

УДК 595.798:591.5 (477.72)

© 1999 г. Л. Ю. РУСИНА

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ РЕПЕРТУАР ТРЁХ ВИДОВ ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA: VESPIDAE)  
В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ**

Общественные осы-полисты широко распространены по Земному шару. Они сооружают бумажные гнёзда без оболочки, которые прикрепляют с помощью стебелька к субстрату. Биологические особенности полистов позволяют использовать этих ос для контроля численности ряда сельскохозяйственных вредителей (Gould, Jeanne, 1984; Gillapsy, 1979). Велико общетеоретическое значение полистов. Начиная с 40-х годов, эта группа насекомых привлекла особое внимание исследователей социального поведения животных. Открытый сот с расплодом, небольшая численность имагинального населения, относительная безопасность исследователя при спокойной и без резких движений работе позволили использовать полистов в качестве модельного объекта для разработки методологических принципов исследования систем надорганизменного уровня в их природной обстановке.

Концепции доминирования, отбора родичей в исследованиях Л. Парди (Pardi, 1948), В. Гамильтона (Hamilton, 1963, 1964a, 1964b), М. Вест-Эберхард (West-Eberhard, 1975, 1981) в значительной степени разработаны на полистах. Роль этой группы при изучении социальности, по образному выражению М. Вест-Эберхард (West-Eberhard, 1991), сравнима со значением, которое играют дрозодифилы для генетических исследований. Г. Эванс (Evans, 1958) рассматривал этих насекомых в качестве «ключевого рода» из-за относительной примитивности социальной организации семьи, которая выражается в отсутствии заметных морфологических кастовых различий и сохранении рабочими репродуктивных функций. Анализ взаимоотношений самок-основательниц *Polistes* при групповом основании семьи послужили материалом для выработки гипотез эволюции кастовой дифференциации у общественных насекомых (West-Eberhard, 1978, Carpenter, 1991). Сходные социальные системы и формы организации были затем обнаружены в других группах общественных насекомых (Gadagkar, 1991, Heinze *et al.*, 1992).

Изучение и описание поведенческого репертуара насекомых с учётом его изменчивости у особей разных каст в семье общественных насекомых является основой для выявления структуры и специфики функционирования сообщества. Таких обобщенных и организованных сведений о поведенческом репертуаре в целом для семьи полистов в литературе немного. Например, имеются данные по *P. dominulus* (Гречка, 1983), чуть чаще приводятся описания поведенческих актов особей разных каст, например, самок-основательниц в плеометротичных семьях *P. annularis* (Strassmann, 1981), рабочих *P. fuscatus* (Post *et al.*, 1988). В данной публикации проводится описание поведенческого репертуара трёх видов полистов Украины.

В Нижнем Приднепровье *Polistes chinensis* F. гнездится только на растениях (Русина, Гречка, 1993). Обычный в окрестностях города на рудеральной растительности. *P. nimpha* Christ заселяет укрытия, в основном, чердаки (Гречка, Русина, 1990). *P. dominulus* Christ характеризуется широким ландшафтным распространением: гнёзда встречаются на растениях и в укрытиях (Гречка, Русина, 1990; Russina, Nitochko, 1997).

Перечень всех типов поведенческих действий, свойственных особи, полиэтической группе, касте, виду в целом, носит название поведенческого репертуара, или каталога. Конечно же, понятие полного поведенческого репертуара является условным, а степень подробности выделения поведенческих актов носит произвольный характер и может определяться задачами каждого конкретного исследования.

В повседневном поведении ос на гнезде наблюдается чередование во времени ансамблей разных типов активности, обеспечивающих функционирование семьи для успешного выращивания к концу цикла полового поколения. Ансамбли рассматриваются как IV уровень организации поведения (Панов, 1978). В зависимости от того, чем занято животное в данный момент, можно выделить, например, ансамбль родительского поведения, связанного с выкармливанием личинок, ансамбли кормовой, гнездостроительной и прочих типов активности.

Охарактеризуем особенности поведенческого репертуара самок-основательниц и рабочих полистов в ансамблях активности, наблюдаемых на гнезде:

1. Комфортное поведение. Не имеет у полистов специфических особенностей. Включает в себя чистку тела и покой.

