

На правах рукописи

ЯКОВЛЕВ
Иван Константинович

**ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ В СЕМЬЕ
РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ИМАГИНАЛЬНОГО
ОНТОГЕНЕЗА**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2010

Работа выполнена в лаборатории поведенческой экологии сообществ
Учреждения РАН Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
Резникова Жанна Ильинична

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
Мордкович Вячеслав Генрихович
(ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск)

кандидат биологических наук
Гилёв Алексей Валерьевич
(Институт экологии растений и
животных УрО РАН, г. Екатеринбург)

Ведущее учреждение:

Институт биологии развития им.
Н.К. Кольцова РАН (г. Москва)

Защита диссертации состоится 7 декабря 2010 года в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.
Факс: (383)2170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан: « » ноября 2010 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Семьи общественных насекомых являются примером сложно организованных надорганизменных систем. Исследование функциональной организации таких систем является фундаментальной общебиологической проблемой, которая представляет существенный интерес и для других областей науки, занимающихся процессами самоорганизации. Ключевым принципом функционирования семей эусоциальных видов (как позвоночных, так и беспозвоночных) является первичное разделение функций между кастами половых и рабочих особей. Разделение труда между рабочими соответствует сложности выполняемых задач. Для муравьев хорошо исследованы ситуации, когда функции, выполняемые рабочими, связаны с морфологической кастовой изменчивостью: специфическая форма челюстей, головы, существенные различия в размерах (обзоры: Кипятков, 2007; Hölldobler, Wilson, 1990). Однако у многих видов, в том числе, у таких высоко социальных как рыжие лесные муравьи, разграничение функций основано только на различиях в поведении.

Вопросы об этологических механизмах разделения труда у подобных видов муравьев были поставлены еще в 30-х годах прошлого столетия, и интерес к ним неуклонно возрастал. Особенное внимание исследователей привлекали рыжие лесные муравьи, с их огромными семьями и надсемейными структурами - колониями и федерациями - насчитывающими миллионы особей. Были экспериментально выявлены функциональные группы в семьях рыжих лесных муравьев (Oekland, 1931; Kill, 1934; Dobrzanska, 1959), исследованы принципы их работы на территории (Длусский, 1965, 1967; Захаров, 1972, 1991; Rosengren, 1971), получены данные о возрастном полиэтизме (Rosengren, 1977), продемонстрирована роль индивидуальных иерархических отношений в работе внутрисемейных группировок (Захаров, 1974). Однако, принципы организации семьи общественных насекомых оставались невыясненными, и это в особенности относилось к высоко социальным видам (Длусский, 1984). Такое положение сохранилось до недавнего времени. Попытки объяснить общие принципы организации сообществ путем экстраполяции представлений, полученных на видах муравьев с маленькими семьями (Robinson, et al., 2009) не могут считаться успешными. Как правило, рабочие в таких семьях эквипотенциальны, то есть, легко переключаются на любую работу. Важное свойство, отличающее функциональную организацию семей у высоко социальных видов - это стабильное разграничение функций и постоянство индивидуального состава рабочих групп муравьев, осуществляющих совместную деятельность длительное время (до нескольких дней и даже недель). На этой основе работает сложная система коммуникации, основанная на дистантном наведении и существенных когнитивных различиях между разведчиками и фуражирами (Резникова, Рябко, 1990; Reznikova, 2008). На той же основе функционирует система дробного разделения труда ("профессиональной" специализации), описанная для одной из функциональных групп у *Formica s.str.* Группа сборщиков пади у этих видов включает "пастухов", "сторожей", "разведчиков" и "транспортировщиков". При этом, возраст является не основным фактором, влияющим на выбор муравьем "профессии" (Резникова, Новгородова, 1998 а, б).

До сих пор оставались невыясненными этологические механизмы не только "профессиональной" специализации, но и разделения муравьев на основные функциональные группы. Можно полагать, что у таких высоко социальных видов, как рыжие лесные муравьи, функциональная и более глубокая "профессиональная"

специализация основаны на сочетании психофизиологических и когнитивных характеристик, таких как уровень агрессивности, способность обучаться избегать опасности или решать определенные поисковые задачи. Однако, связь этих характеристик с выполняемыми функциями до сих пор не была исследована, а вопрос о роли индивидуума в функционировании семьи высоко социальных видов муравьев практически не изучался.

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить на индивидуальном уровне поведенческие характеристики и сценарии их развития в имагинальном онтогенезе, лежащие в основе функциональной специализации в семье рыжих лесных муравьев.

Были поставлены следующие задачи:

1. Разработать экспериментальные методики, дающие возможность выявить характер развития основных форм поведения муравьев в имагинальном онтогенезе.
2. Выявить различия в поведении представителей разных функциональных групп в семьях рыжих лесных муравьев и оценить индивидуальную вариабельность в поведении муравьев сходного возраста.
3. Исследовать возрастные особенности проявления различных форм поведения муравьев и изучить вклад индивидуального опыта и наследственно обусловленных реакций в развитие поведения муравьев с разной функциональной принадлежностью.
4. Изучить связи между специализацией муравьев в семье и такими ключевыми поведенческими и когнитивными характеристиками особей как сценарии развития агрессивного поведения, характером исследовательской активности, способностями к избеганию опасности и к накоплению опыта.

Научная новизна и значение полученных результатов. Этологические механизмы функциональной организации семей рыжих лесных муравьев впервые исследованы на индивидуальном уровне, на основе развития ключевых форм поведения в имагинальном онтогенезе. Для этого разработана и применена методика исследования “наивных” (выращенных в лаборатории) муравьев с датированным возрастом. В сочетании с полевыми экспериментами и применением системы оригинальных поведенческих тестов, часть которых разработана автором или впервые им адаптирована для подобных исследований, такой подход позволил проследить, как поведение муравьев меняется на разных стадиях имагинального онтогенеза и оценить роль предположительно врожденных поведенческих стереотипов, индивидуального и социального опыта в “профессиональном” становлении муравьев. Впервые экспериментально показано, что к муравьям может быть применено понятие, получившее в этологии название “personality” (“индивидуальность”), ранее относящееся только к позвоночным животным (Stevenson-Hinde et al., 1980; Gosling, 2008), и определены основные индивидуальные характеристики, важные для выбора и закрепления за муравьями определенных функций.

Полученные результаты приводят к новому взгляду на принципы организации семьи общественных насекомых, основанному на концепции сочетания поведенческой, когнитивной и социальной специализаций в сообществах животных, предложенной Ж.И. Резниковой (Reznikova, 2007): (1) поведенческая специализация в семье рыжих лесных муравьев основана на различиях в

комплексах поведенческих черт, постоянно сочетающихся между собой. Сопряженное проявление поведенческих особенностей, получившее в поведенческой экологии название “поведенческого синдрома” (Sih et al., 2004), или “социо-экологического синдрома признаков” (Чабовский, 2006) для муравьев описано в работе впервые; (2) когнитивная специализация у рыжих лесных муравьев оказалась тесно связанной со сценарием развития агрессивного поведения в имагинальном онтогенезе; (3) социальная специализация рабочих особей в семье рыжих лесных муравьев сопряжена с реализацией специфических поведенческих и когнитивных свойств, таких, как уровень агрессии, специфика исследовательской активности, способность избегать опасности и накапливать опыт. Полученные результаты позволяют выявить ранее неизвестные аспекты роли индивидуума в сообществе и выделить перспективные направления в изучении принципов функционирования надорганизменных систем.

Новые представления о “профессиональной ориентации” муравьев на основе специфического сочетания индивидуальных поведенческих свойств и сценария их развития в онтогенезе могут найти применение в самых различных областях науки и практической деятельности, так или иначе связанными с вопросами разнокачественности и специализации элементов системы - от теоретических и практических вопросов этологии (включая этологию человека) до робототехники.

Разработанные методы изучения различных поведенческих свойств у муравьев в разном возрасте могут широко применяться в энтомологических исследованиях, в частности, для исследования этапной организации имагинального онтогенеза у насекомых с полным превращением, для изучения физиологических механизмов агрессии у насекомых, разработки подходов к управлению их поведением и численностью.

Представленные результаты используются в курсах этологии и поведенческой экологии, читаемых в Новосибирском государственном университете. Полученные в диссертации сведения о закономерностях организации семей у рыжих лесных муравьев находят применение в практической работе, связанной с организацией муравьиных заказников в Новосибирской области.

Положения, выносимые на защиту. С помощью оригинальных экспериментальных методов выявлены поведенческие характеристики, лежащие в основе разделения муравьев на основные функциональные группы: уровень и возраст проявления агрессивности, специфика исследовательской активности, отношение к опасности и способность накапливать опыт. Есть основания полагать, что, приступая к внегнздовой деятельности, муравьи с низким уровнем агрессивности, избегающие опасных столкновений и проявляющие склонность накапливать соответствующий опыт, становятся сборщиками пади. Особи с ранней манифестацией агрессии и высоким ее уровнем, не избегающие врагов и хищников – более того, по-видимому, в принципе не способные обучаться избегать опасности – специализируются как охотники и охранники. Строгого возрастного полиэтизма у рыжих лесных муравьев не выявлено: возраст, в котором они приступают к выполнению различных работ вне гнезда, весьма широко варьирует.

