2 и С3-М3-1А4, а выжившие из них самки-основательницы, семьи которых вырастили будущих основательниц, – С3-М3-1А3, С3-М3-1А4 и С3-М2-1А3. В 2005 г. преимущественные фенотипы загнездившихся самок-основательниц – С3-М2-1А4 и С3-М2-1А1, а выживших из них самок-основательниц, в семьях которых были выращены будущие основательницы, – С3-М2-1А4 и С3-М2-1А3.

Интересно, что в 2004 г. резко повысилась доля фенотипа С3-М2-1А3 и уменьшилась доля фенотипов С3-М3-1А2 и С3-М3-1А1, а в 2005 г. увеличивалась доля фенотипа С3-М2-1А3. В целом будущие основательницы 2004 и 2005 гг. оказались сходными по массовому фенотипу С3-М2-1А3.

Для получения более общей картины различий между выборками и направления изменчивости в поселении ос 2004-2005 гг. был проведен факторный анализ по частотам встречаемости вариантов окраски. Была использована Q-техника факторного анализа, позволяющая сравнивать между собой не признаки, а объекты. Как видно из рис. 3, в этом поселении ос наблюдаются достаточно сильные изменения фенооблика. Будущие основательницы 2004 г. оказались сильно отличны от своих матерей, однако очень близки к выборке 04-2. Выборка перезимовавших самок 05-1 оказалась достаточно далеко отстоящей от ушедших на зимовку будущих основательниц 04-4, но при этом она сблизилась с выборкой перезимовавших самок 2004 года (04-1). По-видимому, условия зимовки действуют на популяцию сходным образом, сдвигая фенооблик в одном направлении. Степень сдвига, вероятно, может зависеть от конкретных условий зимовки. В период от основания семьи до выхода рабочих также наблюдался сдвиг фенооблика изучаемой субпопуляции, и он происходил в одном направлении: выборки 04-2 и 05-2 оказались близки. Следовательно, и на стадии основания гнезда отбор действует сходным образом.

Таблица 1. Встречаемость вариантов окраски на разных частях тела (в %) у самок (самок-основательниц и будущих основательниц) *P. gallicus* Черноморского заповедника в 2004-2005 гг.

Table 1. Frequencies of colour variations on different body parts (in %) of *P. gallicus* females (queens and future foundresses) in the Black Sea Reserve, 2004-2005.

Variation	0 4 - 1(N=88)	0 4 - 2 (N=37)	0 4 - 3 (N=11)	0 4 - 4 (N=201)	0 5 - 1 (N=121)	0 5 - 2 (N=51)	0 5 - 3 (N=34)	0 5 - 4 (N= 1195)
Клипеус / Clypeus								
1				1,99				
2	1,14	2,70		0,49				0,50
3	75,00	86,49	81,82	84,08	76,03	84,31	82,35	83,93
4	23,86	8,11	9,09	10,45	23,97	15,59	17,65	14,23
5		2,70	9,09	2,99				1,34
6								
Мезонотум / Мезонотум								
1	5,68			4,48	5,79	3,92	2,94	1,17
2	27,27	45,95	45,45	82,09	92,56	94,12	94,12	91,38
3	67,05	54,05	54,55	13,43	1,65	1,96	2,94	7,36
4								0,09
Тергит I / Tergite I								
1	27,27	24,32		20,89	34,71	19,61	23,53	17,66
2	23,87	8,11	18,18	17,91	17,36	23,53	17,65	23,77
3	15,91	32,43	54,55	32,34	7,44	21,57	26,47	35,82
4	32,95	35,14	27,27	28,86	40,49	35,29	32,35	22,76
Тергит II / Tergite II								
1	3,4				0,83	1,96	2,94	
2	3,4			14,43	12,39	3,92	5,88	2,26
3	89,8	100	100	85,57	85,95	94,12	91,18	97,74
4	3,4				0,83			

Следует отметить, что выборка 05-3 практически не отличается от выборки 05-2. Очевидно, что в 2005 г. условия существования семей с рабочими были более благоприятными, и более 60% семей вырастили будущих основательниц, тогда как в 2004 г. – менее 30%. Поэтому в 2005 г. на этой фазе жизненного цикла отбора по фенотипам не наблюдалось. Будущие основательницы 2005 г. оказались похожи как на своих матерей, так и на будущих основательниц 2004 г.

В целом изменения фенооблика изучаемой части популяции в 2004 г. были выражены гораздо сильнее, чем в 2005 г., но ход этих изменений был колебательный, и фенооблик в целом сохранял стабильность.