1.1. Чистка тела. Наблюдается до или после таких действий, как кормление и уход за личинками, строительство, социальные контакты. Включает чистку ног, антенн, крыльев, брюшка.

1.2. Обнажение жала неподвижной особью производится несколько раз или однократно.

1.3. Подгибание брюшка.

1.4. Покой. Ночью в неподвижном состоянии насекомые находятся чаще всего на тыльной поверхности сота. В дневное время покой длится весной несколько минут, а летом – от нескольких секунд до 1–6 минут. Положение осы на соте при этом различно.

2. Собственно локомоции. Двигательные активности могут наблюдаться в промежутках между разными ансамблями поведения или же между элементарными двигательными актами (ЭДА) и блоками локомоций и входить блоком в поведенческий ансамбль, например, строительного поведения, родительского поведения и т. д.

2.1. Перемещение простое. Совершается относительно медленно, обычно сопровождается легким покачиванием антенн. Является одним из элементов ориентировочного поведения.

2.2. Перемещение с возбуждением. Более быстрое передвижение с нарастающей скоростью, обычно предшествует отлету.

2.3. Перемещение с вилянием брюшка. Резкие движения брюшка передвигающейся самки (вибрации) из стороны в сторону могут иметь разную интенсивность. При этом касание брюшка поверхности сота производит шелестящий звук. Наблюдается как элемент в кормовом поведении и при социальных взаимодействиях. Передвижение с вилянием брюшка наблюдается у самок в разных формах активности на гнезде (при кормлении личинок, перед откладкой яиц, при агрессивных взаимодействиях) и, следовательно, имеет огромное значение для нормальной жизнедеятельности семьи. Такое передвижение известно у всех изученных в этом отношении ос-полистов, и по мнению ученых, играет огромную роль в различных типах коммуникации в семье. Л. Парди (Pardi, 1942) первым описал сотрясение брюшка ("scodinzolamento") у самок-основательниц *P. dominulus* из гаплотрихных и плеотрихных семей при кормлении личинок и связал его с родительским поведением. В исследованиях Д. Вест-Эберхард (West-Eberhard, 1969) передвижение с вилянием брюшка было отмечено у нескольких американских видов полистов и было названо "tail wagging". В той же работе приводится описание несколько иного перемещения, при котором наблюдаются прижимания брюшка к поверхности гнезда и которое, по предположению исследователя, может служить для демонстративного поведения. У самок-основательниц *P. metricus* наблюдается два типа перемещений с вилянием брюшка (Gamboa, Dew, 1981). Более медленное горизонтальное сотрясение брюшком – «abdominal wagging» – производится самкой на гнезде при перемещении по соту с расплодом. При втором – «lateral vibration» – наблюдается резкое сотрясение всего тела в горизонтальной плоскости. Первый тип перемещений, как считают авторы, служит главным образом для взаимоотношений между взрослым населением семьи и личинками, в то время, как латеральная вибрация используется при доминантно-субординатных взаимоотношениях. Латеральная вибрация была позже описана и у других видов полистов, однако функциональное значение этого поведения было определено по-разному. У *P. fuscatus* такое перемещение включено в комплекс родительского поведения и связано с регуляцией развития расплода (Downing, Jeanne, 1985), а у *P. dominulus* латеральная вибрация имеет отношение к конкурентным репродуктивным отношениям самок-соосновательниц и наблюдается при яйцекладке и доминировании одной особи над другой (Theraulaz et al., 1991). Между тем, у *P. instabilis* (Downing, Jeanne, 1985) и, по-видимому, *P. annularis* (Strassmann, 1981) при перемещении самок-основательниц встречается только один тип движения, который как бы объединяет характеристики медленного сотрясения брюшка и более резкого сотрясения брюшка в горизонтальной плоскости.

2.4. Перемещение с касанием брюшка. Считается, что при этом на гнездо наносится особое вещество, самка как бы «натирает» поверхность сота. Существенные видовые различия в блоках локомоций затрагивают сроки появления в сезоне перемещений по гнезду с вилянием брюшка и натиранием поверхности сота брюшком и количественные характеристики этих форм активности (Русина и др., 1998). В исследованиях, выполненных на американском *P. fuscatus* (Downing, Jeanne, 1983), показано, что секреты желез Дюфура и пятого брюшного сегмента имеют непосредственное отношение к системе коммуникаций и позволяют осам устанавливать семейную принадлежность особей.