Для проявления ключевых форм поведения, лежащих в основе разделения функций в семье рыжих лесных муравьев, индивидуального опыта практически не требуется. Есть основания полагать, что в процессе “профессиональной ориентации” муравьев приобретение навыков необходимо для формирования исследовательских предпочтений, обучения избеганию опасности у сборщиков

пади, “шлифовки” тактик взаимодействия с “врагами”, которые различны для охотников и охранников, а также уточнения “образа врага”, который на ранних стадиях имагинального онтогенеза проявляется в виде обобщенного шаблона.

Публикация результатов исследований. По результатам исследований опубликовано 19 печатных работ, из них 3 в журналах, входящих в список ВАК; одна статья принята к печати.

Апробация работы. Материалы и основные положения диссертации были представлены на Международных научных студенческих конференциях “Студент и научно-технический прогресс” (Новосибирск, 2005, 2006), на XII и XIII Всероссийских мирмекологических симпозиумах “Муравьи и защита леса” (Новосибирск, 2005; Нижний Новгород, 2009), на Симпозиумах стран СНГ по перепончатокрылым насекомым (Москва, 2006; Санкт-Петербург, 2010), на 30-й и 31-й Международных этологических конференциях (Галифакс, 2007; Ренн, 2009), на IV Европейской конференции по поведению животных (Дижон, 2008), на Центрально-европейских мирмекологических симпозиумах (Сегед, 2007; Мюнхен, 2009), на IX Европейском энтомологическом конгрессе (Будапешт, 2010) и на VIII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока (Новосибирск, 2010). Работа обсуждалась на исследовательском семинаре лаборатории сравнительной физиологии в Институте биологии развития РАН (сентябрь, 2010).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Общий объем рукописи составил 115 страниц машинописного текста. Диссертация содержит 25 рисунков, 14 фотографий и 8 таблиц. Список литературы включает 155 источников.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЗДЕЛЕНИЕ ТРУДА В СЕМЬЯХ ОБЩЕСТВЕННЫХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Проанализирована классическая и современная литература, посвященная основным вопросам разделения функций в семьях общественных перепончатокрылых насекомых. Рассмотрена роль возрастного и морфологического полиэтизма в разделении функций в семье (Радченко, 1984; Hölldobler, Wilson, 1990; O'Donnell, 2001). Проведен обзор данных по поведенческой специализации рабочих особей у ос (Русина, 1999; O'Donnell, Jeanne, 1990; Chandrashekara, Gadagkar, 1991; Tibbets, 2004), у пчел (Радченко, Песенко, 1994; Heinrich, 1976; Kolmes, 1985), у муравьев (Dobrzanska, 1959; Schmid-Hempel, 1984). Рассмотрены физиологические и генетические предпосылки, лежащие в основе поведенческих различий между рабочими в семьях общественных перепончатокрылых (обзоры: Robinson et al., 2005; Page et al., 2006). Особое внимание уделено разделению функций и роли индивидуума в семьях высоко социальных видов муравьев, таких как *Formica s. str.* (Длусский, 1984). Для этих видов показаны существенные различия в когнитивном потенциале рабочих особей, лежащие в основе системы коммуникации и глубокого профессионального разделения труда (Резникова, Рябко, 1990; Резникова, Новгородова, 1998 а; Reznikova, 2007, 2008). В главе детально рассмотрены схемы имагинального онтогенеза поведения муравьев *Formica s. str.*, включающие импринтинг (Jaisson, 1975; Le Moli, Mori, 1982), врожденное узнавание стимулов с последующей дотипической постройкой поведения (Резникова, Новгородова, 1998 б), приобретение индивидуального

(Резникова, Васильева, 1987; Fourcassie, Traniello, 1992) и социального опыта (Резникова, 2007). Вопросы, касающиеся роли развития поведения в имагинальном онтогенезе и связи между определенными поведенческими и когнитивными характеристиками и выбором “профессии” для муравьев оставались практически неизученными.

ГЛАВА 2. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в 2005-2010 гг. (после отработки методик в 2003-2004 гг.), в лабораторных и полевых условиях на рыжих лесных муравьях *Formica aquilonia* Yarrow и *F. polyctena* Förster. Материал для создания лабораторных семей и групп муравьев собирали из гнезд (D=90-150, d=70-90, H=60-90, h=30-50 см; 3-5 фуражировочных дорог), располагающихся в смешанных разнотравных лесах новосибирского Академгородка, и из сходного размера гнезд комплекса *F. aquilonia*, располагающегося в мелколиственном лесу с преобладанием березы в окрестностях п. Железнодорожный (Новосибирский район, Новосибирская область). Данный комплекс, насчитывающий около 100 муравейников, более 20 лет функционирует как «Памятник природы» под эгидой ИСиЭЖ СО РАН. Полевые эксперименты проводили на территории тех же гнезд муравьев.

В основу методического подхода положено изучение индивидуального поведения муравьев с применением набора тестов, моделирующих природные ситуации. Развитие поведения в имагинальном онтогенезе изучали с помощью депривационных экспериментов, сравнивая поведение “наивных” (выращенных в лаборатории) особей с поведением муравьев, взятых из естественных гнезд.

В разных сериях опытов в качестве модельных тест-объектов использовали: (1) хищных жуужелиц *Pterostichus magus* Esch. и *P. oblongopunctatus* F. как топических конкурентов рыжих лесных муравьев, неизменно вызывающих у них агрессивные реакции (Дорошева, Резникова, 2006а); (2) чучело птицы – в качестве источника опасности и потенциального хищника муравьев; (3) личинок сирфид как естественных врагов тлей, использующих “активную защиту” (склеивание липким секретом - см.: Гаврилюк, 2009) и тем самым вызывающих у муравьев негативный опыт столкновений; (4) лабораторную установку с разными предметами, имитирующими природные объекты, для изучения исследовательского поведения муравьев. Всего проведено 912 тестов с разными особями, общее время тестирования составило 160 часов, а общее время остальных наблюдений - около 310 часов. Наблюдения и опыты сопровождались индивидуальным и групповым мечением муравьев (всего около 2500 особей). Отметим, что территориальное агонистическое поведение (“защитная агрессия”) муравьев исследовалось нами по отношению к представителям других семейств, а не к особям своего же вида, что несколько отличается от общепринятого подхода к изучению агрессии у животных (Кудрявцева, 2004) и, в частности, у насекомых (Dyakonova et al., 1999). Дело в том, что для муравьев продемонстрировано сходство комплекса агрессивных реакций, использующихся в межвидовых и внутривидовых конфликтах, направленное на удаление противника с территории, и резко отличающееся от хищнического (пищевого) поведения наличием специфических поз и демонстраций (Резникова, 1980; Reznikova, 2007).

Сравнение поведения членов разных функциональных групп. В серии экспериментов сравнивали поведение внегнездовых рабочих разной функциональной принадлежности, взятых из естественных условий. Для этого

использовали три контрольные, переселенные в лабораторию, семьи (по 500-1500 рабочих с самкой и расплодом) и восемь дополнительных контрольных групп (по 50-100 особей), взятые из тех же гнезд. Охранников собирали в лаборатории у входов и с крышки формикария, пронося над ними препаровальную иглу и отбирая наиболее агрессивно нападающих муравьев (метод см.: Новгородова, 2009). Сборщиков пади собирали в природе с колоний тлей. Охотников отбирали также в естественных условиях, на фуражировочных дорогах, из особей, несущих добычу в гнездо. Для выделения функциональной группы разведчиков требуются отдельные эксперименты (Резникова, Новгородова, 1998 а; Reznikova, 2008), поэтому в данной работе они не исследовались.

Развитие поведения муравьев в имагинальном онтогенезе изучали с помощью депривационного эксперимента. Для этого создали 4 “наивные” семьи, состоящие из особей (от 300 до 800), выращенных из куколок и лишенных опыта общения с взрослыми особями, жертвами, врагами и прочими стимулами. По мере выхода из коконов в контрольной семье, муравьев метили групповой (возрастной) меткой и переносили на отдельную арену в формикарий с самкой и расплодом. Таким образом формировали семьи “наивных” муравьев разновозрастного состава, и что особенно важно - с датированным возрастом каждого индивидуума. Чтобы оценить вклад индивидуального опыта и предположительно врожденных компонент поведения, принимающих участие в специализации рабочих, сравнивали поведение муравьев, принадлежащих к одной и той же функциональной группе, из наивных и контрольных семей. Представителей функциональных групп в наивных семьях выделяли на основе наблюдений и составления этограмм, из индивидуально меченых особей, выполнявших определенную работу вне гнезда не менее 1 недели. Сборщиков пади выделяли, выставляя на арену в сосудах с водой побеги осины и березы с колониями тлей. Охранников определяли по методике, описанной для контрольных семей. Наивных “охотников” (активных фуражиров) собирали из особей, активно исследующих арену и не участвующих в работе на колониях тлей. Возраст наивных рабочих во всех группах был сходным (5-11 недель после выхода из куколки) и соответствовал физиологически зрелому для данной группы видов (Billen, 1982). В тестах с личинками сирфид использовалась группа перезимовавших в лаборатории наивных охотников (возрастом более 1 года).