Обсуждение

Географическую изменчивость окраски тела насекомых и наличие эколого-географических закономерностей полиморфизма отмечали многие исследователи. Одним из наиболее интересных достижений в этом направлении стало обнаружение соответствия градиента потемнения-посветления аридизации климата Евразии. Причем если у *Chrysomelidae* (Coleoptera) в градиенте аридизации по направлению к центру аридности – пустыне Гоби – происходит посветление окраски [Михай-

лов, 1999], то у разных видов *Coccinellidae* (Coleoptera) наблюдается усиление меланизации [Корсун, 1999]. Усиление меланизации в сторону Северо-Восточной Азии отмечал и Добржанский [1924].

Сходные исследования были проведены и на муравьях. Для среднеазиатских *Acantholepis* Mayer, 1861 было описано несколько видовых форм. В дальнейшем на основе анализа окраски в популяциях этих муравьев было показано, что все это – один полиморфный вид *A. semenovi* Ruzsky, 1905 [Длусский, 1981]. В горах обитает исключительно черная морфа, в Каракумах – исключительно красная, а в предгорьях и низкогорьях обитают полиморфные популяции, причем разные морфы могут быть обнаружены в одном гнезде в практически любых сочетаниях.

Географическую изменчивость в целом объясняют различным направлением отбора в разных местностях. В то же время в условиях конкретного местообитания набор и частота морф в популяции не случайны, а являются следствием исторически длительного приспособления популяции к условиям существования. Во многих популяциях насекомых сохраняется динамическое равновесие частот морф, несмотря на меняющиеся из года в год условия внешней среды [Новожинов, 1989]. Циклический отбор по фенотипам показан для *Adalia*

Таблица 2. Значения критерия χ^2 выборок самок-основательниц и будущих основательниц при сезонном изменении их состава в популяции. (04-1 – 05-4 – как в таблице 1).

Table 2. Chi-square values for the group of queens and future foundresses throughout their seasonal change of their composition in population dynamics. (04-1 – 05-4 – as in table 1).

Структуры / Structures	Самки-основательницы / Queens					
	04-1 и 04-2	04-2 и 04-3	04-3 и будущие основательницы / future foundresses 04-3	05-1 и 05-2	05-2 и 05-3	05-3 и будущие основательницы / future foundresses 05-4-
Клипеус / Clypeus	6,58, p=0,159	1,16, p=0,885	1,48, p=0,831	1,457 p=0,918	0,057 p=0,999	1,038 p=0,959
Мезонотум / Mesonotum	5,57, p=0,2	0,001, p=1,000	13,6, p=0,009	0,267 p=0,998	0,139 p=0,999	1,797 p=0,877
Тергит I / Tergite I	6,91, p=0,141	4,77, p=0,312	3,84, p=0,427	9,829 p=0,080	0,741 p=0,981	3,297 p=0,654

Таблица 3. Значения критерия Хи-квадрат для выборок самок (самки-основательницы и будущие основательницы) 2004-2005 гг. (04-1 – 05-4 – как в таблице 1).

Table 3. Chi-square values for group of females (queens and future foundresses) in 2004-2005. (04-1 – 05-4 – as in table 1).

Структуры / Structures	Самки-основательницы / Queens			Будущие основательницы / future foundresses
	04-1; 05-1	04-2; 05-2	04-3; 05-3	
Клипеус / Clypeus	1,382 p=0,926	3,754 p=0,585	3,482 p=0,626	28,535 p<0,001
Мезонотум / Mesonotum	108,019 p<0,001	32,572 p<0,001	16,945 p=0,005	20,924 p=0,001
Тергит I / Tergite I	6,065 p=0,300	4,181 p=0,524	4,624 p=0,464	6,862 p=0,231

bipunctata (Linnaeus, 1758) (Coleoptera) [Тимофеев-Ресовский и др., 1973]. Зимние условия лучше переносит красная морфа, поэтому весной ее частота повышается. Черная морфа лучше приспособлена к условиям летнего сезона, и к осени повышается частота черных морф. В дальнейшем было показано наличие циклических изменений соотношения фенотипов в одних популяциях и высокая стабильность фенооблика в других [Сергиевский, 1985]. Отмечены также значительные колебания частот морф в разные годы, а также и более долговременные процессы – меланизации (по типу индустриального меланизма) и демеланизации, идущие в масштабах континента в течение десятилетий [Захаров, 2003]. Соотношение частот морф в природных популяциях связывают с географическими и климатическими условиями (доля меланистов повышается в условиях морского климата, а также на периферии ареала вида), а в городских – с неспецифической реакцией (по типу стресса) популяции на изменение условий обитания [Захаров, 1997, 2003].

При этом следует отметить, что божьи коровки редко подвергаются атакам хищников, поэтому даже индустриальный меланизм у них развивается по другому типу, нежели у ночных бабочек, и имеет, скорее всего, физиологическую основу [Захаров, 2003]. По-

казано, что у этого вида существует наследственное предпочтение меланистических самок при спаривании. В целом же полиморфизм поддерживается частотно-зависимым отбором. Полной меланизации популяций не происходит, в частности, из-за снижения половой активности меланистических самцов при увеличении их концентрации в популяции [Захаров, 2003].