2.5. Перемещение с засовыванием брюшка в ячейку. При перемещении наблюдаются кратковременные остановки длительностью 1–3 секунды и натирание внутренней поверхности ячеек. Этот тип активности част в первые сутки после захвата гнезда чужой самкой и изгнания самки-резидента, а также при усыновлении «сиротского» гнезда. Поведенческий акт описывается впервые. Перемаркировка гнездовой территории секретом железы Дюфура, наблюдаемая после захвата гнезда чужой самкой и изгнания резидентной самки, так же свидетельствует о важной роли запаховых сигналов (Dani *et al.*, 1992). По нашим данным, количество передвижений с натиранием поверхности сота и внутренних стенок ячеек вентральной поверхностью брюшка значительно возрастает в первые несколько часов после изгнания резидентной самки и в среднем составляет 88 и 38 поведенческих актов в час соответственно. К концу сезона размножения в стадии выхода полового поколения маркировочная активность самок-основательниц заметно снижается и прекращается полностью в последние дни существования яйцекладущих самок на гнезде. Соосновательницы и рабочие вносят заметно меньший вклад в формирование гнездового запахового сигнала. Таким образом, запах гнезда и маркировочная активность самок могут служить средством опосредованной ольфакторной коммуникации.

3. Строительное поведение. Включает в себя принесение на гнездо комочка древесной пульпы, малаксаию комочка, поисковое поведение, закладку основания ячейки, достройку стенок, утолщение центрального стебелька, строительство вторичных стебельков (West-Eberhard, 1969).

3.1. Принос древесной пульпы. Прилет на гнездо осы, удерживающей в мандибулах строительный материал. Наблюдается в репертуаре особей двух каст.

3.2. Приготовление строительного материала. Самка удерживает передними передними ногами комочек древесной пульпы и тщательно пережевывает его мандибулами. Малаксаия комочка древесной пульпы производится самками обеих каст перед строительством. Разницы между видами не выявлено.

3.3. Поиск места строительства. Быстрое перемещение осы по гнезду со строительным материалом в мандибулах при одновременном ощупывании усиками ячеек, поверхности сота.

3.4. Утолщение и удлинение стебелька сота. Осуществляется путем добавления и разравнивания мандибулами бумажной массы в направлении от основания стебелька к тыльной поверхности сота. Процесс сопровождается периодическими ударами усиками по стебельку и тыльной поверхности гнезда. Утолщение центрального стебелька во второй половине цикла в большей степени выполняют рабочие, чем самки-основательницы. Разницы между видами не выявлено.

3.5. Строительство вторичных стебельков. Чаще производят рабочие, чем самки-основательницы. У открытогнездящихся *P. chinensis* и *P. dominulus* вторичные стебельки отсутствуют. При перенесении гнезд этих видов из открытых мест поселений в специальные домики вторичные стебельки наблюдали у *P. dominulus*.

3.6. Закладка основания ячеек. Оса прикрепляет пульпу с помощью мандибул к краевой поверхности сота и затем формирует новую округлую ячейку на стыке двух краевых соседних. Закладку основания ячеек обычно производят самки-основательницы. В плеометрических семьях *P. dominulus* закладку осуществляют и подчиненные самки-основательницы. У рабочих *P. dominulus* это поведение наблюдается редко, у рабочих *P. chinensis* чаще. После исчезновения самки-основательницы или при разрушении первичного гнезда рабочие строят основание ячеек.

3.7. Достройка стенок ячеек. Насекомое помещает комок на стенку в выбранном месте и, не выпуская его, отступает назад, совершая жевательные движения и пропуская между мандибулами в виде узкого валика бумажную полоску. Форма стенок строящихся ячеек регулируется сигналами, поступающими от антенн (West-Eberhard, 1969). Гексагональное сечение ячеек сохраняется при достройке стенки какой-либо внутренней ячейки, так как самка делает поворот, когда усики перестают касаться противоположных стенок смежных ячеек. Округлые стенки появляются на краю сота, при этом одна из антенн движется свободно. После выхода дочернего поколения достройку стенок производят преимущественно рабочие. Разницы между видами не выявлено.