Исследование реакций муравьев по отношению к “врагам” (жукелицам) проводили методом попарного ссаживания. В тестировании участвовали группы сборщиков пади, охранников и охотников из контрольных (по 20, 40 и 20 особей в группе, соответственно) и наивных (по 20, 15 и 25 особей) семей. Муравья с помощью кисточки помещали на арену (15x15x2 см) и спустя 2-3 мин на ту же арену помещали жука. Фиксировали последовательность и продолжительность поведенческих реакций муравья в течение 10-15 минут. Различия в частоте нападений на жука (выраженной в процентах от общего количества контактов муравья с жуком) между двумя группами муравьев выявляли с помощью t-критерия Стьюдента. Различия во встречаемости отдельных реакций (доле особей группы, использующих реакцию, %) - с помощью критерия хи-квадрат с поправкой Йейтса (Лакин, 1990). Для сравнения бюджетов времени применяли непараметрический критерий Вилкоксона.

Исследование способности муравьев избегать опасности при посещении колоний тлей. В лабораторных опытах использовали чучело большой синицы *Parus major* L., которое подносили к муравью, клювом вперед, на расстояние около

1 см и фиксировали реакции муравья. Сравнивали поведение сборщиков пади и охранников (по 30 особей) из контрольных семей. Для этого группы муравьев (по 200-300 особей), взятые из контрольной семьи, заселяли на отдельные лабораторные арены с колониями тлей. Спустя несколько дней сборщики пади стабильно работали на колониях тлей. Охранники пребывали в положении покоя или настороженной позе, не контактируя с тлями. В это время приступали к тестированию муравьев. В отдельных опытах сравнивали группы сборщиков пади из контрольных (30 особей) и наивных (96 особей) семей. Достоверность различий в поведении групп определяли с помощью критерия хи-квадрат.

В полевых опытах выявляли, насколько избирательной является реакция муравьев, посещающих колонии тлей, на чучело птицы, по сравнению с имитациями разной степени сходства. Полевые эксперименты проводили на молодых осинах с колониями тлей рода *Chaitophorus* Koch., посещаемых муравьями *F. aquilonia*. На колонии тлей случайным образом выбирали муравья и предъявляли на расстоянии около 1 см один из следующих объектов: (№1) шариковая ручка (30 особей); модели конической формы (10х5 см): (№2) светлая (29 особей), (№3) темная (26 особей), (№4) светлая с нарисованным клювом и “глазами” из бусин (30 особей); чучело синицы (24 особей). Объекты сравнивали попарно по встречаемости различных реакций муравьев с помощью точного теста Фишера (Урбах, 1975).

Реакции муравьев на естественных врагов тлей (личинки сирфид) исследовали методом попарного ссаживания. В тестировании участвовали группы сборщиков пади (37 особей) и охотников (20 особей) из контрольной семьи и группа наивных охотников (16 особей возраста более года). Из них в повторных тестах с личинкой сирфиды принимали участие, соответственно, 8, 8 и 12 особей. Муравьев по одному помещали в контейнер (20х8х4 см) и, спустя 2-3 мин, предъявляли личинку сирфиды. Поведение насекомых фиксировали в течение 10 мин после первого контакта. Агрессивность контактов муравьев с личинкой оценивали в баллах. Попарно сравнивали среднее, за сеанс взаимодействия, значение балла у разных групп муравьев с помощью t-критерия Стьюдента.

Характер исследовательского поведения муравьев оценивали с помощью установки, впервые примененной Ж.И. Резниковой (1983) в полевых экспериментах и адаптированной нами для лабораторных условий. Изучали поведение контрольных групп сборщиков пади, охранников и охотников (соответственно, по 20, 19 и 20 особей) и наивных сборщиков пади и охранников (по 20 особей). Муравьев по одному помещали в круглый контейнер (25х25х15 см) с предметами, имитирующими природные объекты. Толщу травостоя представляла пенопластовая платформа (45х10х20 мм) с воткнутыми в нее трубочками (50х1х1 мм), вертикальная пластина (45х20 мм) имитировала ствол дерева или возвышенность, а приподнятая над поверхностью на 3 мм горизонтальная пластина (45х20 мм) – опад или природное укрытие. Продолжительность пребывания особи на предметах фиксировали в течение 10 мин. Различия в бюджетах времени посещения предметов выявляли с помощью непараметрического критерия Вилкоксона.

Исследование формирования агрессивных реакций муравьев в имагинальном онтогенезе. По описанной выше методике попарно ссаживали “врагов” (жужелиц) и представителей трех возрастных групп наивных муравьев: 1-2 недели (27 особей, взятые из гнезда), 3-5 недель (20 особей, взятых около гнезда и на арене) и 7-11 недель (25 особей, активно исследовавших арену). В качестве

контрольной группы исследовали охранников, взятых из контрольной семьи (40 особей).

Исследование связи выполняемых функций с возрастом муравьев. В 2009 г. проводили детальные наблюдения за распределением функций у муравьев из наивной семьи (численностью 300-400 рабочих, с самкой и расплодом). Рабочих метили индивидуальными метками и фиксировали возраст, в котором они приступают к относительно постоянному (не менее 1 недели) выполнению задач: охрана гнезда (20 особей), сбор пади тлей (53 особи). Отмечали продолжительность выполнения этих функций каждым муравьем. Сравнения проводили путем построением гистограмм. Различия между группами выявляли с применением непараметрического критерия Вилкоксона.

Развитие реакций на “образ врага” в имагинальном онтогенезе муравьев. В основе схемы экспериментов лежит представление о видотипическом “образе врага” (Tinbergen, 1951). Ранее выявлено, что рыжие лесные муравьи распознают своих конкурентов - хищных жужелиц - по ряду характерных признаков, составляющих “образ врага” (Дорошева, Яковлев, Резникова, 2010). В экспериментах живые жуки успешно заменяются моделями с данными признаками (Дорошева, Резникова, 2006 б). Мы использовали 4 варианта плоских моделей (7×15 мм), выполненных из замши. Три из них повторяли контур жука: белая, темная и темная, несущая выросты (“ноги” и “антенны”); и одна темная модель была несимметричной формы. Муравьев тестировали индивидуально на аренах (15×15 см). На первом этапе муравей взаимодействовал с живой подвижной жужелицей, затем ему в случайном порядке предъявляли, по одной, модели, передвигаемые с помощью нитки со скоростью 6-7 см/с. Сеансы взаимодействия муравья с каждым объектом продолжались 15 мин, с перерывами по 5-15 минут.

Сравнивали поведение двух групп муравьев (по 20 особей): недифференцированная группа наивных муравьев 3-5-недельного возраста (взятых около гнезда и на арене) и группа охранников из контрольной семьи. Попарно сравнивали реакции на модели, отличающиеся каким-либо признаком (цветом, формой, наличием “конечностей”). Достоверность различий во встречаемости (доле особей группы, использующих реакцию, %) агрессивных реакций в поведенческом репертуаре муравьев определяли с помощью точного теста Фишера.

ГЛАВА 3. РАЗЛИЧИЯ В ПОВЕДЕНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ГРУПП В СЕМЬЯХ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Многие авторы отмечали существенные поведенческие различия между рабочими в семьях муравьев рода *Formica*. Связь функций с поведенческими особенностями муравьев рассматривалась с позиции индивидуальных различий в уровнях активности и возбудимости рабочих (Dobrzanska, 1959; Horstmann, 1978), эффективности выполнения работ (Sakagami, Hayashida, 1962; Харьков, 1998), иерархическом статусе особей (Захаров, 1981; Богатырева, 1986), а у видов с функциональной и наиболее глубокой “профессиональной” специализацией – с постоянными ролями в семье (Длусский, 1984; Резникова, Новгородова, 1998 а). Однако, комплексного исследования поведенческих различий между рабочими разной функциональной принадлежности не проводилось. В данной главе исследуется специфика поведения членов разных функциональных групп в семьях рыжих лесных муравьев: сборщиков пади, охотников и охранников. Муравьев помещали в различные экспериментальные ситуации, симулирующие

столкновения с конкурентами и естественными врагами, а также изучали специфику их исследовательской активности, используя предметы, моделирующие естественную обстановку.

3.1. Поведение представителей разных функциональных групп при столкновениях с “врагами” (хищными жужелицами)

У муравьев из контрольных семей выделено 10 реакций и последовательностей поведения, реализуемых при встречах с топическими конкурентами. Агрессивные контакты муравьев с жужелицами включали: (1) выпад, (2) преследование, сопровождавшееся выпадами и короткими укусами, (3) агрессивное контактное обследование - муравей забирается на жука, покусывает и ощупывает его с раскрытыми жвалами, (4) короткий укус, длящийся не более 5 с, (5) продолжительный укус, длящийся 5 с и более, (6) “мертвая хватка” - муравей вцепляется в жука жвалами, обхватывает его ногами, сам не отпускает жука более 1 мин. К неагрессивному поведению муравьев относили: (7) ощупывание жука антеннами, (8) дистантное обследование – муравей обходит вокруг жука, поворачивается в сторону или останавливается, (9) игнорирование, (10) избегание жука.