Проведенные нами в данной работе исследования показывают, что разные признаки окраски и рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос *P. gallicus*. По окраске клипеуса и мезонотума поселения этого вида из окрестностей г. Херсона, Черноморского заповедника и пгт Хорлы представляют собой единую группировку. Судя по географическому расстоянию между пунктами сбора, данная группировка, скорее всего, является популяцией. Сходные размеры популяционного ареала отмечались и для других видов насекомых [Яблоков, 1987]. Различия между выборками по окраске 1-го тергита брюшка отражают географическую изменчивость и тесно связаны с расстояниями между выборками. В направлении от ЧБЗ к востоку и северо-востоку по частотам окраски брюшка прослеживается некое подобие клины. Следует отметить, что масштабы этой изменчивости пока не ясны. Окраска брюшка может отражать либо пространственную неоднородность,

Таблица 4. Встречаемость массовых и редких фенотипов самок *P. gallicus* (в %) в Черноморском Биосферном заповеднике в 2004-2005 гг.

 Table 4. Frequencies of widespread and rare phenotypes of *P. gallicus* females (in %) in the Black Sea Reserve, 2004-2005.

Фенотипы Phenotypes	весенняя выборка самок- основательниц	самки- основательницы, выжившие и вырастившие рабочих	самки- основательницы, вырастившие будущих самок-основательниц	будущие основательницы
2004 г.				
C3-M2-1A1	4,55	8,11	-	9,95
C3-M2-1A2	4,55	2,70	9,09	13,43
C3-M2-1A3	2,27	18,92	18,18	27,86
C3-M2-1A4	9,09	10,81	9,09	23,88
C3-M3-1A1	6,82	10,81	-	0,50
C3-M3-1A2	13,64	2,70	-	1,00
C3-M3-1A3	11,36	10,81	27,27	1,99
C3-M3-1A4	18,18	21,62	18,18	3,98
Все массовые All mass	70,46	86,48	81,82	82,59
Прочие Other	29,54	13,52	18,18	17,41
2005 г.				
C3-M2-1A1	25,62	13,73	20,59	14,31
C3-M2-1A2	8,26	17,65	8,82	18,91
C3-M2-1A3	4,96	19,61	23,53	29,79
C3-M2-1A4	31,40	31,37	26,47	14,23
C3-M3-1A1	1,18	-	-	0,08
C3-M3-1A2	-	-	-	0,33
C3-M3-1A3	-	-	-	0,42
C3-M3-1A4	1,18	-	-	4,94
Все массовые All mass	72,60	82,35	79,41	83,93
Прочие Other	27,40	17,65	20,59	16,07

некую структуру внутри популяции ос, либо быть вообще не связанной с популяционными структурами данного вида, формируя непрерывные плавные клины изменчивости на огромных территориях.

При анализе сезонной изменчивости полиморфизма субпопуляции этого вида на Ивано-Рыбальчанском участке заповедника явно выделяются два критических для ос периода – зимовка и период от основания гнезда до момента выхода рабочих. В эти периоды отмечается повышенная смертность ос и происходит отбор по фенотипам (вариантам окраски). При этом показать роль зимнего отбора в динамике полиморфизма в настоящий момент затруднительно, поскольку после вылета с мест зимовки осы мигрируют, и вклад процессов миграции в изменении фенооблика конкретных поселений пока не известен. Кроме того, наблюдаемый отбор по фенотипам в период до выхода рабочих и к моменту производства полового поколения в разные годы идет по-разному. Если в 2004 г. происходило явное изменение признаков, то в 2005 г. мы можем говорить об от-

сутствии отбора по окраске. Изменение соотношения частот окраски среди размножающейся части самок изучаемой субпопуляции ос не зафиксировано.

Также следует отметить, что в изучаемой субпопуляции ос признаки окраски изменяются независимо друг от друга. При существенном изменении рисунка на мезонотуме соответствующего изменения на клипесе и брюшке не происходит. Можно ли говорить о перестройке системы рисунка у ос – пока неясно. Скорее всего, данные признаки просто находятся под влиянием различных факторов. Об этом же свидетельствует и отсутствие связи между окраской разных частей тела осы – в популяции встречаются практически любые сочетания. Кроме того, следует отметить, что варианты M2 и M3 по степени меланизации отличаются незначительно, и смена одного варианта на другой не приводит к существенному изменению меланизации всей осы в целом, поэтому окраска других частей тела осы не изменяется. Создается впечатление, что в целом фенооблик изучаемой субпопуляции остается очень стабильным.