3.8. Повторное использование гнездового материала для достройки ячейки или стебелька. При общем сходстве используемых поз и блоков локомоций в строительном поведении выявлено, что у *P. chinensis* самки и рабочие могут использовать излишки бумажного материала и что-либо достраивать без отлета с гнезда. Следовательно, видовые отличия в строительном поведении проявляются на третьем уровне интеграции.

3.9. Отдача пульпы. Передача всей или части строительной массы другой особи. У *P. chinensis* самки-основательницы иногда отнимают у рабочих принесенную пульпу. Реже наблюдали это поведение у *P. nimpha* и *P. dominulus* (Русина, 1999).

3.10. Получение пульпы. Приём всего или части строительного материала из ротовых частей другой особи. У изучаемых видов, по нашим наблюдениям, не наблюдается передачи строительного материала между рабочими (Русина, 1999) в отличие, например, от американских полстов (Jeanne, 1991).

4. Нестроительные операции с сотом включают:

4.1. Касание и ощупывание сота антеннами.

4.2. Осмотр ячеек.

4.3. Удаление частей сота.

4.4. Вылизывание сота. Разницы между видами не выявлено.

5. Доставка корма животного происхождения. При доставке на гнездо корма животного происхождения чередуются во времени ниже перечисленные блоки.

5.1. Прилет на гнездо с комком корма. Если комок громоздкий, то вначале оса садится на субстрат или ветку рядом с гнездом, а затем доносит его к гнезду.

5.2. Пережевывание (малаксация). Оса удерживает корм с помощью передних ног и мандибул и пережевывает его. При малаксации антенны вытянуты вперед под углом около 40° к поверхности клипеуса.

5.3. Кормление личинок животной пищей. После малаксации оса начинает двигаться по соту, наклоняясь над ячейками с личинками. Могут наблюдаться покачивания брюшка, виляния с высокой интенсивностью, удары брюшка по гнезду. Склонившись над личинкой, оса ритмично касается её антеннами. Затем отделяет небольшую часть комочка, придерживая передними конечностями остальную часть, кормит личинку, которая демонстрирует пищевую реакцию: раскрывает мандибулы, выделяет слюну, вытягивает тело. Одним и тем же комком могут кормиться несколько личинок. После кормления с комка оса начинает кормить из зобика, т. к. часть корма была проглочена ею при малаксации.

В семьях с рабочими и в плеометричных семьях до выхода рабочих наблюдаются еще дополнительные блоки поведения.

5.4. Передача. Отдача комка пищи (или его части) одной или несколькими самкам. Осы могут ощупывать усиками одна другую при передаче, или же физического контакта может не быть (West-Eberhard, 1969).

5.5. Получение. Принятие от другой осы комка животной пищи (или его части).

6. Доставка на гнездо воды.

7. Доставка на гнездо нектара.

8. Защита расплода и семьи от неблагоприятных климатических условий. Эти действия, в первую очередь, могут быть связаны с созданием условий для развития молоди, а также с сохранением гнезда, характеризующегося хрупкостью и непрочностью.

8.1. Вентиляция гнезда. Стоя на месте, оса интенсивно машет крыльями, при этом может чиститься. Наблюдается в жаркую погоду, и, по всей видимости, это предохраняет расплод от перегрева. Летом в полдень вентиляция становится преобладающим поведенческим актом.

8.2. Удаление воды во время дождя (Гречка, 1979). Осы всасывают капли воды в зобик, затем, свешиваясь головой вниз, опорожняют его. Некоторые осы отлетают из гнезда и выливают воду в стороне.

9. Защита от хищников и паразитов.

9.1. Перемещение с хлопаньем крыльев. При выявлении паразитов (у *P. fuscatus* – *Pachysomoides fulvus* (West-Eberhard, 1969), а для изучаемых трёх видов – ихневмонида *Latibulus argiolus* (Rossi)) осы начинают быстро перемещаться по гнезду, хлопая крыльями и издавая специфичный шелестящий звук.

9.2. Натирание центрального стебелька гнезда вентральной поверхностью брюшка. Эти действия ос служат для отпугивания муравьев (Turillazzi, Ugolini, 1979, Post, Jeanne, 1981). Разницы между видами и особями разных каст не отмечено.