Наиболее агрессивно на жуков реагировали охранники и охотники, нападая на них почти с одинаково высокой частотой (73.9 ± 3.7 и $78.3 \pm 2.5\%$ нападений). При этом для охранников в значительно большей степени было характерно поведение, направленное на захват, удержание и обездвиживание “врага”. Продолжительные укусы демонстрировали 73% охранников, а “мертвую хватку” - 20%. В последнем случае жужелицы вступали в схватку и зачастую повреждали или убивали муравьев. В группе охотников эти показатели оказались существенно ниже (35 и 0%, соответственно; $p < 0.05$). Тактика поведения охотников была менее опасной для них, чем у охранников, и состояла в том, чтобы прогнать (а не обездвижить или убить) “врага”. В столкновениях с жуком они значимо больше времени, по сравнению с охранниками, проводили в преследовании и агрессивном обследовании жука (рис. 1). Данная тактика муравьев вызывала у жука реакцию замирания или ускорение движения. Сборщики пади проявляли наименьший уровень агрессивности, нападая на жуков в 2.5 раза реже, чем охранники и охотники ($28.7 \pm 6.4\%$; $p < 0.001$). Большая часть времени взаимодействия с конкурентом у представителей этой группы приходилась на “мирные” контакты, включающие ощупывание, дистантное обследование, а также на игнорирование или активное избегание жука (рис. 1). Важно отметить, что реакции избегания были обнаружены только в группе сборщиков пади (65% особей) и включали повороты (более 90 градусов) и огибания муравьем жука и/или ускорение движения во время контакта или непосредственно перед ним для предотвращения столкновения.

3.2. Поведение членов разных функциональных групп при встрече с объектом опасности

При встрече с объектом опасности (чучелом птицы) на колониях тлей муравьи демонстрировали поведенческие реакции, связанные с избеганием контакта (спрыгивание с ветки и перемещение по ней) или с агрессией: позы “настороже” и “агрессии” (с подгибанием брюшка), выпады, пробежки с раскрытыми жвалами (отметим, что все эти реакции входят и в репертуар внутривидового агонистического поведения). Реакции избегания у муравьев по отношению к нападающим на них птицам отмечено П. Хемигом: при появлении дятлов и синиц

на посещаемых муравьями деревьях усиливался поток падающих с них муравьев (Naemig, 1997). В наших лабораторных опытах большинство сборщиков пади при предъявлении им чучела птицы демонстрировали избегание опасности (63% особей), а в группе охранников, пребывавших на ветках с колониями тлей, таких особей оказалось 27% ($p < 0.01$).

В полевых экспериментах с чучелом птицы и моделями, имитирующими некоторые признаки птиц, помимо реакций избегания и агрессии, обнаружены исследовательские, социальные и нейтральные реакции сборщиков пади. По отношению к моделям птиц муравьи демонстрировали агонистическое поведение существенно реже, чем в отношении чучела птицы (для моделей: №1 – 13%, №2 – 36%, №3 – 46%, №4 – 47% особей и 79% особей для чучела птицы; $p < 0.05$; описание моделей см. гл. 2). Можно предполагать, что рыжие лесные муравьи опознают специфичные признаки своих потенциальных хищников (птиц, кормящихся в кронах) и избирательно реагируют на них.

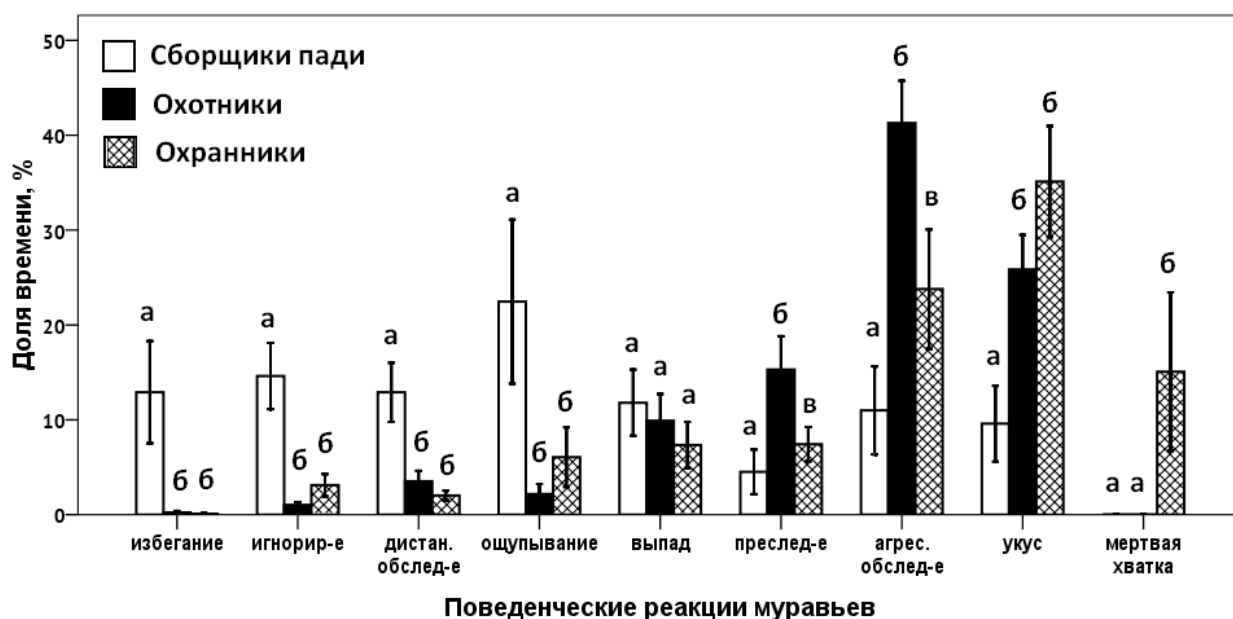


Рис. 1. Бюджеты времени взаимодействия с конкурентом (жужелицей) у разных групп муравьев (в долях от общего времени взаимодействия, %). Достоверные различия обозначены разными буквами ($p < 0.05$, Wilcoxon).

3.3. Реакции на естественных врагов тлей и накопление опыта у членов разных функциональных групп

Для анализа поведения использовали шкалу агрессивности (в баллах), расположив реакции муравьев по отношению к личинкам сирфид в порядке появления и возрастания агрессии: 1 – избегание, 2 – игнорирование, 3 – ощупывание антеннами, 4 – покусывание, короткий укус, 5 – продолжительный укус, “мертвая хватка”. Представители групп сборщиков пади и охотников из контрольной семьи показали сходный уровень агрессивности (2.88 ± 0.14 и 2.78 ± 0.14 баллов, соответственно). При нападении муравьев личинки проявляли защитную реакцию – выгибались головным концом в сторону муравья и выделяли из ротовой полости липкий секрет, что обездвиживало 90% муравьев на 1-7 мин (рис. 2).

Для того чтобы проверить, способны ли муравьи формировать реакцию избегания личинок сирфид после предшествующего негативного опыта, мы протестировали членов обеих групп повторно, спустя 1-3 суток. Оказалось, что

сборщики пади, имевшие негативный опыт контакта с личинкой, в повторном испытании вели себя значительно менее агрессивно (до: 2.99 ± 0.34 и после: 2.26 ± 0.45 баллов, $p < 0.05$), почти не нападая на личинку сирфиды. Для группы охотников наблюдалась обратная ситуация. После приобретения негативного опыта агрессивность охотников в повторном тесте была, на уровне тенденции, выше (до: 2.84 ± 0.11 ; после: 3.38 ± 0.87 баллов, $p = 0.13$).

Выявлена связь между агрессивностью и способностью избегать опасности, устойчивая для разных групп особей в семье муравьев, которую, используя принятые в этологии термины, можно назвать “поведенческим синдромом”. Можно полагать, что поведенческий синдром, проявляющийся у муравьев на ранних стадиях имагинального онтогенеза, соответствует их будущей принадлежности к определенной функциональной группе.



Рис. 2. Поведение насекомых при столкновении: (а) муравей кусает личинку сирфиды, (б) личинка “склеивает” муравья липким секретом, (в) муравей чистится.

3.4. Исследовательское поведение у представителей разных функциональных групп

Муравьи разной функциональной принадлежности из контрольных семей различались по уровню и специфике исследовательского поведения. Сборщики пади изучали предметы, имитирующие травостой и ствол дерева, значительно дольше охранников и охотников. Охранники же большую часть времени стояли в настороженной позе на предмете, имитирующем опад. Из трех групп охотники меньше всех исследовали предметы, и при этом они отличались самой высокой подвижностью (рис. 3).