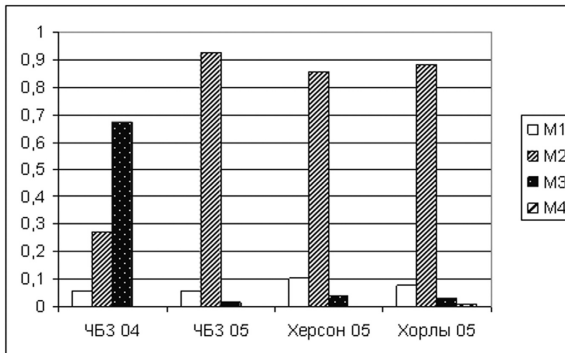


Рис. 2. Частоты вариантов окраски клипеуса у самок-основательниц *P. gallicus* в разных географических пунктах Херсонской области в 2004-2005 гг.

Fig. 2. Relative frequency of colour variations of clypeus of *P. gallicus* queens in different places of Kherson Area in 2004-2005 years.

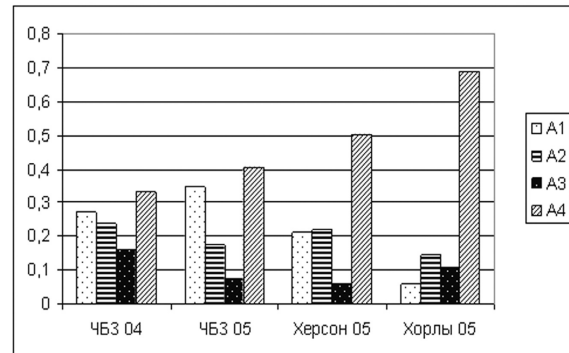


Рис. 3. Частоты вариантов окраски мезонотума у самок-основательниц *P. gallicus* в разных географических пунктах Херсонской области в 2004-2005 гг.

Fig. 3. Relative frequency of colour variations of mesonotum of *P. gallicus* queens in different places of Kherson Area in 2004-2005 years.

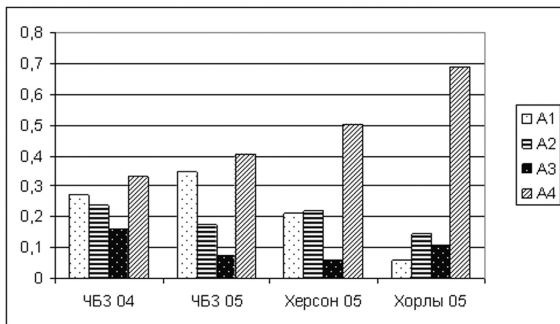


Рис. 4. Частоты вариантов окраски первого тергита у самок-основательниц *P. gallicus* в разных географических пунктах Херсонской области в 2004-2005 гг.

Fig. 4. Relative frequency of colour variations of the first tergite (3) of *P. gallicus* queens in different places of Kherson Area in 2004-2005 years.

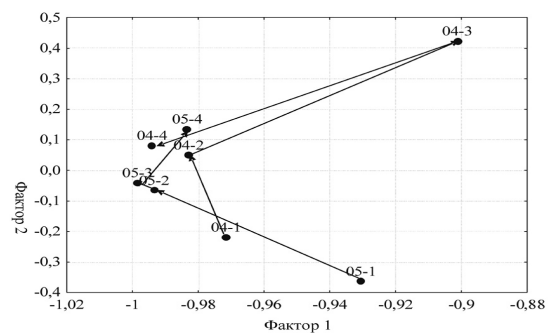


Рис. 5. Фенотипическая траектория субпопуляции *P. gallicus* Черноморского Биосферного заповедника в пространстве двух первых факторов в 2004-2005 гг.

Fig. 5. Phenotypic trends in *P. gallicus* subpopulation of the Black Sea Reserve in coordinates of the first two main factors, 2004-2005. 04-1 – 05-4 – как в таблице 1.

Кроме того, изменения фенооблика субпопуляции также происходят по определенным траекториям. Зимой происходит определенный отбор, и фенооблик сдвигается примерно в одном направлении, но величина этого сдвига различна в зависимости от конкретных условий зимовки. Летом, в период основания гнезда, отбор как бы возвращает фенооблик к исходному состоянию. На этой стадии направление летнего и зимнего отбора противоположны. Далее, уже после выхода рабочих, условия существования оказываются различными (высокая неизбирательная смертность в результате хищничества птиц), и сдвиг фенооблика может происходить в разных направлениях. Однако будущие основательницы вновь возвращаются к исходному состоянию. Таким образом, мы, вероятно, наблюдаем в популяции ос циклический отбор, подобный описанному Тимофеевым-Ресовским у *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera) [Тимофеев-Ресовский и др., 1973].