9.3. Броски с поднятыми антеннами и крыльями встречаются при обнаружении у гнезда муравья, осы, кузнечика и других насекомых. Слёты с гнезда и ужаления приближающегося объекта у самок-основательниц в Херсонской области не наблюдались. Однако самки-основательницы *P. nimpha*, строящие гнезда на растениях в Киевской области (по нашим наблюдениям) и *P. biglumis* (А. Непеин, личное сообщение), гнездящиеся на камнях в Кавказском заповеднике, демонстрировали такое поведение.

10. Действия, связанные с яйцекладкой.

10.1. Собственно яйцекладка. Самка-основательница засовывает брюшко в ячейку и замирает в особой позе на 20–30 секунд. Соосновательницы и рабочие изучаемых видов могут откладывать яйца в присутствии самки-основательницы (Russina, 1994). Чаще это поведение наблюдается рано утром, когда осы малоактивны, редко – в дневное время. Перед собственно яйцекладкой часто регистрируются несколько попыток отложить яйцо.

10.2. Попытки яйцекладки. Может наблюдаться от 1–2 до 20 и более попыток. Частые попытки, как нам кажется, наблюдаются в тех случаях, когда имеются внешние стимулы к откладке яиц (наличие пустых ячеек). Результаты вскрытия показали, что в яичниках нет зрелых яиц. Рабочие с неразвитыми яичниками также могут демонстрировать попытки яйцекладки. Анализ наблюдений за отдельными мечеными рабочими в 1994–1997 гг. показал, что некоторые из них начинают засовывать конец брюшка в ячейку на 2–3 секунды, имитируя яйцекладку. (длительность яйцекладки у самок-основательниц *P. dominulus* по результатам лабораторных измерений в 1992 году составила 17,3 секунды в среднем, у соосновательниц – 19,6 секунды). Последнее поведение описывается впервые.

10.3. Манипуляции с яйцом. После яйцекладки самка периодически заглядывает в ячейку, дотрагивается до яйца и ощупывает его. Этими действиями она охраняет только что отложенное яйцо от поедания его другими самками. Охрана яйца длится до 10–30 минут. По нашим наблюдениям длительную охрану яиц производят самки-основательницы. Рабочие своих яиц не охраняют из-за социального давления со стороны самки и других рабочих. Их, как правило, отгоняют от ячеек.

10.4. Поедание чужого яйца (дифференциальная оофагия) наблюдается в репертуаре самок-основательниц некоторых видов полистов (Gervet, 1964). Это поведение отмечено нами в семисоциальных группах (объединение на гнезде нескольких перезимовавших самок-основательниц) *P. dominulus* и *P. nimpha*. В ряде семей *P. chinensis* рабочие нередко съедают часть яиц, откладываемых самками-основательницами. При внедрении в семью чужой самки рабочие *P. dominulus* некоторое время поедают все её яйца.

10.5. Поедание собственного яйца наблюдается у самок-основательниц в неблагоприятную погоду.

11. Социальные взаимодействия.

11.1. Броски в сторону другой особи. Встречаются в репертуаре самок обеих каст.

11.2. Доминирование. Действия, связанные с доминированием, представляют собой ритуализированное агрессивное поведение, имеющее разную степень и интенсивность проявления. Доминирующая особь, привстав над партнером, с помощью усиков или ротовых частей ощупывает голову, грудь, брюшко или крылья другой особи (West-Eberhard, 1969). Длительность и интенсивность ощупывания и покусывания может быть от нескольких секунд до продолжительного, почти непрерывного преследования и доминирования над одной и той же особью, пока последняя не покинет гнезда.

Прижатие партнера к поверхности сота и постукивание сверху антеннами производят самки обеих каст.

11.3. Преследование и изгнание с гнезда самок с развитыми яичниками (соосновательниц, рабочих) осуществляют преимущественно самки-основательницы и старшие рабочие. Преследование, вскарабкивание сверху на рабочих с неразвитыми яичниками производят только самки-основательницы *P. nimpha*. Описывается впервые.

11.4. Подчинение. Кратковременная неподвижность особи с одновременным прижатием усиков, головы и тела к поверхности сота (Pardi, 1948, West-Eberhard, 1969).