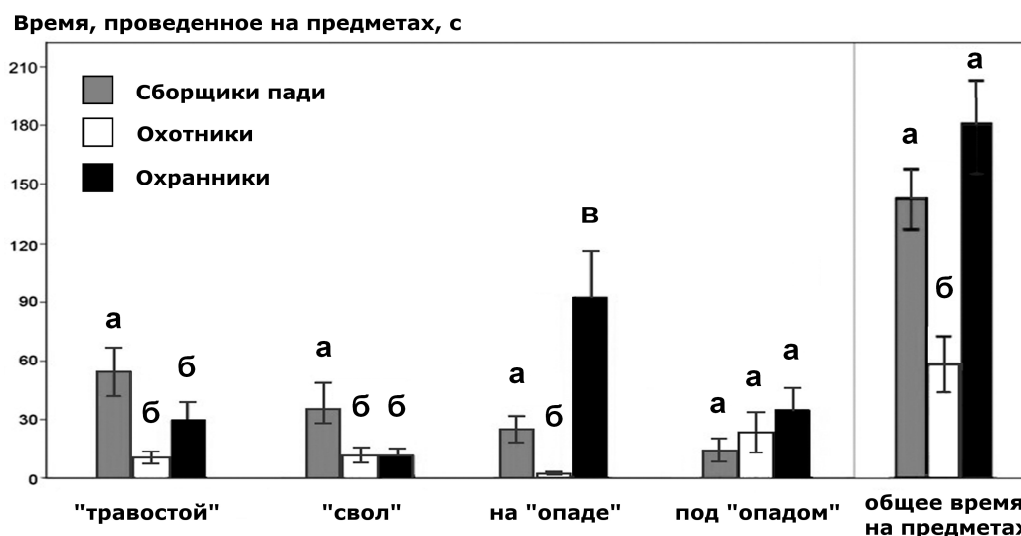


Рис. 3. Различия в исследовательском поведении между функциональными группами муравьев из контрольных семей. Достоверные различия обозначены разными буквами ($p < 0.05$, Wilcoxon).

В целом, сравнительный анализ поведения муравьев, взятых из контрольных семей, показал, что члены разных функциональных групп существенно различаются по соотношению в их поведенческом репертуаре реакций избегания опасности, агрессивных, исследовательских реакций, а также способности формировать реакцию избегания после негативного опыта столкновения с “врагом”.

ГЛАВА 4. РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА В ФОРМИРОВАНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ МУРАВЬЕВ

Развитие реакций на “врагов” у членов разных функциональных групп в имагинальном онтогенезе. Характер различий в агрессивности наивных рабочих, выполняющих в семье разные функции, по отношению к “врагам” (хищным жужелицам) почти полностью совпал с таковым, описанным для контрольных семей. Наивные охотники и охранники существенно чаще нападали на жука, чем наивные сборщики пади ($65,2 \pm 5,0$ и $62,9 \pm 4,9$ против $35,6 \pm 5,9\%$, соответственно; $p < 0.01$). Однако, тактики поведения наивных муравьев оказались иными, чем в контрольных группах. Так, частота нападений на “врага” у контрольной группы охотников была выше, чем в наивной группе ($78,3 \pm 2,5$ и $65,2 \pm 5,0\%$, соответственно, $p < 0.05$). При этом интересно отметить, что в поведенческом репертуаре наивных охотников присутствовала реакция “мертвой хватки” (у 36% особей группы). Это существенно отличало их поведение от тактики коротких укусов и преследований, используемой контрольной группой охотников с целью прогнать жука (подробнее см. в 3.1). Различия в поведении охранников из контрольной и наивной семей были менее существенны. Обе группы муравьев нападали на жука со сходной частотой ($73,9 \pm 3,7$ и $62,9 \pm 4,9\%$, соответственно). Вместе с тем, продолжительный укус и “мертвая хватка”, составляющие тактику захвата и удерживания “врага” и присущие представителям контрольной группы охранников, встречались - на уровне тенденции - реже в группе охранников из наивной семьи (73 и 47% для продолжительного укуса, $p = 0.053$; 20 и 0%, для “мертвой хватки”, $p = 0.063$).

Таким образом, наивные охранники не проявляли “мертвой хватки” и в целом реже вступали в продолжительные столкновения с “врагом” по сравнению с охранниками из контрольной семьи. Поведение наивных охотников, наоборот, было “на градус выше” требуемого, то есть подобно тактике захвата, применяемой охранниками из контрольных семей. Есть основания полагать, что если поведение охранников в естественных условиях направлено на самопожертвование, то для охотников необходимо приобретение опыта столкновений, чтобы сформировать специфичную тактику взаимодействия с “врагом”, позволяющую избегать опасных продолжительных контактов.

Развитие реакции избегания опасности у муравьев. Сравнивая реакции на потенциального хищника (чучело птицы) у сборщиков пади из наивной и контрольной семей, мы, на уровне тенденций, обнаружили, что наивные муравьи в меньшей степени способны избегать опасности - спрыгивать или убегать по ветке (45 и 63% особей, соответственно, $p = 0.076$). Возможно, что, сталкиваясь в кроне деревьев с птицами и наблюдая за реакциями сородичей, сборщики пади совершенствуют поведение избегания опасности.

Развитие поведения муравьев по отношению к естественным врагам тлей. Сравнивали поведение по отношению к личинке сирфиды в группах охотников из наивной и контрольной семей. Обнаружено, что в столкновениях с естественным

врагом тлей группа наивных охотников демонстрировала значительно более агрессивное поведение, чем контрольная группа (2.78 ± 0.14 и 3.69 ± 0.22 баллов, соответственно, $p < 0.05$). Интересно отметить, что только для наивных охотников отмечен переход от агонистического (прогнать “врага”) к хищническому поведению. Так, из 16 особей группы 4 наивных охотника хватали личинку и носили по контейнеру, а 2 из них личинку умерщвляли.

При повторном ссаживании с личинками сирфид, наивные охотники, как и охотники из контрольной семьи, проявляли такой же уровень агрессивности, несмотря на предшествующий негативный опыт (“склеивание” липким секретом) (до: 4.09 ± 0.17 ; после: 4.38 ± 0.19 баллов агрессивности, $p = 0.24$). Значит, в отличие от сборщиков пади, охотники, как в наивной, так и в контрольной семье, не способны накапливать негативный опыт и обучаться избегать опасности.

Особенности исследовательского поведения у членов разных функциональных групп из контрольных и наивных семей. Сопоставление особенностей исследовательской активности у представителей наивных и контрольных семей выявило существенные различия в поведении групп сборщиков пади и охранников. Наивные сборщики пади проводили большую часть времени под предметом, имитирующем опад, в укрытии, а сборщики пади из контрольной группы с одинаковым интересом обследовали все предметы (время, проведенное на “опаде”: 190 ± 46 и 24 ± 6 с, соответственно; $p < 0.05$). Поведение охранников из обеих семей было сходным, за исключением того, что члены контрольной группы дольше находились в настороженной позе на предмете “опад”, который воспринимали, по-видимому, как крышку лабораторного гнезда (92 ± 24 и 7 ± 2 с; $p < 0.05$).

В целом, депривационные эксперименты показали, что распределение рабочих на основные функциональные группы в семье рыжих лесных муравьев основано на существенных поведенческих различиях, проявляющихся уже на ранних стадиях имажинального онтогенеза - прежде всего, в уровне агрессии и в способности избегать опасности. Для их проявления практически не требуется индивидуального опыта. Приобретение навыков, по-видимому, необходимо для формирования исследовательских предпочтений муравьев, избегания опасности и “шлифовки” тактик взаимодействия с “врагами”, которые различны для охотников и охранников.

ГЛАВА 5. ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ МУРАВЬЕВ

Известно, что в семье рыжих лесных муравьев происходит возрастная смена функций рабочих. Однако, данные о возрастном полиэтизме у этой группы видов противоречивы. В работах Д. Отто (Otto, 1958, 1962) указывается возраст перехода рабочими от внутри- к внегнездовой деятельности около 40 дней, что связано с развитием максиллярных желез и овариев муравьев. Другими авторами отмечались существенные вариации в возрасте, в котором рабочие покидают гнездо (от 4-5 дней до 2-3 недель), а также зависимость его от размера семьи. В семьях меньшей численности рабочие покидают гнездо раньше (Göetsch, 1953; Dobrzanska, 1959).

Развитие различных форм активности в имажинальном онтогенезе рыжих лесных муравьев и их связь с распределением муравьев по функциональным группам до сих пор не изучались. В то же время, исследования на другом виде того же подсемейства Formicinae - *Camponotus floridanus* Buckley - показали, что в результате фуражировочной деятельности у рабочих особей происходит

значительное увеличение размеров мозга, и в первую очередь за счет грибовидных тел, функционально связанных с сенсорной активностью и с обучением (Gronenberg et al., 1996). Мы попытались проследить связь между развитием агрессивного поведения в имагинальном онтогенезе муравьев и выполняемыми функциями и оценить индивидуальную вариабельность сценариев развития.

5.1. Развитие агрессивного поведения в имагинальном онтогенезе муравьев

Для выявления вклада предположительно врожденных компонент поведения, физиологического созревания и индивидуального опыта в формирование агрессивных реакций муравьев были проведены эксперименты с группами разного имагинального возраста. Избирательность агрессивных реакций у муравьев была исследована на примере способности распознавать “образ врага” у членов контрольных и наивных семей.