Представляется интересным сравнить хронографическую и географическую изменчивость этого вида. По окраске клипеуса масштабы временной и пространственной изменчивости оказываются очень близкими. Различий между выборками практически нет, и в данном случае мы можем говорить о высокой пространственно-временной стабильности данного признака. По окраске мезонотума был отмечен резкий

сдвиг частот вариантов. Выборка ЧБЗ-2004 значительно отличается от всех выборок 2005 г. (рис. 2.2). Масштаб временных изменений здесь значительно превосходит географическую изменчивость (табл. 3). Поскольку выборки 2005 г. практически не различаются между собой, то встает вопрос – происходит ли этот сдвиг на всей изученной территории или же это результат миграции ос с соседних участков. В первом случае мы имели бы дело с событием большого масштаба, охватившим огромную площадь, которое должно иметь какую-то серьезную причину и значительные последствия для популяции ос в дальнейшем. Во втором случае можно было бы говорить о существенной неоднородности населения ос. Разные участки населены разными фенотипами, и это имеет существенное значение для популяционной динамики. Можно предполагать также разнонаправленный отбор по фенотипу в разных частях популяции. При этом отбор в ЧБЗ локально благоприятствовал фенотипу М3, но поток мигрантов из соседних поселений привел к нивелированию различий. Следует особо подчеркнуть, что смена фенооблика произошла у будущих основательниц 2004 г., то есть следующее поколение сразу было иным, и зимний отбор в этом участии не принимал. Поэтому мы можем с большой уверенностью предположить участие в этом процессе самцов 2003 г., разлет которых и мог

быть тем самым потоком мигрантов (и генов) в ЧБЗ.

Все эти гипотезы требуют для своей проверки дополнительных исследований. Вместе с тем очевидно, что изучение фенотипа популяций полистов достаточно перспективно в плане разработки моделей микроэволюционных процессов.