11.5. Схватка. Столкновение двух особей, при котором осы приподнимаются на задних конечностях и пытаются прижать друг друга к поверхности сота. Наблюдается при определении порядка ранжирования как у самок-основательниц, так и у рабочих. Самки-основательницы демонстрируют при этом попытки ужаления, часто падают, вцепившись друг в друга (West-Eberhard, 1969). Это поведение отмечается при встрече самок ещё до основания гнезда (Röseler, 1991), а также при попытках захвата гнезда чужой самкой. Часто встречается у *P. dominulus* в укрытиях, редко – у *P. nimpha*, у *P. chinensis* не наблюдалось.

11.6. Трофаллакис. Передача жидкости изо рта одной осы в рот другой. Получающая особь ритмически дотрагивается усиками до головы другой. У отдающего партнера усики всегда опущены. Наблюдаемое при этом похлопывание усиками не рассматривается как отдельный поведенческий акт (Post et al., 1988). Перед трофаллакисом могут наблюдаться выпрашивания и предložения корма (Гречка, 1983).

11.7. Выпрашивание корма. Выпрашивающая оса приближается к другой особи, касается антеннами её ротовых частей и ориентирует при этом свою голову почти перпендикулярно

голове партнера, пытаясь вставить свои мандибулы между ротовыми частями другой осы. Кормление начинается после раскрытия мандибул особью, у которой выпрашивают, и выделения ею жидкого содержимого зобика. Самцы и зимующие самки демонстрируют грубую форму выпрашивания. При этом репродуктивные особи поодиночке или группой крепко обхватывают передними и средними ножками голову и грудь рабочей особи и удерживают последнюю до полного опорожнения зобика. Выпрашивание не всегда завершается кормлением.

11.8. Предложение корма. При предложении корма оса приближается к другой особи с каплей содержимого зобика, повисшей на мандибулах. Партнер принимает корм или же уклоняется от контакта. Предлагают корм прилетающие фуражиры, а также подчиненные особи в ответ на длительный и агрессивный контакт с ними. Доминантные особи предлагают корм при попытке отогнать субординату, охраняющую ячейку со своим недавно отложенным яйцом (Russina *et al.*, 1993), а так же перед активизацией субординат на фуражировку.

Как видно из краткого описания поведенческого репертуара, целый ряд действий, в неодинаковой мере встречается у разных видов, особей разных каст. Отмеченные межвидовые отличия нуждаются в более детальном анализе.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гречка Е. О. Поведение осы *Polistes gallicus* L. (Vespidae) на гнезде во время дождя // Вест. зоол. – 1979. – № 6. – С. 91–92.
- Гречка Е. О. Количественное изучение поведения общественной осы полистес // Поведение животного в сообществах: Материалы III Всес. конф. по поведению животных. – Т. 2. – М., 1983. – С. 138–141.
- Гречка Е. О., Русина Л. Ю. Сравнительное изучение экологии и поведения ос-полистов в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. – Л., 1990. – С. 63–68.
- Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. – М.: Наука, 1978. – 304 с.
- Русина Л. Ю. Манипулирование с доставленным грузом у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) // Вест. зоол. – 1999. – Т. 33, № 1–2. – С. 103–108.
- Русина Л., Бейко А., Смирнова М. Поведение самок-основательниц у ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae) в Черноморском заповеднике // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Зб. матеріалів конф. – Кієв, 1998. – С. 234–235.
- Русина Л. Ю., Гречка Е. О. Жизненный цикл осы *Polistes chinensis* в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. – СПб, 1993. – С. 157–167.
- Carpenter J. M. Phylogenetic relationship and the origin of social behavior in the Vespidae // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell University Press, 1991. – P. 7–32.
- Dani F. R., Cervo R., Turillazzi S. Preliminary observations on abdominal stroking behaviour in *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) // Biology and evolution of social insects / J. Billen (ed.). – Leuven University Press, 1992. – P. 281–285.
- Downing H. A., Jeanne R. L. Correlation of season and dominance status with activity of exocrine glands in *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // J. Kansas Entomol. – 1983. – № 56. – P. 387–397.
- Downing H. A., Jeanne R. L. Communication of status in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // Z. Tierpsychol. – 1985. – № 67. – P. 78–96.
- Evans H. E. The evolution of social life in wasps // 10<sup>th</sup> Int. Congr. Ent. – 1958. – Vol. 2. – P. 449–457.
- Gamboja G. J., Dew H. E. Intracolony communication by body obstructions in the paper-wasp, *Polistes metricus* // Insectes Sociaux. – 1981. – V. 28. – P. 13–26.
- Gould W. P., Jeanne R. L. *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae) as control agent for lepidopterous cabbage pests // Environ. Entomol. – 1984. – V. 13. – P. 150–156.
- Gyllapsy J. E. Management of polistes wasps for caterpillar predation // Southeast. Entomol. – 1979. – 4. – P. 334–350.
- Gadagkar R. Belonogaster, Mischozytarrus, Parapolibia, and Independent-founding Ropalibia // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell University Press, 1991. – P. 149–190.
- Gervet J. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) // Insect soc. – 1964. – № 11. – P. 343–382.
- Hamilton W. D. The evolution of altruistic behavior // Amer. Nat. – 1963. – № 97. – P. 354–356.

- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour. I // J. Theor. Biol. – 1964a. – № 7. – P. 1–16.
- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behaviour. II // J. Theor. Biol. – 1964b. – № 7. – P. 17–52.
- Heinze J., Lipski N., Holldobler B. Reproductive competition in colonies of the ant *Leptothorax gredleri* // Etology. – 1992. – № 90. – P. 265–278.
- Jeanne, R. L. Polyethism // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell University Press, 1991. – P. 389–425.
- Pardi L. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.) // Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna. – 1942. – № 14. – P. 1–106.
- Pardi L. Dominance order in *Polistes* wasps // Physiol. Zool. – 1948. – 21. – P. 1–13.
- Post D. S. Jeanne R. L. Colony defense against ants by *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Wisconsin // J. Kansas Entomol. Soc. – 1981. – № 54. – P. 599–615.
- Post D. C., Jeanne R. L., Erickson H. E. Variation in behavior among workers of the primitively social wasp *Polistes fuscatus variatus* // Interindividual Behavioral Variability in Social Insects / R. L. Jeanne (ed.). – Westview, Boulder, CO, 1988. – P. 283–321.
- Röseler P.-F. Reproductive competition during colony establishment // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell University Press. – 1991. – P. 309–335.
- Russina L. Yu., Vishnyakova O. A., Laricheva E. N. Egg-laying and aggressive behaviour in three species of *Polistes* // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. – СПб, 1993. – С. 103–109.
- Russina L. Seasonal variations of subordinates egg-laying behaviour in three *Polistes* species // Les Insectes Sociaux: Abstracts of 12<sup>th</sup> Congress of the International Union for the study of Social Insects. – Paris, 1994. – P. 332.
- Russina L., Nitochko M. Plasticity of some characteristics in *Polistes dominulus* // 16 Soziale Insekten IUSSI. – Tagung. Graz, 1997. – P. 79.
- Strassmann J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses // Florida Entomol. – 1981a. – № 64. – P. 74–88.
- Theraulaz G., Gervet J., Semenov Tian-Chanski S. Social regulation of foraging activities in *Polistes dominulus* Christ: a systemic approach to behavioural organization // Behaviour. – 1991. – № 116. – P. 293–320.
- Turillazzi S., Ugolini A. Rubbing behavior in some European *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. (N. S.). – 1979. – № 13. – P. 129–142.
- West-Eberhard M. J. The social biology of polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan. – 1969. – 140. – P. 1–101.
- West-Eberhard M. J. The evolution of social behavior by kin selection // Quart. Rev. Biol. – 1975. – № 50. – P. 1–33.
- West-Eberhard M. J. Poligyny and the evolution of social behavior in wasps // J. Kansas Entomol. Soc. – 1978. – № 51. – P. 832–856.
- West-Eberhard M. J. Intragroup selection and the evolution of insect societies // Natural selection and social behavior: recent research and new theory / R. D. Alexander, W. D. Tinkle (eds.). – New York: Chiron, 1981. – P. 3–17.
- West-Eberhard M. J. Introduction // The Social Biology of Wasps / K. G. Ross, R. W. Matthews (eds.). – New York: Cornell University Press. – 1991. – P. 1–4

Херсонский государственный университет

L. Yu. RUSINA

**BEHAVIOUR REPERTORY OF THREE SPECIES OF POLISTES WASPS  
(HYMENOPTERA: VESPIDAE) FROM THE LOWER PRIDNEPROVYE**

*Kherson State Pedagogical University*

**S U M M A R Y**

A description of behaviour on the nest of three species of *Polistes* wasps is given.