5.1.1. Возрастные изменения в агрессивном поведении муравьев

Связь агрессивности с возрастом. Для того, чтобы выявить связь проявления агрессивности с возрастом муравьев, в лабораторных экспериментах сравнивали поведение, демонстрируемое по отношению к “врагам” (конкурентам), в группах наивных муравьев разного возраста: 1-2 недели, 3-5 недель и 7-11 недель. Ранее было показано, что в лабораторных семьях *Formica sanguinea* муравьи в возрасте 3-5 недель встраиваются в работу групп фуражиров, а некоторые из них (в основном, пятинедельные) сразу берут на себя функцию разведчиков (Резникова, Рябко, 1990; Резникова, Новгородова, 1998). Поэтому две последние возрастные группы можно считать “взрослыми”, и группу возрастом 7-11 недель мы называем “зрелой”. Необходимо отметить, что до момента тестирования представители наивных семей не встречались с тестовыми стимулами, и в экспериментах каждый муравей участвовал только один раз (что исключало накопление навыков).

Выяснено, что уровень и специфика агрессивного поведения муравьев существенно зависит от их возраста. Частота нападений на “врага” у зрелых 7-11-недельных наивных муравьев оказалась значительно выше по сравнению с 1-2-недельной группой (65.2 ± 5.0 и $22.6 \pm 3.6\%$, соответственно; $p < 0.001$). Обнаружено, что с возрастом происходит постепенное увеличение доли особей, в репертуаре которых проявляются формы агрессивного поведения, направленные на преследование и длительное удерживание «врага». Нападения на жукелиц, включающие реакции преследования, агрессивного контактного обследования и продолжительные укусы, оказались характерны для группы зрелых (7-11-недельных) муравьев (рис. 4 а). Более того, муравьи этого возраста в столкновениях с жуком применяли “мертвую хватку”, тогда как в поведенческом репертуаре муравьев моложе 5 недель данная реакция не встречалась. Подчеркнем еще раз, что во всех опытах с наивными муравьями речь идет не о совершенствовании, а о “дозревании” реакций у каждого муравья.

Сопоставление поведения зрелых членов наивных семей (7-11 нед) с поведением охранников из контрольных семей выявило у них общий спектр агрессивных реакций, используемых при встрече с жуком, а также сходный уровень агрессивности (частота нападений: 65.2 ± 5.0 и $73.9 \pm 3.7\%$, соответственно). Поскольку все испытуемые наивные муравьи ранее с “врагом” не встречались, можно достаточно уверенно полагать, что проявление агрессивных реакций при встрече с “врагом” не требует у рыжих лесных муравьев индивидуального и социального опыта, и определяется, главным образом, реализацией врожденной

программы поведения и процессами физиологического созревания. Однако следует отметить, что среди зрелых наивных муравьев 52% особей группы хотя бы раз избегали столкновений с “врагом”, в то время как в контрольной группе охранников таких особей не обнаружено. По-видимому, это связано с тем, что в контрольной семье муравьи уже распределились по функциональным группам, а в наивных семьях этот процесс не был выражен столь определенно.

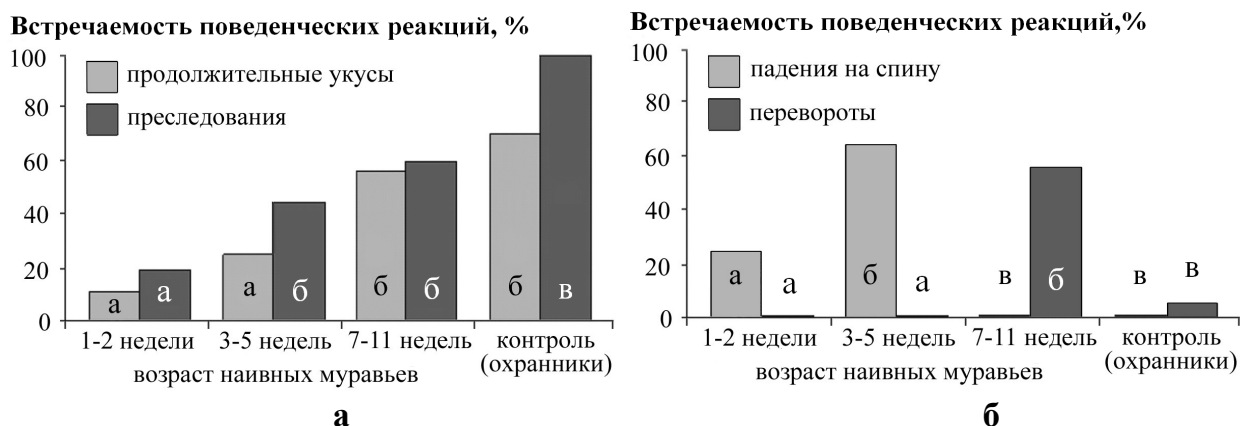


Рис. 4. Встречаемость (в долях особей, %) разных поведенческих реакций у наивных муравьев разного возраста в тестах с жуком-конкурентом: (а) продолжительный укус и преследование, (б) падение на спину и переворот. Достоверные различия обозначены разными буквами ($p < 0.05$; точный тест Фишера).

Формирование реакции “мертвой хватки”. Из всех реакций, обнаруженных у рыжих лесных муравьев по отношению к топическим конкурентам, “мертвая хватка” представляет собой наиболее агрессивную и опасную для носителя форму контакта (рис. 5 а). Реакция “мертвой хватки” проявлялась у 36% зрелых наивных муравьев и 20% охранников из контрольных семей. При этом 7-11-недельные наивные муравьи проводили в “мертвой хватке” вдвое больше времени, по сравнению с членами контрольных семей (402 ± 67 и 185 ± 61 с, соответственно; $p < 0.05$). Можно предположить, что опыт, приобретаемый муравьями в столкновениях, делает их более мобильными, что увеличивает вероятность выживания особи.

Выявлены две характерных только для наивных муравьев поведенческих реакции: падение муравья на спину и переворот через себя. Первая реакция наблюдалась у наивных муравьев 1-2- и 3-5-недельного возраста (рис. 4 б), когда при попытке вцепиться жвалами в конечность двигающегося жука муравей срывался с конечности, падал на спину и в течение 2-3 секунд раскрывал и закрывал жвалы (рис. 5 б). Реакцию переворота демонстрировали только зрелые 7-11-недельные наивные муравьи и 5% (1 особь) контрольной группы охранников (рис. 5 б). Переворотом муравьи завершали состоявшийся контакт с жуком (укус, агрессивное обследование жука).

Мы предполагаем, что данные реакции связаны с формированием (созреванием) “мертвой хватки” в имагинальном онтогенезе муравьев. Падение на спину при контакте с жуком демонстрировали особи моложе 5 недель, а перевороты муравьи старше 7 недель (рис. 4 б). Вероятно, эти формы поведения являются взаимоисключающими. По всей видимости, особям старшего возраста удастся закрепиться на конечности жука и из их репертуара выпадает «падение на

спину», но появляется переворот, которым они завершают контакт с жуком. В контрольной группе муравьев данные элементы поведения почти полностью отсутствовали. Возможно, с возрастом они исчезают из репертуара муравьев, но мы не тестировали наивных особей старше 11 недель.

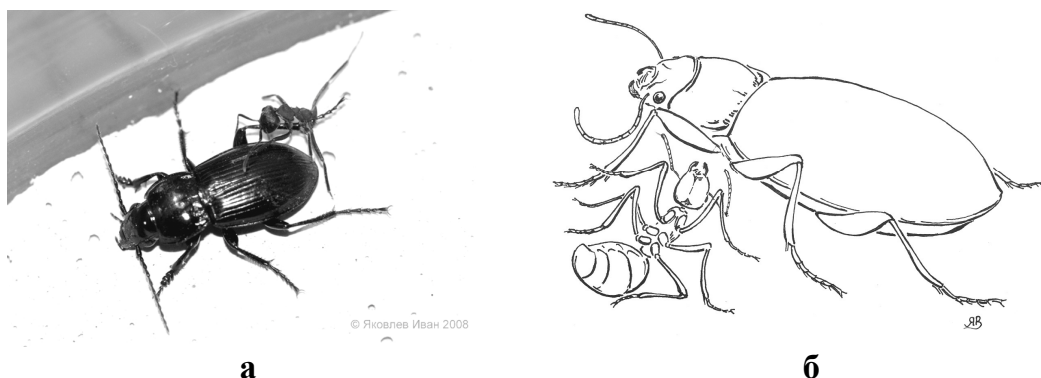


Рис. 5. Реакция “мертвой хватки” у перекушенного пополам жуком охранника из контрольной семьи (а) и падение наивного муравья на спину при попытке вцепиться жвалами в конечность жука (б). Фото и прорисовка по фото автора.