Литература

- Береговой В.Е. 1972. Анализ полиморфизма и количественная оценка разнообразия в популяциях (на примере пеницы обыкновенной, *Philaenus spumarius* (L.)) // Журн. общ. биологии. Том 36. No 6. С. 740-750.
- Васильев А.Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М. С. 158-169.
- Гилев А.В. 2002. Популяционная структура малого лесного муравья *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // XII Съезд Рус. энтомол. об-ва. СПб. 19-24 августа 2002 г. Тезисы докладов. С. 75.
- Гилев А.В. 2003. Популяционная структура северного лесного муравья *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) на Среднем Урале // Успехи соврем. биологии. Том. 123. No 3. С. 223-228.
- Длусский Г.М. 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Добржанский Ф.Г. 1924. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* и *A. decempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) // Рус. энтомол. обзор. Том. 18. С. 201-211.
- Захаров И.А. 1997. Феногеография двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*) // Популяционная фенетика. М. Наука. С. 67-84.
- Захаров И.А. 2003. Индустриальный меланизм и его динамика в популяциях двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. // Успехи современной биологии. Том. 123. No 1/ С. 3-15.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А., Беспалов В.В. 2005. Изменчивость популяции *Formica* s. str. из Среднего и Нижнего Поволжья // Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование. Новосибирск. С. 266-269.
- Казакова И.Г., Сергеев М.Г. 1997. О проблеме определения границ популяционных группировок саранчовых // Сибирский экологический журнал. No 3. С.315-321.
- Ковалев О.В. 1989. Микроэволюционные процессы в популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae), интродуцированного из Северной Америки в СССР // О.В. Ковалев; С.А. Белокобыльский (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Том. 189. С. 139-165.
- Корсун О.В. 1999. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяций: (на примере жесткокрылых): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 25 с.
- Кохманюк Ф.С. 1982. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Фенетика популяций. М. С. 233-243.
- Креславский А.Г. 1975. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Журн. общ. биологии. Том. 36. No 6. С. 878-886.
- Маринич А.М., Пашенко В.М., Шищенко П.Г. 1985. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование. Киев: Наук. Думка. 224 с.
- Михайлов Ю.Е. 1999. Иерархический анализ морфологических и эколого-географических аспектов биоразнообразия: (на примере Chrysomelidae, Coleoptera). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 20 с.
- Новожен Ю.И. 1975. Изучение популяционной структуры вида у насекомых с помощью полиморфизма // Исследование продуктивности вида в ареале. Вильнюс. С. 87-105.
- Новожен Ю.И. 1977. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма: (На примере восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.)) // Журн. общ. биологии. Том. 38. No 5. С. 709-723.
- Новожен Ю.И. 1979. Полиморфизм и видообразование // Журн. общ. биологии. Том. 40. No 1. С. 17-33.
- Новожен Ю.И. 1980. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых // Журн. общ. биологии. Том. 41. No 5. С. 668-679.
- Новожен Ю.И. 1989. Хронографическая изменчивость популяций // Журн. общ. биологии. Том. 50. No 2. С. 171-183.
- Новожен Ю.И., Коробицын Н.М. 1972. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых // Журн. общ. биологии. Том. 33. No 3. С. 315-323.
- Новожен Ю.И., Береговой В.Е., Хохуткин И.М. 1973. Обнаружение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм // Проблемы эволюции. Новосибирск. С. 252-260.
- Новожен Ю.И., Михайлов Ю.Е. 1997. Фенетика периферических популяций некоторых насекомых // Популяционная фенетика. М. С. 89-100.
- Русина Л.Ю. 1999. О гнездовании ос-полистов в Черноморском заповеднике // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. Материалы межрегиональных научных чтений. Оренбург. С.118-119.
- Русина Л.Ю., Гилев А.В., Скороход О.В., Фирман Л.А. В печати. Сезонная динамика фенотипической структуры популяции бумажной оси *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) // Энтомол. обзор. (в печати).
- Русина Л.Ю., Гречка Е.О. 1993. Жизненный цикл оси *Polistes chinensis* в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. СПб. С.157-167.
- Русина Л.Ю., Скороход О.В., Гилев А.В. 2004. Дискретные вариации окраски оси *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Труды Рус.энтомол. об-ва. Том 75. Вып. 1. С. 270-277.
- Сапунов В.Б. 1983. Адаптация к перемене экологических условий и фенотипическая изменчивость тлей // Журнал общ. биологии. Том. 44. No 4. С. 557-567.
- Сапунов В.Б., Белокобыльский С.А. 1989. Фенетическая структура популяции амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ставропольском крае // О.В. Ковалев; С.А. Белокобыльский (ред.). Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Том. 189. С. 166-172.
- Сергиевский С.О. 1985. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.)) // Журн. общ. биол. Том. 66. No 4. С. 491-502.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Фасулати С.Р. 1985. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. No 6. С. 50-56.
- Филиппов Н.Н. 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых // Зоол. журн. Том. 40. No 1. С. 372-385.
- Фирман Л.А. 2004. О вспышке численности *Polistes gallicus* L. в Черноморском заповеднике // Природничий альманах. Серия: Біологічні науки. Вип. 4. С. 152-156.
- Шевцова О., Трохимчук Т., Русина Л. 1999. О динамике численности популяций *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae) в окрестностях г. Херсона // Метода. Збірник наукових праць. Випуск "Фальцфейнівські читання". Херсон. С. 191-193.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк. 303 с.
- Carpenter J.M. 1996. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini) // Novitates. No 3188. P. 1-39.
- Eck R. 1981. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula norwegica* (Hymenoptera: Vespidae) // Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde. Dresden. Bd. 44. No 7. P. 133-152.
- Eck R. 1983. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula saxonica* // Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde. Dresden. Bd. 46 No 8. P. 151-176.
- Eck R. 1999. Zur Populationslieberung und Zoogeographie von *Vespula vulgaris* Faktoren der intraspezifischen Merkmalsänderungen (Insecta: Hymenoptera: Vespidae) // Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde. Dresden. Bd. 58 No 17. P. 309-342.
- Enteman W.M. 1904. Coloration in *Polistes*. Washington: Carnegie Institution of Washington. 88 p.

- Rusina L.Yu. 2003. The impact of birds and a grasshopper *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae) on *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and *P. gallicus* paper-wasp populations in the Black Sea Reserve // *Vestnik zoologii*. 37. P.96.
- Tibbets E.A 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus* // *Proc. R. Soc. Lond. B*. 269: 1423–1428.
- Tibbets E.A., Dale J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp // *Nature*. 432: 218-222.