5.1.2. Развитие в имагинальном онтогенезе реакций муравьев на “образ врага”

Ранее в полевых экспериментах были выявлены визуальные признаки хищных жужелиц, вызывающие агрессивные реакции муравьев: темный цвет, наличие выростов (ноги, антенны), двусторонняя симметрия, размеры и скорость движения (Дорошева, Резникова, 2006 б). Методика, основанная на применении моделей, была адаптирована нами для изучения способности муравьев опознавать визуальные признаки “врагов” в разном возрасте (см. главу 2).

В группе наивных муравьев, также как и в группе из контрольной семьи, белый цвет модели значимо снижал встречаемость выпадов (рис. 6 а) и коротких укусов (рис. 6 б). Несимметричная форма модели уменьшала встречаемость выпадов только в группе наивных муравьев (рис. 6 а). Добавление “конечностей” вызывало - на уровне тенденций - увеличение встречаемости продолжительных укусов в контрольной группе (от 25% для темной модели до 40% для темной модели, несущей “конечности”). Среднее число выпадов для муравьев из контрольной группы последовательно увеличивалось, от несимметричной модели к симметричной модели без “ног” и “антенн” и к модели с “конечностями”. Для наивной группы зависимость в изменении числа выпадов по отношению к этому ряду моделей не выявлена. В экспериментах с белой и несимметричной моделями оказалось, что при распознавании “образа врага”, цвет выступает более значимым признаком для группы наивных муравьев, по сравнению с контрольной, тогда как наличие симметрии имеет равное значение для обеих групп (рис. 6 в, г).

Таким образом, при распознавании потенциальных врагов наивные муравьи используют те же визуальные признаки, что и члены контрольных семей. Это позволяет предположить наличие врожденного “образа врага” у рыжих лесных муравьев. Однако этот образ у наивных муравьев 3-5-недельного возраста является менее “точным”, чем у муравьев из контрольной семьи. Выделение отдельных ключевых признаков и умение по отдельным деталям “ухватить” и достроить целостный образ, по-видимому, требует у муравьев определенной “шлифовки”.

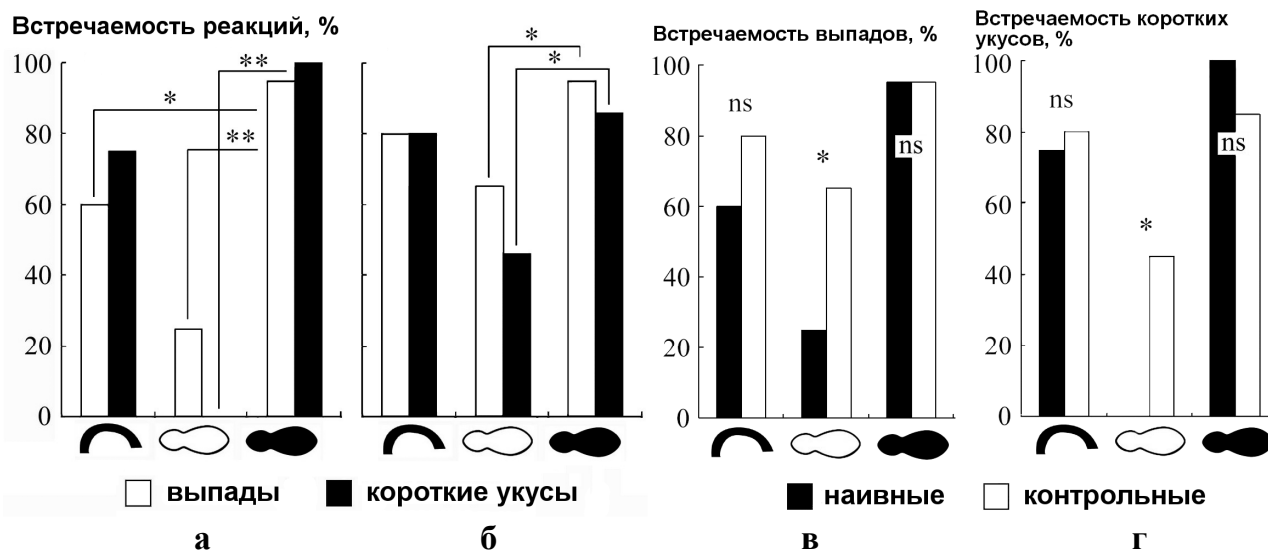


Рис. 6. Реакции муравьев из наивной (а) и контрольной (б) групп на различные модели; реакции выпадов (в) и коротких укусов (г) муравьев из разных групп на различные модели жуков (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns - незначимые различия; критерий хи-квадрат).

5.2. Возраст распределения муравьев по функциональным группам

В наблюдениях за деятельностью меченых рабочих из наивной семьи показано, что возраст, в котором муравьи начинают посещать колонии тлей, варьирует от 1 до 11 недель. К выполнению функции охраны гнездовых выходов и крышки гнезда муравьи приступают на две недели позже, в возрасте от 3 до 12 недель (рис. 7 а). К охране гнезда на постоянной основе рабочие наивной семьи приступают в более старшем возрасте, чем к сбору пади тлей (6.3 ± 0.5 и 3.8 ± 0.3 недель, соответственно; $p < 0.001$). В тоже время, согласно нашим данным (см. главу 4) по взаимодействию муравьев с конкурентом, группа охранников из наивной семьи в возрасте 5-8 недель сходна по уровню агрессивности с контрольной группой охранников. Обобщая эти результаты, мы можем полагать, что разница в возрасте начала работ наивными муравьями связана с недостаточной зрелостью агрессивного поведения у 1-3-недельных рабочих, необходимого им для несения функций охранников.

С помощью учетов на аренах выявлена продолжительность исполнения функции наивными рабочими. Стабильную работу на колониях тлей сборщики пади демонстрировали в течение 1-5 недель, а охранники – в течение 1-3 недель (рис. 7 б). Дальнейшая деятельность этих муравьев нами систематически не исследовалась. Отдельные наблюдения позволяют предположить, что у особей, вышедших из гнезда в более раннем возрасте и приступивших к деятельности по сбору пади, происходит закрепление функциональных предпочтений на более продолжительный срок. Эта гипотеза требует дальнейшей проверки.

Распределение функций у рыжих лесных муравьев носит постоянный характер. Смену функций мы наблюдали лишь у одного муравья (из 53), который в возрасте 3-4 недель был занят на колониях тлей, а позже в 10-11-недельном возрасте нес функцию охранника. За исключением этого случая, к охране гнезда внегнездовые рабочие приступали, хотя и позже, чем к сбору пади, но не вследствие смены данных видов деятельности. Возможно, что длительное время, проводимое на лабораторных аренах в “бездействии” (а точнее, в исследовании обстановки), в

естественных условиях тратится муравьями на изучение обширной кормовой территории.

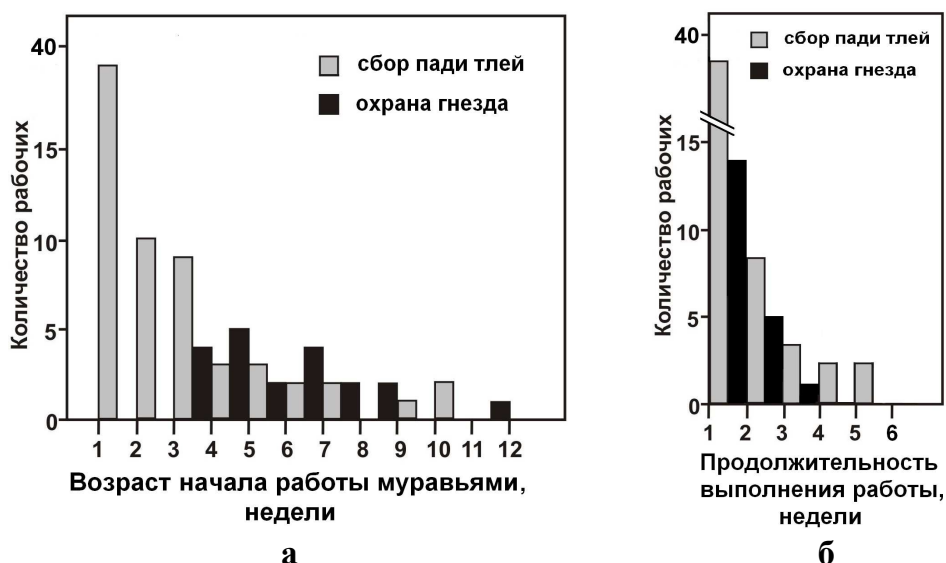


Рис. 7. Возраст, в котором наивные муравьи приступают к стабильной (не менее 1 нед) работе, (а) и продолжительность выполнения этой работы (б) на колониях тлей и по охране гнезда (ограниченная периодом наших наблюдений в 8 недель).

5.3. Индивидуальные различия в агрессивном поведении муравьев

Муравьи существенно различались не только по возрасту начала и постоянству выполнения работ, но также, в пределах одной и той же возрастной группы, демонстрировали существенные индивидуальные различия в уровне агрессии при столкновении с врагами.