References

- Beregovoy V.E. 1972. Analysis of polymorphism and quantitative assessment of the diversity in the population (on the example of *Philaenus spumarius* (L.)). *Zhurnal obshchey biologii*. 36(6): 740–750 (in Russian).
- Carpenter J.M. 1996. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini). *Novitates*. 3188: 1–39.
- Dlussky G.M. 1981. Murav'i pustyn' [Ants of deserts]. Moscow: Nauka. 230 p. (in Russian).
- Dobrzhansky F.G. 1924. The geographical and individual variation of *Adalia bipunctata* and *A. decempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Russkoe entomologicheskoe obozrenie*. 18: 201–211 (in Russian).
- Eck R. 1981. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula norwegica* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologische Abhandlungen*. 44(7): 133–152.
- Eck R. 1983. Zur Verbreitung und Variabilität von *Dolichovespula saxonica*. *Entomologische Abhandlungen*. 46(8): 151–176.
- Eck R. 1999. Zur Populationslieberung und Zoogeographie von *Vespula vulgaris* Faktoren der intraspezifischen Merkmalsänderungen (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *Entomologische Abhandlungen*. 58(17): 309–342.
- Enteman W.M. 1904. Coloration in *Polistes*. Washington: Carnegie Institution of Washington. 88 p.
- Fasulati S.R. 1985. Polymorphism and population structure of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say in the European part of the USSR. *Ekologiya*. 6: 50–56 (in Russian).
- Filippov N.N. 1961. Regularities of aberrative variability of elytra pattern in Coleoptera. *Zoologicheskii zhurnal*. 40(1): 372–385 (in Russian).
- Firman L.A. 2004. On the surge of the number of *Polistes gallicus* (L.) in the Black Sea Reserve. *Pryrodnychyy al'manah*. 6: 152–157 (in Russian).
- Gilev A.V. 2002. The population structure of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) in the Middle Urals. In: XII S'ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Sankt-Peterburg, 19–24 avgusta 2002 g. Tezisy dokladov [XII Congress of Russian Entomological Society. St. Petersburg, August, 19–24, 2002. Abstracts]. St. Petersburg: Zoological Institute of RAS: 75 (in Russian).
- Gilev A.V. 2003. Populational structure of *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) in the Middle Urals. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 123(3): 223–228 (in Russian).
- Kazakova I.G., Sergeev M.G. 1997. On the problem of determining the boundaries of population groupings of Acridoidea. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 3: 315–321 (in Russian).
- Kokhmamyuk F.S. 1982. The variability of the polymorph structure of populations of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say) within the range. In: Fenetika populyatsiy [Phenetics of populations]. Moscow: Nauka: 233–243 (in Russian).
- Korsun O.V. 1999. Ekologo-geograficheskie osobennosti polimorfnoy struktury populyatsiy (na primere zhestkokrylykh) [Ecological and geographical features of the polymorphic population structure (on example of Coleoptera). PhD Abstract]. Ekaterinburg. 25 p. (in Russian).
- Kovalev O.V. 1989. Microevolutionary processes in the population of *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) introduced from North America in the USSR. In: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 189. Teoreticheskie osnovy biologicheskoy bor'by s ambrozey [Proceedings of the Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR. Vol. 189. Theoretical bases of biological control of ragweed.]. Leningrad: Nauka: 139–165 (in Russian).
- Kreslavskii A.G. 1975. Hereditary polymorphism, hereditary monomorphism, and their role in the evolution of coloration in Chrysomelidae (Coleoptera). *Zhurnal obshchey biologii*. 36(6): 878–886 (in Russian).
- Marinich A.M., Pashchenko V.M., Shishchenko P.G. 1985. Priroda Ukrainy SSR. Landschafty i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie [Nature of the Ukrainian SSR. Landscapes and physical-geographical regionalization]. Kiev: Naukova dumka. 224 p. (in Russian).
- Mikhailov Yu.E. 1999. Ierarkhicheskii analiz morfologicheskikh i ekologo-geograficheskikh aspektov bioraznoobraziya (na primere Chrysomelidae, Coleoptera) [Hierarchical analysis of morphological and ecological and geographical aspects of biodiversity (on example of Chrysomelidae, Coleoptera)]. Ekaterinburg. 20 p. (in Russian).
- Novozhenov Yu.I. 1975. The study of population structure of species in insects using polymorphism. In: Issledovanie produktivnosti vida v areale [Research of productivity of a species in its range]. Vilnius: 87–105 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I. 1977. Geographic variation of balanced polymorphism (on example of *Trichius fasciatus* L.). *Zhurnal obshchey biologii*. 38(5): 709–723 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I. 1979. Polymorphism and speciation. *Zhurnal obshchey biologii*. 40(1): 17–33 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I. 1980. Polymorphism and continuous variability in insect populations. *Zhurnal obshchey biologii*. 41(5): 668–679 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I. 1989. Chronological variability of populations. *Zhurnal obshchey biologii*. 50(2): 171–183 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I., Beregovoy V.E., Khokhutkin I.M. 1973. Establishment of boundaries of elementary populations in polymorphic species on the basis of the occurrence frequencies of their forms. In: Problemy evolyutsii [Problems of Evolution]. Vol. 3. Novosibirsk: Nauka: 252–260 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I., Korobitsyn N.M. 1972. The aberrational variability in natural populations of insects. *Zhurnal obshchey biologii*. 33(3): 315–323 (in Russian).
- Novozhenov Yu.I., Mikhailov Yu.E. 1997. Phenetics of peripheral populations of some insects. In: Populyatsionnaya fenetika [Population phonetics]. Moscow: Nauka: 89–100 (in Russian).
- Rusina L.Yu. 1999. The nesting of *Polistes* wasps in the Black Sea Reserve. In: Problemy sokhraneniya i vosstanovleniya stepnykh ekosistem. Materialy mezhtseleynyykh nauchnykh chteniy [Problems of conservation and restoration of steppe ecosystems. Materials of interregional scientific readings]. Orenburg: Steppe Institute RAN Press: 118–119 (in Russian).
- Rusina L.Yu. 2003. The impact of birds and a grasshopper *Decticus verrucivorus* (Orthoptera, Tettigoniidae) on *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and *P. gallicus* paper-wasp populations in the Black Sea Reserve. *Vestnik zoologii*. 37: 96.
- Rusina L.Yu., Gilev A.V., Skorokhod O.V., Firman L.A. 2006. Seasonal Dynamics of the Phenotypic Structure of a Population of the Paper Wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). *Entomological Review*. 86(2): 168–175.
- Rusina L.Yu., Grechka E.O. 1993. The life cycle of *Polistes chinensis* in the Kherson Region. In: Materialy kollokviumov po obshchestvennym nasekomym [Materials of symposiums on social insects]. St. Petersburg: 157–167 (in Russian).
- Rusina L.Yu., Skorokhod O.V., Gilev A.V. 2004. Discrete variations of the coloration of *Polistes dominulus* (Christ) paper-wasp (Hymenoptera: Vespidae) in the Black Sea Biosphere Reserve. In: Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva [Proceedings of the Russian Entomological Society]. Vol. 75. Iss. 1. St. Petersburg: 270–277 (in Russian).
- Sapunov V.B. 1983. Adapting to change in ecological conditions and phenotypic variability of aphids. *Zhurnal obshchey biologii*. 44(4): 557–567 (in Russian).
- Sapunov V.B., Belokobyl'skiy S.A. 1989. Phenetic structure of population of *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) in Stavropol Region. In: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. T. 189. Teoreticheskie osnovy biologicheskoy bor'by s ambrozey [Proceedings of the Zoological Institute of Academy of Sciences of the USSR. Vol. 189. Theoretical bases of biological control of ragweed.]. Leningrad: Nauka: 166–172 (in Russian).
- Sergievskiy S.O. 1985. Polyfunctionality and plasticity of genetic polymorphisms (on example of population melanism in two-point ladybird *Adalia bipunctata* L.). *Zhurnal obshchey biologii*. 66(4): 491–502 (in Russian).
- Shevtsova O., Trokhimchuk T., Rusina L. 1999. On the dynamics of populations of *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae) in the vicinity of the city of Kherson. In: Fal'cfeynivs'ki chytannja: Materialy mizhnaridnoi naukovej konferencii [Valzvein reading: Proceedings of the International Conference (Kherson, Ukraine, 1999)]. Kherson: Kherson State University: 191–193 (in Russian).
- Tibbets E.A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 269: 1423–1428.
- Tibbets E.A., Dale J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. *Nature*. 432: 218–222.
- Timofeev-Resovskii N.V., Yablokov A.V., Glotov N.V. 1973. Ocherk ucheniya o populyatsii [An essay on the population theory]. Moscow: Nauka. 277 p. (in Russian).
- Vasiliev A.G. 1988. Epigenetic variability: non-metric thresholds features, phenes and their composition. In: Fenetika prirodnykh populyatsiy [Phenetics of natural populations]. Moscow: Nauka: 158–169 (in Russian).
- Yablokov A.V. 1987. Populyatsionnaya biologiya [Population biology]. Moscow: Vysshaya shkola. 303 p. (in Russian).

- Zakharov I.A. 1997. Phenogeography of two-spot ladybird (*Adalia bipunctata*). *In: Populyatsionnaya fenetika* [Population genetics]. Moscow: Nauka: 67–84 (in Russian).
- Zakharov I.A. 2003. Industrial melanism and its dynamics in populations of the two-spot ladybird *Adalia bipunctata* L. *Uspekhi sovremennoy biologii*. 123(1): 3–15 (in Russian).
- Zryanin V.A., Zryanina T.A., Bespalov V.V. Variability of populations *Formica* s. str. from Middle and Lower Volga. *In: Murav'i i zashchita lesa*. Materialy XII Vserossiyskogo mirmekologicheskogo simpoziuma i satellitnogo soveshchaniya "Ekologiya i povedenie obshchestvennykh pereponchatokrylykh: teoreticheskie problemy i prakticheskoe ispol'zovanie" v ramkakh Sibirskoy zoologicheskoy konferentsii [Ants and forest protection. Materials of the XII All-Russian symposium on myrmecology and the satellite meeting "Ecology and behavior of social Hymenoptera: theoretical problems and practical use" in the Siberian Zoological Conference (Novosibirsk, Russia, 7–14 August 2005)]. Novosibirsk: Toller-Press: 264–267 (in Russian).