Наряду с “агрессорами”, готовыми пожертвовать собой (см. рис. 5 а), выделяются особи с менее опасными для носителя элементами агрессивного поведения, а так же и вовсе избегающие контактов с врагами. Из 20 наивных муравьев 3-5 недельного возраста две особи демонстрировали и продолжительный укус, и реакцию преследования в конфликтах с жужелицей. По количеству агрессивных реакций на врага эти муравьи сопоставимы с охранниками из контрольной семьи. Можно полагать, что именно из таких особей рекрутируются охранники. Среди 25 наивных муравьев 7-11 недельного возраста обнаружили 2 особи, избегавшие жука в течение всего опыта, 9 особей, применявших реакцию преследования одновременно с продолжительными укусами, а 9 муравьев в столкновениях с жужелицей использовали “мертвую хватку”. Последних можно считать готовыми охранниками. Мы предполагаем, что такие различия в ранних проявлениях агрессивности составляют основу для поведенческой специализации рабочих в семье и будущего распределения их по функциональным группам, то есть, социальной специализации. Немногочисленные особи с ранней манифестацией комплекса необходимых свойств могут служить “эталоном” (и “катализатором”) для пробуждения и синхронизации поведенческих стереотипов у других членов семьи — феномен, описанный для муравьев как “распределенное социальное обучение” (Резникова, Пантелеева, Яковлев, 2008). Этот вопрос требует дальнейшего экспериментального исследования.

В целом, в процессе раннего имагинального развития увеличивается уровень агрессивности рабочих особей. В поведенческом репертуаре муравьев с возрастом

проявляются реакции, направленные на преследование и длительное удерживание “врага”. Формирование целостного комплекса агрессивных реакций требует длительного физиологического созревания. Реакция “мертвой хватки” проходит в своем формировании несколько этапов и окончательно созревает в возрасте 7-11 недель. Способность муравьев распознавать “врага” по набору ключевых признаков можно считать врожденной. Уровень и специфика агрессивности и выполняемые в семье функции тесно связаны между собой, а общий сценарий развития агрессивного поведения в значительной мере определяется врожденными характеристиками. Индивидуальные различия в агрессивности могут служить диагностической основой для функциональной специализации в семье рыжих лесных муравьев.

ВЫВОДЫ

1. Впервые исследовано развитие в процессе имагинального онтогенеза поведенческих характеристик рыжих лесных муравьев, определяющих их функциональную специализацию в семье. Разработаны и применены методы экспериментального исследования поведения муравьев с датированным возрастом, изучения исследовательской активности муравьев, их реакций на естественных врагов, хищников и на их модели.

2. Представители разных функциональных групп в семье муравьев существенно различаются по соотношению в их поведенческом репертуаре реакций избегания опасности, проявлений агрессивного и исследовательского поведения, а также по способности накапливать опыт столкновения с “врагами”. Муравьи с низким уровнем агрессии, способные избегать опасности, становятся сборщиками пади. Агрессивные особи, не избегающие врагов, специализируются как охотники и охранники.

3. Для проявления ключевых поведенческих реакций, лежащих в основе разделения функций в семье рыжих лесных муравьев, индивидуального опыта практически не требуется. Есть основания полагать, что приобретение навыков необходимо для формирования специфики исследовательского поведения, обучения избеганию опасности у сборщиков пади, “шлифовки” тактик взаимодействия с “врагами”, которые различны для охотников и охранников, а также уточнения “образа врага”, который на ранних стадиях имагинального онтогенеза проявляется в виде обобщенного шаблона.

4. У рыжих лесных муравьев мы не выявили строгого возрастного полиэтизма. Продемонстрирована тесная связь между сценариями развития агрессивного поведения и возрастом, в котором муравьи приступают к стабильному выполнению разных функций в семье. Охранники приступают к своей деятельности значительно позже, чем сборщики пади, так как формирование целостного комплекса агрессивных реакций требует длительного физиологического созревания.

5. Обнаружена существенная индивидуальная вариабельность агрессивного поведения рабочих особей сходного возраста. Муравьи с особенно ранним и ярким проявлением целостных стереотипов поведения могут служить “эталоном” для особей с промежуточными или неявно выраженными характеристиками. Окончательное формирование поведения у рыжих лесных муравьев, возможно, осуществляется на основе не только физиологического созревания и накопления индивидуального опыта, но и путем социального обучения.

Список публикаций по теме диссертации

Журналы из списка ВАК

1. Резникова Ж.И., **Яковлев И.К.** 2008. Развитие агрессивных реакций у муравьев как возможная основа “профессиональной” специализации // ДАН. Т. 418, № 4. С. 571-573.
2. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., **Яковлев И.К.** 2008. Гипотеза распределенного социального обучения и адаптивные возможности популяций: экспериментальные исследования на примере муравьев // Информационный вестник ВОГИС. Т. 12, № 1/2. С. 97-111.
3. Дорошева Е.А., **Яковлев И.К.**, Резникова Ж.И. 2010. Распознавание “образа врага” у рыжих лесных муравьев // Зоологический журнал. Т.89. № 12. С. 1-8.

Другие издания

4. **Яковлев И.К.** 2005. Методика исследования формирования в онтогенезе реакций муравьев на жужелиц // Материалы XLIII Международной научной студенческой конференции “Студент и научно-технический прогресс”. Новосибирск. С. 184-185.
5. **Яковлев И.К.** 2005. Предварительные результаты экспериментального исследования формирования в онтогенезе муравьев реакций на модели жужелиц // Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск. С. 193-194.
6. **Яковлев И.К.** 2006. Экспериментальный анализ агрессивных реакций у муравьев рода *Formica* // Материалы XLIV Международной научной студенческой конференции “Студент и научно-технический прогресс”. Новосибирск. С. 79-80.
7. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., Пантелеева С.Н., Дорошева Е.А., **Яковлев И.К.** 2006. Экспериментальный подход к исследованию поведенческих механизмов межвидового взаимодействия в сообществах насекомых с доминированием муравьев // Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. С. 277-278.
8. Резникова Ж.И., **Яковлев И.К.**, Пантелеева С.Н., Черненко А. В. 2007. Индивидуальная специализация, обучение и распространение информации у общественных перепончатокрылых: эксперименты, идеи, гипотезы // Исследования по перепончатокрылым насекомым. Москва: КМК, С. 182-207.
9. Дорошева Е.А., **Яковлев И.К.** 2009. Агрессивное поведение и “когнитивный потенциал” у членов разных функциональных групп в семьях рыжих лесных муравьев // Материалы Российской конференции «Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях». Нижний Новгород. С. 38-40.
10. **Яковлев И.К.** 2009. Экспериментальное исследование развития агрессивных реакций в имагинальном онтогенезе рыжих лесных муравьев // Материалы XIII-го Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Нижний Новгород. С. 136-140.
11. **Яковлев И.К.** 2010. Этологические механизмы функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев // Материалы II Симпозиума стран СНГ по перепончатокрылым насекомым. Санкт-Петербург. С. 150.
12. **Яковлев И.К.** 2010. Роль агрессивности в становлении функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев // Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. Новосибирск. С. 230-231.

13. **Яковлев И.К.** 2010. Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев // Труды Русского энтомологического общества (принята к печати).

14. **Iakovlev I.K.** 2007. Early development of aggressive reactions to predatory ground beetles in red wood ants (Hymenoptera: Formicidae; Coleoptera: Carabidae) // *Myrmecological News*. V. 10. P. 108.

15. Panteleeva S., **Iakovlev I.** 2007. The role of social learning in task allocation within ants' family // *Materials of 30th International ethological conference*. Halifax, Canada. – P. 115.

16. **Iakovlev I.K.** 2007. Early development of aggressive reactions to predatory ground beetles in red wood ants // *Proc. of 2nd Central European Workshop of Myrmecology*. Szeged, Hungary. – P. 8.

17. Dorosheva E.A., **Iakovlev I.K.**, Reznikova Zh.I. 2008. Mental games between competitors: why beetles learn better than ants? // *Proc. of 4th European Conference on Behavioural Biology*, Dijon. France. P. 76.

18. Panteleeva S., Reznikova Zh., Dorosheva E., **Iakovlev I.** 2009. "Guided learning" in ants // *Proc. of 31th International ethological conference*, Rennes. France. P. 32.

19. **Iakovlev I.** 2009. The ontogeny of aggressive reactions and early "professional specialization" in red wood ants // *Proc. of 3rd Central European Workshop in Myrmecology (CEWiM) and 1st Central European Meeting of the International Union for the Study of Social Insects (IUSSI)*, Munich. Germany. P. 17.

20. Reznikova Zh., Dorosheva E., **Iakovlev I.** 2010. Enemy specification in red wood ants // *Proc. of 9th European Congress of Entomology*, Budapest, Hungary. P. 245.

Благодарности. Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ (05-04-48104-а, 08-04-00489-а), Президиума РАН по программам "Происхождение и эволюция биосферы" и "Биоразнообразие".

Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., проф. Ж.И. Резниковой. За плодотворное обсуждение работы на разных этапах автор благодарен к.б.н. Е.А. Дорошевой и к.б.н. Т.А. Новгородовой. За определение материала по жужелицам автор благодарит к.б.н. Р.Ю. Дудко (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск).