

Разделение труда между рабочими особями в семьях муравьев и других эусоциальных перепончатокрылых (Hymenoptera)

И.К. Яковлев

Division of labor among workers in colonies of ants and other eusocial hymenopterans (Hymenoptera)

I.K. Iakovlev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия.
E-mail: ivaniakovlev@gmail.com

Institute of systematics and ecology of animals SB RAS, Novosibirsk 630091, Russia.
E-mail: ivaniakovlev@gmail.com

Резюме. В обзоре рассматриваются основные составляющие разделения труда между рабочими особями в семьях общественных перепончатокрылых насекомых: смена ролей в течение жизни (возрастной полиэтизм), связь выполняемых функций с размером и строением тела (морфологический полиэтизм) и функциональная специализация особей сходного возраста на основе поведенческих различий. Обсуждаются физиологические механизмы, регулирующие развитие поведения и специализацию рабочих. Соотношение специализации и пластичности поведения рабочих особей зависит от уровня социальной организации вида и численности семьи. Наиболее глубокая специализация рабочих характерна для высоко социальных видов с численностью семьи более нескольких сотен тысяч особей, таких как рыжие лесные муравьи (*Formica*). У видов с низкой численностью (до нескольких сотен особей) рабочие эквипотенциальны и способны гибко переключаться между задачами. В процессе выбора и эффективного освоения определенного вида деятельности рабочими многих видов муравьев и пчел необходимо приобретение специфического индивидуального и социального опыта.

Ключевые слова. Разделение труда, возрастной и морфологический полиэтизм, функциональная специализация, гибкость поведения, обучение, муравьи, эусоциальные виды пчел и ос.

Abstract. In this review the following key components of division of labor among workers in colonies of social hymenopterans are considered: age-related task switching (age polyethism), relation between tasks and morphology of workers (caste polyethism) and task specialization among workers of similar age and size. Physiological mechanisms underlying behavioural development and specialization of workers are discussed. The balance between specialization and behavioural flexibility varies in relation with the level of social organization and colony size. The most complex specialization is characteristic of highly eusocial species such as red wood ants (*Formica*) with number of workers in colonies up to million. In species with small colony size (up to few hundreds of workers) all workers are generalists. It definitely requires specific individual and social experience for workers of ants and bees to choose and arrange a distinct task specialization.

Key words. Division of labor, age and caste polyethisms, task specialization, behavioral flexibility, learning, ants, eusocial bees and wasps.

Введение

Своему широкому распространению и доминирующему положению в наземных экосистемах муравьи и другие общественные насекомые обязаны разделению труда между половой и рабочей кастами и эффективной специализации рабочих особей в сфере обеспечения семьи (Кипятков, 2007; Wilson, 1990). Существует огромное видовое разнообразие эусоциальных перепончатокрылых (более 12000 описанных видов муравьев, более 300 видов пчел, около 900 видов ос) с различными типами социальной организации: от примитивных видов с невысокой численностью семьи и слабо выраженной специализацией рабочей касты до наиболее продвинутых сообществ с высокой численностью, сложными формами коммуникации и организации труда, включающими глубокую специализацию рабочих особей и их совместную деятельность в небольших рабочих группах (Радченко, Песенко, 1994; Кипятков, 2007; Hölldobler, Wilson, 1990; Bolton, 2003; Reznikova, 2011).

Сравнительные исследования системы разделения труда в семьях перепончатокрылых позволяют проследить пути формирования эусоциального образа жизни и выявить механизмы адаптации сообществ к различным экологическим условиям (Длусский, 1981a; Oster, Wilson, 1978; Bourke, Franks, 1995). Изучение организации деятельности с участием огромного числа рабочих особей представляет существенный интерес для областей науки, занимающихся самоорганизующимися системами от клеточного до надорганизменного уровня (Camazine et al., 2001), и находит приложение в разработке алгоритмов оптимизации, телекоммуникационных технологиях и робототехнике (Bonabeau et al., 1999). Исследование социальной организации семей муравьев и пчел важно для решения прикладных задач по контролю инвазивных и опасных видов (Holway et al., 2002) и разведению полезных видов опылителей и истребителей вредных насекомых-фитофагов (Dafni et al., 2005).

Существуют два противоположных подхода, рассматривающих организацию работ в семьях насекомых. Первый основан на концепции «сверхорганизма», в рамках которой специализация рабочих в семье зависит исключительно от их возраста и морфологии, но при этом не учитываются пластичность поведения особей и поведенческие предпочтения особей сходного размера и возраста (Hölldobler, Wilson, 1990). Второй подход основан на самостоятельном значении индивидуумов в организации деятельности семьи (Длусский, 1984). В последние десятилетия концепция «сверхорганизма» дополнена новыми данными по гибкости поведения и сложным формам обучения рабочих особей (Резникова, 2007a; Hölldobler, Wilson, 2009). Получены данные о важной роли отдельных особей и небольших рабочих групп в жизни семьи (Резникова, Новгородова, 1998a; Новгородова, 2007; Reznikova, 2007, 2011).

В настоящем обзоре предпринята попытка рассмотреть основные исследовательские подходы и осветить различные компоненты разделения труда между рабочими в семьях муравьев, пчел и ос: смена специализации с возрастом, связанное с морфологией разделение функций, поведенческая специализация и роль индивидуального и социального опыта в разделении труда. Особое внимание при описании поведенческих процессов уделяется их физиологическим и молекулярным механизмам.

Возрастной полиэтизм как базовая составляющая разделения труда

Существование фиксированных различий в выполнении разными рабочими особями определенных функций в течение некоторого времени носит название *полиэтизма* (Weir, 1958). Функциональные предпочтения рабочих у разных видов определяются их размерами и строением тела, возрастом и психофизиологическими различиями между особями. Одним из базовых механизмов специализации рабочих у общественных перепончатокрылых является возрастной полиэтизм, при котором рабочие особи в течение жизни последовательно меняют круг исполняемых задач и в меньшей степени способны гибко переключаться между ними (Wilson, 1976). Явление смены ролей с возрастом рабочего описано для подавляющего большинства видов общественных перепончатокрылых, в том числе для многих видов муравьев (Hölldobler, Wilson, 1990). Исключения составляют несколько примитивных видов из подсемейств Ponerinae, Ectatomminae, Murgesiinae и Amblyoponinae (Hölldobler, Wilson, 2009), что сближает их с примитивными эусоциальными сообществами пчел-галиктов, бумажных ос и шмелей, социальная организация которых включает

иерархические отношения между рабочими особями, а возрастной полиэтизм выражен очень слабо или вовсе отсутствует (Кипятков, 1985; Michener, 1974; van Doorn, 1986; Jeanne, 1991). В продвинутых эусоциальных сообществах (муравьев, безжалых и медоносных пчел, ос-полибий и др.) по мере взросления рабочие особи переходят от внутригнездовой деятельности по уходу за молодью и самкой к работам на периферии гнезда (по обработке пищи, строительству и охране входов) и, наконец, к внегнездовой работе, связанной с фуражировкой. Э. Вилсон выделяет два типа возрастного полиэтизма: *непрерывный* и *дискретный* (Wilson, 1976). При более распространенном первом типе возрастного полиэтизма смена ролей рабочим происходит постепенно и задачи, решаемые близкими возрастными группами, могут перекрываться (например, у медоносной пчелы: Seeley, 1995; Johnson, 2003). При дискретном типе возрастные группы специализируются на выполнении определенного круга задач, и сферы их деятельности не перекрываются. У муравьев *Pheidole deniata* Мауг описаны 3 возрастные полиэтические группы рабочих особей. Муравьи возрастом до 2 дней ухаживают за самкой, яйцами и молодыми личинками, в 3–16-дневном возрасте – за личинками среднего размера, а в старшем возрасте они выполняют все остальные функции (Wilson, 1976). Жесткость такой специализации допускает определенную гибкость, и если изолировать всех молодых муравьев, то старшие особи приступят к уходу за расплодом и даже сделают это гораздо эффективней, чем молодые особи (Muscedere et al., 2009).

Преимущественная роль физиологических процессов в формировании и проявлении возрастного полиэтизма несомненна и в основном включает изменения в эндокринной системе (Robinson, 1987), в циркадных ритмах (Stailsheim et al., 1996), сенсорной чувствительности (Pankiw, Page, 1999), нейрохимии и структуре мозга рабочих особей (Schulz, Robinson, 1999; Seid, Traniello, 2006), а также в уровне экспрессии генов (Ben-Shahar, 2005). В семьях медоносной пчелы рабочие первые 2 недели взрослой жизни исполняют роль нянек, в среднем возрасте переключаются на обработку и запасание нектара, а с трехнедельного возраста они вылетают из гнезда и оставшиеся 2–4 недели жизни занимаются сбором нектара и пыльцы (Seeley, 1995). Прохождение данных стадий совпадает с динамикой активности различных желез, необходимых для выработки пищи для личинок, воска и феромонов (Michener, 1974). Важную роль в этом процессе играет ювенильный гормон, регулируя скорость прохождения фаз и время вылета из гнезда (Robinson, 1987) посредством изменения уровня нейромедиатора октопамина в мозге рабочего (Schulz et al., 2002). Октопамин активизирует фуражировочное поведение путем изменения чувствительности к личиночному феромону и другим стимулам, связанными с переходом к внегнездовой деятельности (Bagton et al., 2002).

В отличие от пчел и эволюционно продвинутых видов ос продолжительность жизни рабочих особей у многих видов муравьев выходит за пределы нескольких недель и может достигать от нескольких месяцев до 1 года и более (Hölldobler, Wilson, 1990). В процессе имагинального развития у рабочих муравьев расширяется поведенческий репертуар (Seid, Traniello, 2006). Переход от работ внутри гнезда и около входов к фуражировке у муравьев происходит в возрасте 2–6 недель в зависимости от вида. Для некоторых видов обнаружена смена ролей рабочими в период нахождения внутри и на поверхности гнезда (переход из группы нянек в группы охранников гнезда и резервных фуражиров) (Hölldobler, Wilson, 1990). У фуражиров с возрастом по мере накопления опыта отмечено изменение иерархического статуса и расширение выполняемых функций (Rosengren, 1977; Захаров, 1978). В семьях рыжих лесных муравьев перезимовавшие старшие особи первыми весной выходят из гнезда, восстанавливают сеть фуражировочных дорог и рекрутируют на кормовые участки молодых фуражиров (Rosengren, 1977).

Существуют трудности в разработке модели для изучения генетических и физиологических механизмов поведения муравьев, что связано с большим разнообразием семейства и наличием уже хорошо разработанной генетической модели медоносной пчелы. Расшифровка геномов 7 ключевых видов из 4 основных подсемейств Formicidae должна стимулировать изучение внутренних процессов, лежащих в основе сложных форм социального поведения муравьев (Libbrecht et al., 2013).

Как и у пчел, возрастная смена ролей в семье муравьев тесно связана с развитием овариев, активностью желез – лабиальных, постфарингеальной и ядовитой (Hölldobler, Wilson, 1990). Переход к фуражировке происходит при истощении жировых запасов (MacKay, 1983) и сопровождается резорбцией и последующей дегенерацией овариев (Billen, 1982). При этом у рабочих пчел и муравьев количество жировых запасов изначально варьирует между молодыми рабочими и в дальнейшем

является характеристикой, скорее, не возраста рабочего, а его роли в семье (Toth, Robinson, 2005). Стоит отметить, что в большинстве работ по возрастному полиэтизму речь идет, скорее, не об абсолютном возрасте рабочего, а о его «физиологическом возрасте», показателем которого может служить развитие желез и овариив, жесткость и пигментация покровов (Feneron et al., 1996).

Известно, что характерный для семьи возраст, в котором рабочие совершают первый фуражировочный рейс, может устойчиво различаться между семьями, принадлежащим к разным линиям или популяциями (Giray et al., 1999). Более того рабочие одной семьи могут различаться по длительности внутригнездового периода. Подобные случаи описывал еще В. Гётч (Goetsch, 1953) на *Formica polyctena* Foerster, когда молодые рабочие, покидая по какой-либо причине гнездо в первые дни взрослой жизни, больше не возвращаются к выполнению внутригнездовых функций. Другие особи в тех же условиях возвращаются в гнездо. У муравьев *F. sanguinea* Latreille возраст, в котором рабочие покидают гнездо, также варьирует от 4–5 дней до 2–3 недель (Dobrzanska, 1959).

Семьи пчел и муравьев в ответ на изменяющуюся обстановку демонстрируют широкие способности к адаптации путем гибкого изменения поведения индивидуальных рабочих. Скорость и даже порядок прохождения последовательных стадий развития поведения рабочего может зависеть от внутренних (возрастной состав семьи, количество пищевых запасов, паттерн социальных взаимодействий с рабочими, личинками и самкой) и внешних (доступность пищи, температурный режим и др.) факторов. Последовательность возрастной смены ролей может изменяться в соответствии с нуждами семьи вплоть до того, что старые фуражиры переходят к уходу за расплодом в отсутствие молодых нянек, а в условиях недостатка пищи молодые особи становятся фуражирами раньше времени (Lindauer, 1961; Calabi, 1989). На решение рабочего в семье пчел покинуть гнездо или вернуться к уходу за расплодом влияет сумма факторов, часть которых активирует его к фуражировочной деятельности, а другие – подавляют ее (Huang, Robinson, 1999). В качестве активатора выступает уровень ювенильного гормона, направляющего развитие поведения особей от внутри- к внегнездовой деятельности, а ингибиторами развития являются феромоны-праймеры, выделяемые личинками и взрослыми рабочими (Leoncini et al., 2004). Чем больше личинок и взрослых фуражиров находится в гнезде, тем больше они выделяют феромонов, затормаживающих вылет нянек из гнезда. Такой тип двусторонней регуляции онтогенеза рабочих особей у общественных перепончатокрылых лежит в основе модели «активатор – ингибитор» (или модели социального подавления), согласно которой рабочая особь получает информацию о реальной обстановке и нуждах семьи в контактах с другими рабочими путем трофоллаксиса, при взаимодействии с личинками и самкой, а также при патрулировании и осматривании гнезда в поисках работы (Huang, Robinson, 1999). Скорость, с которой рабочие способны перейти из одной функциональной группы в другую, зависит от физиологических «требований» к смене данных видов деятельности (Hölldobler, Wilson, 2009). В семьях медоносной пчелы такие виды работ, как уход за расплодом, переработка нектара в мед и фуражировка, требуют разворачивания «специализированной» физиологии, и для их переключения необходимо продолжительное воздействие, запускающее такую перестройку, тогда как для постройки сотов и охраны входов физиологической перестройки не требуется, и смена роли рабочими происходит относительно быстро (Johnson, 2003; Hölldobler, Wilson, 2009).

Предполагается, что происхождение возрастного полиэтизма в семьях перепончатокрылых может быть связано с конкуренцией между рабочими особями за право оставить потомство. В результате таких отношений доминантные особи оставались в гнезде и могли отложить яйца, тогда как подчиненные особи становились фуражирами и отказывались от своих репродуктивных интересов (West-Eberhard, 1981). Нахождение рабочих внутри гнезда в ранний период является онтогенетической необходимостью, связанной с запечатлеванием запаха семьи и расплода (Le Moli, Mogi, 1984). С другой точки зрения, фуражировка является самой опасной работой в семье, и поскольку энергетическая ценность фуражиров низкая (для них характерно минимальное количество жировых запасов), то смещение фуражировочного периода к более старшему возрасту рабочего сокращает энергетические затраты семьи в случае его гибели (Porter, Jorgensen, 1981).

Морфологический полиэтизм, субкасты и гипотеза адаптивной демографии

Считается, что морфологический или кастовый полиэтизм имеет место в семье общественных насекомых, когда различающиеся морфологически рабочие выполняют разные функции. У мономорфных видов морфологический полиэтизм определяется только различиями в размерах тела особей. Так, для муравьев рода *Formica*, в том числе рыжих лесных муравьев, показано, что

существует связь между размерами и функцией рабочих особей. Размеры муравьев, занятых сбором пади тлей, меньше по сравнению со средним размером особей всего гнезда, а размеры рабочих, транспортирующих добычу и строительный материал, наоборот больше. Фуражиры, использующие отдаленные кормовые участки, крупнее особей, добывающих пищу вблизи гнезда (Длусский, 1967).

В семьях полиморфных видов муравьев присутствуют морфологически отдельные субкасты рабочих особей, и тогда на кривой частот размерного распределения выделяются 2 и более вершины (до 5) (Hölldobler, Wilson, 1990). При двувершинном размерном распределении выделяются крупные муравьи солдаты (majors) и более мелкие рабочие особи (minors). Субкасты рабочих встречаются у 15 % родов и 10 % видов муравьев (Oster, Wilson, 1978; Wheeler, 1991). При этом распределение пула рабочих на субкасты может быть полным (и тогда переходные формы между субкастами отсутствуют) или неполным с сохранением промежуточных форм (Hölldobler, Wilson, 1990). Различия между субкастами определяются размерным распределением и аллометрическим ростом рабочих (неравномерным развитием частей тела) и могут касаться размеров и строения тела, специфической формы головы и жвала. У разных видов солдаты специализируются на выполнении одной из трех функций: 1) активные и пассивные способы защиты семьи и/или разделявание крупной добычи, 2) размалывание семян, 3) хранение пищи. Все остальные функции, в том числе уход за расплодом и фуражировку, выполняют рабочие муравьи (minors).

Существование субкаст связывают с экологическими особенностями вида и сложным образом жизни семьи (Длусский, 1981а). Так, у муравьев-листорезов рода *Atta* Fabricius, разводящих грибные сады и строящих сложные гнезда глубиной до 6 м, в касте рабочих выделяются очень мелкие особи (ширина головы 0.8–1.0 мм), специализирующиеся на разведении грибных садов, рабочие среднего размера (1.0–2.2 мм), срезающие и транспортирующие листья, и солдаты (до 5 мм) (Hölldobler, Wilson, 1990).

Для объяснения популяционных и межвидовых различий в соотношении морфологических и возрастных «каст» в семьях общественных насекомых Э. Вильсоном была предложена гипотеза адаптивной демографии (Wilson, 1971). Согласно данной гипотезе семья муравьев реагирует на действие экологических факторов, влияющих на рост и воспроизводство семьи, изменением численного соотношения субкаст и возрастного распределения рабочих. Такое «оптимальное соотношение» рабочих разного возраста и размера должно максимизировать приспособленность семьи путем минимизации энергетических затрат (Oster, Wilson, 1978). Под уменьшением энергозатрат семьи понимают участие старших особей с минимальным жировым запасом в наиболее опасной деятельности (фуражировке) и более эффективную эксплуатацию ресурсов рабочими разной морфологии. Экстраполируя данную гипотезу в рамках концепции семьи как сверхорганизма на все виды общественных насекомых (Hölldobler, Wilson, 1990), авторы заключают, что индивидуальные реакции каждой особи меняются в узком диапазоне и носят преимущественно наследственно закрепленный характер. Тогда соотношения возрастных групп и субкаст должны различаться между популяциями, а при изменении соотношения эффективность деятельности семьи должна изменяться. В обзоре, посвященном верификации гипотезы адаптивной демографии, П. Шмид-Хемпел (Schmid-Hempel, 1992) заключает, что межпопуляционные различия в соотношениях субкаст у муравьев не связаны с приспособленностью семьи к окружающим условиям и, скорее всего, являются результатом естественного отбора, идущего по другим признакам, и может рассматриваться как медленно меняющаяся жестко запрограммированная характеристика вида. В реакциях на кратковременные изменения окружающей среды более важной оказывается поведенческая гибкость рабочих и способность быстро переключаться на выполнение других задач (Gordon, 1999). Более того, даже при столь явно выраженной морфологической специализации солдат, для некоторых видов описана существенная поведенческая гибкость этой группы (Brown, Traniello, 1998). Эксперименты с изъятием рабочих показали, что солдаты способны переключаться на уход за расплодом, однако справляются с этой задачей менее эффективно, чем рабочие особи (Mertl, Traniello, 2009). Остается несомненным тот факт, что эволюционно продвинутые виды муравьев обладают эффективной системой разделения труда, включающей возрастную смену функций и наличие морфологически специализированных субкаст, однако вопрос о происхождении состава рабочей касты и его связи с приспособленностью семьи к окружающим условиям до сих пор остается открытым.

Таким образом, среди более чем 12 тысяч видов муравьев у около 2 тысяч видов разделение функций в семье происходит между несколькими субкастами рабочих (Hölldobler, Wilson, 1990). У подавляющего большинства видов муравьев все задачи обеспечения семьи выполняет мономорфная каста рабочих, а закрепление конкретных внегнездовых функций за рабочими определяется преимущественно поведенческими различиями особей.

Разделение функций между рабочими особями на основе различий в поведении

Различия в предпочитаемых видах деятельности между особями одного возраста в семьях общественных перепончатокрылых отмечались многими авторами в разных таксонах: у ос (O'Donnell, Jeanne, 1990), у пчел (Kolmes, 1985) и у муравьев (Dobrzanska, 1959). При этом все многообразие индивидуальных различий в поведении можно разделить на 3 составляющие: поведенческая, когнитивная и социальная формы специализации (Reznikova, 2007). *Поведенческая* специализация между рабочими включает различия в чувствительности к действию определенных стимулов и в уровне агрессии, а также врожденную предрасположенность особей к реализации определенных поведенческих сценариев. *Когнитивная* специализация предполагает существенные индивидуальные различия в способности к обучению, улавливанию закономерностей и решению поисковых задач (Мазохин-Поршняков, 1989; Резникова, Рябко, 1990). *Социальная* специализация связана с закреплением общественно важных функций за носителями определенных поведенческих свойств (рабочие-разведчики: Резникова, Новгородова, 1998а; Новгородова, 2007; Reznikova, 2011; хранители информации о территории семьи: Rosengren, 1977; Захаров, 1991).

Феномен поведенческой специализации описан для многих видов общественных насекомых: у ос (O'Donnell, Jeanne, 1990; Tibbets, 2004), шмелей (Heinrich, 1976; Chittka, Thomson, 1997), медоносной пчелы (Kolmes, 1985) и муравьев (Длусский, 1984). Поведенческую специализацию рассматривают как один из ключевых механизмов увеличения эффективности работы семьи (O'Donnell, Jeanne, 1990). Классическим примером является разделение фуражиров в семьях медоносных пчел на две функциональные группы: тех, кто собирает нектар, и тех, кто собирает пыльцу (Toth, Robinson, 2005). В семьях ос-полистов *Polybia occidentalis* (Olivier) также выделяются две постоянные группы фуражиров: сборщики строительного материала и воды, и сборщики нектара и добычи (O'Donnell, Jeanne, 1990).

Постоянное предпочтение определенных видов деятельности членами семей общественных насекомых связывают с физиологическими различиями между рабочими. Различия эти касаются чувствительности особей к различным стимулам (пыльца и нектар у пчел и др.), нейрхимии, гормональном и репродуктивном статусе особей (см. обзор: Page et al., 2006). При этом и для пчел, и для ос показана существенная роль генетических факторов в специализации фуражиров, выражающаяся в связи экспрессии определенных генов с конкретным поведением (Page, Robinson, 1991). Экспрессия гена *for* (foraging) повышает концентрацию цГМФ-зависимой протеинкиназы G (PKG) в определенных областях мозга пчелы и активизирует ее фуражировочное поведение (Ben-Shahar, 2005). На муравьях *Pheidole pallidula* (Nylander) показано, что аналогичный ген *ppfor* через уровень PKG регулирует переключение защитного и добычного поведения рабочих (Lucas, Sokolowski, 2009). Ген *Vg* вителлогенина комплексно влияет на социальное поведение и специализацию рабочих медоносной пчелы. Было продемонстрировано, что экспрессия данного гена инициирует вылет из гнезда и направляет пчел на выполнение специализированных фуражировочных заданий, а также влияет на продолжительность жизни особей (Nelson et al., 2007).

У многих видов общественных перепончатокрылых с ростом численности семьи происходит более глубокая специализация касты рабочих особей, что увеличивает эффективность деятельности семьи и тем самым определяет ее рост и репродуктивный успех (Oster, Wilson, 1978). В семьях шмелей с ростом численности рабочих, помимо сборщиков нектара и сборщиков пыльцы, появляется постоянная функциональная группа сторожей (Радченко, Песенко, 1994). Для муравьев на примере *Formica pratensis* Retzius, *F. cunicularia* Latreille, *F. picea* Nylander и некоторых других видов экспериментально показано усложнение внутригнездовой координации рабочих, углубление их специализации и существенное изменение функциональной структуры кормового участка в результате роста численности семьи (Резникова, 1983, 2003; Новгородова, 2003). Важно отметить, что у вида *Temnothorax albipennis* (Curtis) с малой численностью семьи (до 300 особей) специализация фуражиров не влияет на эффективность выполнения работы, а рабочие-«генералисты»

справляются с работой также или чуть лучше «специалистов» (Dornhaus, 2008). Таким образом, специализация является мощным механизмом, повышающим эффективность деятельности семьи муравьев преимущественно у видов с высокой численностью рабочих.

Можно предположить, что специализация усиливает жесткость в соотношении функциональных групп и ослабляет способности рабочих переходить из одной группы в другую. Однако большинство видов общественных перепончатокрылых под действием меняющихся условий демонстрируют способность пластично перестраивать поведение семьи (Calabi, 1989). Можно выделить два уровня гибкости в разделении труда: 1) пластичность поведения отдельных особей, выражающаяся в переключении между задачами в пределах одной функции или между функциями; 2) изменение соотношения функциональных групп в семье (переход резервных рабочих в фуражиры или, наоборот, возврат фуражиров в няньки). Первый тип характерен для большинства видов, в том числе для видов с простой социальной организацией и эквивалентными рабочими особями. Второй тип встречается у видов с развитой специализацией, наблюдается в ответ на резкие изменения в нуждах семьи и осуществляется за счет группы резервных рабочих промежуточного возраста (Захаров, 1991; Johnson, 2003). У полиморфных видов в качестве резервной группы могут выступать солдаты (Brown, Traniello, 1998).

Функциональные группы и профессиональная специализация у муравьев *Formica s.str.*

Среди видов муравьев с номоформной рабочей кастой наиболее глубокая специализация рабочих по функциональным группам описана для подрода *Formica s. str.* Многообразие полиэтических групп у этих видов объясняется следующими причинами: 1) полигинией, связанной с огромным количеством расплода; 2) сооружением сложного гнезда с регуляцией гигротермического режима; 3) сложной организацией семьи, ее охраняемой территории и развитыми надсемейными структурами (обзоры: Длусский, 1967; Захаров, 1972).

В детальных опытах с мечением рабочих в естественных гнездах *F. rufa* Linnaeus было показано, что имеются следующие виды работ, выполняемые постоянными группами особей: 1) уход за тлями и сбор пади, 2) сбор строительного материала и охота (выполняют одни и те же рабочие), 3) переноска рабочих, 4) обмен молодью между гнездами (Длусский, 1967). Работами внутри гнезда заняты молодые особи. Для рыжих лесных муравьев описана группа муравьев-наблюдателей, закрепленных за отдельными частями купола: их реакциями на окружающее определяется поведение всех остальных муравьев, оказавшихся на поверхности гнезда (Мариковский, 1969). Показано, что эта группа состоит из старших и наиболее опытных особей. На куполе муравейника они несут функцию хранителей информации и в случае нарушения территории семьи восстанавливают систему фуражировочных дорог (Захаров, 1991).

Известно, что соотношение функциональных групп изменяется не только у семей различных видов, но также в семьях одного вида, что связано со стадией развития семьи и количеством расплода (Захаров, 1972). Привязанность у рыжих лесных муравьев к тому или иному роду деятельности относительна и связана с сезоном и потребностями семьи. Так, весной внушительная масса рабочих разогревает гнездо, формируя прогревочные пятна на его поверхности. Пик активности сборщиков пади приходится на середину лета, а к осени количество рабочих на колониях тлей сокращается. Показано, что у внутрignetовых рабочих распределение по функциональным группам более стабильное, а внегнездовые рабочие при необходимости легче меняют род занятий. Исключение составляет группа сборщиков пади. Экспериментально было показано, что семья, составленная только из сборщиков пади, расплода и самки, оказалась не жизнеспособной (Dobrzanska, 1959). Разделения функций в такой семье не произошло, муравьи оказались не способны даже питаться самостоятельно. Единственная задача, с которой справлялись сборщики пади, был уход за куколками.

Для видов с устойчивыми кормовыми участками характерно вторичное деление территории между индивидуальными рабочими и их небольшими группами. У муравьев *Formica s. str.* активные фуражиры (охотники и сборщики строительного материала) ведут самостоятельный поиск добычи, действуя на определенных поисковых участках (Dobrzanska, 1958). Между активными фуражирами наблюдается индивидуальная территориальная конкуренция (Захаров, 1991). Фуражиры, занятые сбором пади тлей, также отличаются высокой степенью привязанности к месту

работы – кормовому растению и конкретной колонии тлей. Долгое время группу сборщиков пади относили к пассивным фуражирам, рекрутируемых к источнику пищи активными особями, а деятельность их представлялась стереотипной и однообразной. Исследование организации работы сборщиков пади, выполненное на индивидуальном уровне, выявило систему профессиональной специализации в данной функциональной группе (Резникова, Новгородова, 1998а). Выделяются четыре подгруппы рабочих, выполняющих разные задачи на колониях тлей. «Пастухи» осуществляют основной уход за тлями и сбор пади. «Сторожа» наиболее агрессивны и охраняют колонию тлей от хищников, паразитов и конкурирующих муравьев. «Транспортировщики» переносят падь в гнездо. «Координаторы» заняты поиском новых колоний и привлечением к ним других муравьев. В опытах по удалению какой-то одной профессиональной группы было показано, что муравьи обладают гибкостью поведения. Первые две группы взаимозаменяемы, однако «сторожа» с задачей сбора пади справляются менее эффективно, чем «пастухи» (Резникова, Новгородова, 1998а). Разделение сборщиков пади на «профессиональные» группы обнаружено также для лугового муравья, однако у этого вида выделяются только 2 постоянные группы – «пастухи» и «сторожа». Транспортировкой пади занимаются обе группы. Функцию «координаторов» здесь выполняют «сторожа» как особи с более пластичным поведением (Новгородова, 2007).

Роль индивидуального и социального опыта рабочих в разделении труда

Способности к обучению и приобретаемый особью опыт играют заметную роль в жизни общественных насекомых. Явление это наиболее характерно для фуражиров, занимающихся освоением территории, поиском и добычей пищи. Способности к обучению фуражиров находить источник пищи, оценивать объем и запоминать местонахождение ресурсов описаны для многих видов общественных перепончатокрылых: ос (Мазохин-Поршняков, Карцев, 1984), шмелей (Raine, Chittka, 2007), медоносной пчелы (Seely, 1985; Menzel, 1990), муравьев (Wehner et al., 2004). Фуражиры пчел в течение жизни обучаются необходимым приемам сбора пыльцы и нектара из цветков самого разного строения. Этому способствует предпочтение особью растения одного вида в течение нескольких дней (Радченко, Песенко, 1994). Муравьи разных видов демонстрируют различные способы передачи информации о расположении источника пищи и привлечении к нему сородичей: от простых, таких как кинописис, бег тандемом и прокладывание химического следа, до наиболее сложной формы – дистанционного наведения (Длусский, 1981б). Для последнего способа характерна передача разведчиком информации о расположении источника пищи группе фуражиров, после чего они самостоятельно отправляются за сбором пищи. Феномен дистанционного наведения описан у медоносной пчелы и видов муравьев с высоким уровнем социальной организации. В семьях медоносной пчелы разведчица с помощью «языка танца» сообщает информацию об обильном кормовом участке анонимной группе рабочих, воспринимающих «танец» в данный момент (Frisch, 1956). У муравьев (*Formica polyctena*, *F. pratensis*, *F. sanguinea*, *Camponotus saxatilis* Ruzsky) разведчик передает информацию постоянной по составу группе фуражиров. Устойчивая совместная деятельность рабочей группы, основанной на персонализированных контактах, поведению требует формирования у муравьев долговременной памяти о социальном окружении (Резникова, Рябко, 1990).

Пространственная специализация фуражиров обнаружена у шмелей и многих видов муравьев вне зависимости от стратегии фуражировки. У муравьев-бегунков рода *Cataglyphis* Foerster в процессе индивидуального развития наблюдается увеличение продолжительности фуражировочных рейсов и эффективности добычи пищи за счет формирующейся с первого рейса привязанности к определенному сектору территории семьи. Работа в знакомой обстановке позволяет фуражирам быстрее ориентироваться и сокращает время, затрачиваемое на обследование участка и возвращение в гнездо (Wehner et al., 2004).

Особенно интересным представляется вопрос о соотношении врожденных предпочтений и приобретенного опыта в формировании поведения рабочих разной специализации. Для изучения сценариев развития поведения применяется метод депривационных экспериментов. Для этого используют «наивных» особей, выращенных в изоляции от взрослых особей своего вида, и сравнивают их поведение с таковым у животных из естественной среды (Меннинг, 1961). На примитивном виде муравьев *Cerapachys biroi* Forel, рабочие которого являются генетическими копиями

друг друга, показано, что неудачный фуражировочный опыт в раннем имагинальном возрасте «направляет» наивных муравьев вернуться в гнездо и специализироваться в нянек, тогда как особи с удачным ранним опытом поиска пищи становились впоследствии фуражирами (Ravary et al., 2007). В экспериментах с наивными семьями муравьев *Formica aquilonia* Yagow, отличающихся большим генетическим разнообразием, показано, что в основе специализации рабочих лежат врожденные поведенческие свойства. Наивные особи с низким уровнем агрессивности и способные избегать опасности становятся сборщиками пади, тогда как агрессивные особи, не избегающие хищников и конкурентов, специализируются как охранники и охотники. Приобретение опыта необходимо муравьям для формирования специфики исследовательского поведения и «шлифовки» тактик взаимодействия с «врагами», которые различны для охотников и охранников (Яковлев, 2010). В подобных экспериментах на муравьях *F. polyctena* показано, что при организации деятельности на колониях тлей в постоянной группе наивных рабочих не происходит разделения труда, наблюдаемого в естественных семьях. В данном случае имеют место не профессиональные группы (сторожей, пастухов, транспортировщиков, координаторов), а сборщики пади с некими усредненными характеристиками (Резникова, Новгородова, 1998б). Сходный результат был получен при изучении онтогенеза дистанционного наведения. В экспериментах с лабиринтом «бинарное дерево» изучали способность муравьев, выращенных в социальной изоляции, в составе рабочих групп решать поисковые задачи. При встраивании группы «наивных» рабочих в естественную семью *F. sanguinea*, они оказались не способны воспринять сигналы, передаваемые разведчиками, и в большинстве случаев переключались на работу внутри гнезда (Резникова, 1987; Харьков, Бородин, 1987). Для формирования тонких механизмов взаимодействия и разделения труда у высокосоциальных видов муравьев требуется приобретение специфического социального опыта (Резникова, 2007а). Виды с более простой системой организации труда отличаются меньшим вкладом социального опыта в развитие фуражировочного поведения. У муравьев *Myrmica rubra* (L.) для достройки и распространения в семье сложного стереотипа охоты на трудноуловимую добычу (коллембол) достаточно простых форм социального обучения (Reznikova, Panteleeva, 2008).

Концепции и подходы изучения разделения труда у общественных насекомых

При изучении организации работ в семье общественных насекомых существуют два подхода, по-разному оценивающие роль индивидуального рабочего в организации деятельности группы сородичей и семьи в целом. Первый подход является более распространенным среди исследователей. В основе его лежит концепция, рассматривающая семью общественных насекомых как «сверхорганизм», деятельность которого представляется стохастическим процессом и складывается из суммирования действий множества индивидуумов (Hölldobler, Wilson, 1990; Кипятков, 2007). Наблюдаемая специализация рабочих в основном связывается преимущественно с возрастными и морфологическими различиями особей (Oster, Wilson, 1978). При таком рассмотрении роль индивидуума в семье общественных насекомых (и, в частности, муравьев) оказывается мало изученной, так как она не представляется существенной. Значимая роль в организации работы семьи отводится химической коммуникации рабочих и разделению деятельности между разными субкастами (Hölldobler, Wilson, 1990). Следует отметить, что концепцию сверхорганизма, объясняющую поведение семьи с точки зрения стохастических взаимодействий ее членов, сложно применить к изучению мономорфных видов муравьев, семьи которых отличаются большим поведенческим разнообразием (Длусский, 1984).

В последние два десятилетия в рамках концепции сверхорганизма развивается направление исследований, рассматривающее организацию работы в семье муравьев не с позиции разделения функций между рабочими и ориентацией их на выполнение конкретных задач, а с точки зрения распределения задач (Gordon, 1999). В таких работах объектом исследования являются не рабочие особи, а сами задачи (фуражировка, охрана, уход за молодой и т.д.) и распределение массива рабочих по ним. В рамках этого подхода семью ставят в условия выбора места для переселения гнезда или другие критические ситуации и наблюдают модели взаимодействия массы рабочих, отмечая частоту переключения между задачами.

Близкой к предыдущему направлению можно считать молодую, но бурно развивающуюся область исследований, в рамках которой семью общественных насекомых представляют как децентрализованную самоорганизующуюся систему, а деятельность семьи – как сеть взаимодействия одинаковых единиц (рабочих «молекул»), поведение которых способно гибко меняться в зависимости от небольшого локального окружения (Camazine et al., 2001). Стоит отметить, что многие работы выполнены не столько на муравьях, сколько на математических моделях (Campos et al., 2001). Экспериментальные исследования, подтверждающие этот подход, выполнены на видах муравьев с невысокой (50–300 особей) численностью семьи и, соответственно, простой социальной организацией (Bourke, Franks, 1995). Излюбленными объектами здесь выступают муравьи рода *Temnothorax* Mayr (Robinson et al., 2009). Механизмы самоорганизации изучают на относительно простых задачах, стоящих перед семьей и решаемых одновременно большинством ее членов. В качестве таких модельных ситуаций выступают рытье ходов при постройке гнезда, прокладывание дорог к источнику пищи с помощью следовых феромонов и выбор подходящего гнезда для переселения семьи.

Противоположного взгляда на организацию семьи общественных насекомых придерживаются исследователи, рассматривающие разделение труда с позиции работы индивидуальных особей и деятельности рабочих групп в семье (Длусский, 1984; Резникова, Новгородова, 1998а). Изучая организацию труда в семьях муравьев, исследователи наблюдают, что одни индивидуумы (так называемые «ключевые рабочие») выполняют значительно большую долю работ по сравнению с другими (Robson, Traniello, 2000). Авторы различают три типа таких индивидуумов: «катализаторы», «организаторы» и «исполнители». «Катализаторы» запускают работу группы муравьев, а «организаторы» поддерживают активность рабочих-«исполнителей». Классическим примером значительного вклада индивидуума в решение жизненно важных задач семьи является деятельность группы разведчиков. У муравьев-жнецов *Pogonomyrmex barbatus* Smith разведчики-сторожа (30–50 особей из многотысячной семьи) первыми утром выходят из гнезда, обследуют территорию и с помощью «короткого» следа задают направление для фуражировки рабочим на целый день (Greene, Gordon, 2007). Поиском и выбором места для переселения семьи у медоносной пчелы занимаются сразу несколько десятков разведчиков, общее число которых составляет 3–5 % численности семьи. После продолжительной проверки качества потенциальных гнезд и проведения «конкурирующих танцев» между разведчиками, окончательное решение о переселении принимается всеми разведчиками при достижении определенного порога численности («кворума») разведчиков на лучшем из оцениваемых мест. Именно туда происходит массовое рекрутирование пчелиного роя (Seeley et al., 2006). На муравьях *F. polycetena* и *F. sanguinea* показано, что стоящие перед семьей сложные поисковые и ситуативные задачи выполняются компактными рабочими группами (3–8 особей), основанными на долговременных индивидуальных контактах и обмене информацией. Возможность перераспределения ролей между особями зависит от сложности задачи: разведчики и фуражиры не могут меняться ролями, и фуражиры не могут передавать сведения. Успех деятельности рабочих групп в значительной мере определяется когнитивными способностями разведчиков, которых по праву можно назвать «интеллектуальной элитой» муравейника (Резникова, 2007б; Reznikova, 2007).

В целом можно сказать, что подход, основанный на стохастических реакциях поведенчески выровненных особей, описывает организацию работ у видов с простой социальной организацией, но оказывается несостоятельным при изучении роли индивидуума у видов с высокой степенью социальной организации, когда многочисленные рабочие особи специализируются в течение продолжительного срока на выполнении определенных работ в семье.

Благодарности

Работа проводилась при поддержке РФФИ (грант № 12–04–31626–мол_а).

Литература

- Длусский Г.М. 1967. *Муравьи рода Формика*. М.: Наука. 236 с.
Длусский Г.М. 1981а. *Муравьи пустынь*. М.: Наука. 230 с.
Длусский Г.М. 1981б. Принципы коммуникации у муравьев. *Чтения памяти Н.А. Холодковского*, **33**: 3–33.

- Длусский Г.М. 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых. В кн.: *Поведение насекомых*. М.: Наука: 3–25.
- Захаров А.А. 1972. *Внутривидовые отношения у муравьев*. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А. 1978. Индивидуальная территориальная конкуренция у муравьев. *Журнал общей биологии*, **39**(3): 444–451.
- Захаров А.А. 1991. *Организация сообществ у муравьев*. М.: Наука. 277 с.
- Кипятков В.Е. 1985. *Происхождение общественных насекомых*. М.: Знание. 64 с.
- Кипятков В.Е. 2007. *Мир общественных насекомых*. М.: ЛКИ. 408 с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1989. Как оценить интеллект животных? *Природа*, **4**: 18–25.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М. 1984. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых. *Поведение насекомых*. М.: Наука: 95–118.
- Мариковский П.И. 1969. О разделении труда у муравьев группы *Formica rufa*. *Чтения памяти Е.В. Павловского*. Алма-Ата: 38–43.
- Меннинг О. 1982. *Поведение животных: Вводный курс*. М.: Мир. 360 с.
- Новгородова Т.А. 2003. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе. *Успехи современной биологии*, **123**(3): 229–233.
- Новгородова Т.А. 2007. Трофобиотические отношения муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) с тлями. *Успехи современной биологии*, **127**(2): 180–189.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. 1994. *Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea)*. СПб: Зоологический институт РАН. 350 с.
- Резникова Ж.И. 1983. *Межвидовые отношения муравьев*. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И. 1987. Развитие языка в семье муравьев и распределение информации в группах фуражиров. *Тезисы докладов VIII Всесоюз. мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса»*. Новосибирск: 186–189.
- Резникова Ж.И. 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля. *Зоологический журнал*, **82**(7): 816–824.
- Резникова Ж.И. 2007а. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы. *Успехи современной биологии*, **127**(2): 166–174.
- Резникова Ж.И. 2007б. Маленькие труженики большой науки. *Природа*, **12**: 25–34.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998а. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев. *Успехи современной биологии*, **118**(3): 345–356.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами. *Доклады Академии наук*, **359**(4): 572–574.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. 1990. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев. *Журнал общей биологии*, **51**(5): 601–609.
- Харькив В.А., Бородин Г.П. 1987. Фуражировочная активность семьи *Formica polyctena*, воспитанной без контакта с взрослыми особями. *Тезисы докладов VIII Всесоюз. мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса»*. Новосибирск: 207–210.
- Яковлев И.К. 2010. Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae). *Труды Русского энтомологического общества*, **81**(2): 180–187.
- Barron A.B., Schulz D.J., Robinson G.E. 2002. Octopamine modulates responsiveness to foraging-related stimuli in honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Physiology A*, **188**: 603–610.
- Ben-Shahar Y. 2005. The foraging gene, behavioral plasticity, and honey bee division of labor. *Journal of Comparative Physiology A*, **191**: 987–994.
- Billen J. 1982. Ovariolo development in workers of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **29**: 86–94.
- Bolton B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, **71**: 1–370.
- Bonabeau E., Dorigo M., Theraulaz G. 1999. *Swarm intelligence: from natural to artificial systems*. New York: Oxford University Press. 320 pp.
- Bourke A.F.G., Franks N.R. 1995. *Social evolution in ants*. Princeton: Princeton University Press. 529 pp.
- Brown J.J., Traniello J.F.A. 1998. Regulation of brood care in the dimorphic castes of the ant *Pheidole morrisi* (Hymenoptera: Formicidae): effects of caste ratio, colony size and colony needs. *Journal of Insect Behavior*, **11**: 209–219.
- Calabi P. 1989. Behavioral flexibility in Hymenoptera: A re-examination of the concept of caste. In: Trager E.J. (ed.). *Advances in Myrmecology*. Leiden: Brill Press: 237–258.
- Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R., Sneyd J., Theraulaz G., Bonabeau E. 2001. *Self-organization in biological systems*. Princeton: Princeton University Press. 560 pp.

- Campos M., Bonabeau E., Theraulaz G., Deneubourg J.L. 2001. Dynamic scheduling and division of labor in social insects. *Adaptive Behavior*, **8**: 83–92.
- Chittka L., Thomson J.D. 1997. Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**: 385–398.
- Crailsheim K., Hrassnigg N., Stabentheiner A. 1996. Diurnal behavioral differences in forager and nurse honeybees (*Apis mellifera carnica* Pollm). *Apidoogie*, **27**: 235–244.
- Dafni A., Kevan P.G., Husband B.C. 2005. *Practical pollination biology*. Cambridge: Enviroquest Ltd. 590 pp.
- Dobrzanska J. 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants. *Acta Biologicae Experimentalis*, **18**: 55–67.
- Dobrzanska J. 1959. Studies on the division of labour in ants genus *Formica*. *Acta Biologicae Experimentalis*, **19**: 57–81.
- Dornhaus A. 2008. Specialization does not predict individual efficiency in an ant. *PLoS Biol*, **6**(11): e285. doi:10.1371/journal.pbio.0060285.
- Feneron R., Durand J.L., Jaisson P. 1996. Relation between behaviour and physiological maturation in a ponerine ant. *Behaviour*, **133**: 791–806.
- Frisch K. 1956. The "language" and orientation of the bees. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **100**: 515–519.
- Giray T., Guzman-Novoa E., Aron C.W., Zelinsky B., Fahrbach S.E., Robinson G.E. 1999. Genetic variation in worker temporal polyethism and colony defensiveness in the honey bee, *Apis mellifera*. *Behavioural Ecology*, **11**: 44–55.
- Goetsch W. 1953. *Die Staaten der Ameisen. Zweite, ergänzte Auflage*. Berlin: Springer-Verlag. viii+152 pp.
- Gordon D.M. 1999. Interaction patterns and task allocation in ant colonies. In: Detrain et al. (eds). *Information processing in social insects*. Basel: Birkhuaser Verlag: 51–67.
- Greene M.J., Gordon D.M. 2007. How patrollers set foraging direction in harvester ants. *American Naturalist*, **170**: 943–948.
- Heinrich B. 1976. The Foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs*, **46**: 105–128.
- Hölldobler B., Wilson E. 1990. *The ants*. Berlin: Springer Verlag. 732 pp.
- Hölldobler B., Wilson E. 2009. *The superorganism. The beauty, elegance and strangeness of insect societies*. New York: W.W. Norton & Company. 522 pp.
- Holway D.A., Lach L., Suarez A.V., Tsutsui N.D., Case T.J. 2002. The ecological causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 181–233.
- Huang Z.-Y., Robinson G. E. 1999. Social control of division of labor in honey bee colonies. In: Detrain et al. (eds). *Information processing in social insects*. Basel: Birkhauser Verlag: 165–186.
- Jeanne R.L. 1991. Polyethism // In: Ross K.G., Matthews R.W. (eds). *The social biology of wasps*. Ithaca, New York: Cornell University Press: 389–425.
- Johnson B. R. 2003. Organization of work in the honeybee: a compromise between division of labour and behavioural flexibility. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, **270**: 147–152.
- Kolmes S. A. 1985. A quantitative study of the division of labour among worker honey bees. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **68**: 287–302.
- Le Moli F., Mori A. 1984. The effect of early experience on the development of "aggressive" behaviour in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **65**: 241–249.
- Leoncini I., Le Conte Y., Costagliola G., Plettner E., Toth A.L., Wang M., Huang Z., Becard J.M., Crauser D., Slessor K.N., Robinson G.E. 2004. Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**: 17559–17564.
- Libbrecht R., Oxley P.R., Kronauer D.J., Keller L. 2013. Ant genomics sheds light on the molecular regulation of social organization. *Genome Biology*, **14**(7): 212.
- Lindauer M. 1961. *Communication among social bees*. Cambridge: Harvard University Press. 143 pp.
- Lucas C., Sokolowski M.B. 2009. Molecular basis for changes in behavioral state in ant social behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**: 6351–6356.
- MacKay W. P. 1983. Stratification of workers in harvester ant nests (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **56**: 538–542.
- Menzel R. 1990. Learning, memory, and "cognition" in honeybees. In: Kesner R.P., Olton D.S. (eds). *Neurobiology of comparative cognition*. Hillsdale: Erlbaum: 237–292.
- Mertl A.L., Traniello J.F.A. 2009. Behavioral evolution in the major worker subcaste of twig-nesting *Pheidole* (Hymenoptera:Formicidae): does morphological specialization influence task plasticity? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **63**: 1411–1426.
- Michener C.D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Cambridge: Harvard University Press. 404 pp.

- Muscadere M.L., Willey T.A., Traniello J.F.A. 2009. Age and task efficiency in the ant *Pheidole dentata*: young minor workers are not specialist nurses. *Animal Behavior*, **77**: 911–918.
- Nelson C.M., Ihle K.E., Fondrk M. K., Page R.E.Jr., Amdam G.V. 2007. The gene vitellogenin has multiple coordinating effects on social organization. *PLoS Biology*, **5**(3): 673–677.
- O'Donnell S., Jeanne R. L. 1990. Forager success increases with experience in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, **39**(4): 451–454.
- Oster G.F., Wilson E.O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton: Princeton University Press. 352 pp.
- Page R. E., Scheiner R., Erber J., Amdam G. V. 2006. The development and evolution of division of labor and foraging specialization in a social insects (*Apis mellifera* L.). *Current Topics in Developmental Biology*, **74**: 253–286.
- Page R. E., Robinson G.E. 1991. The genetics of the division of labour in honey bee colonies. *Advances in Insect Physiology*, **23**: 118–169.
- Pankiw T., Page R.E. Jr. 1999. The effect of genotype, age, sex, and caste on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology, A*, **185**: 207–213.
- Porter S. D., Jorgensen C.D. 1981. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheeii* – a disposable caste. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **9**: 247–256.
- Raine N.E., Chittka L. 2007. Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis*, **29**: 179–199.
- Ravary F., Lecoutey E., Kaminski G., Chaline N., Jaisson P. 2007. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology*, **17**: 1308–1312.
- Reznikova Zh. 2007. *Animal intelligence. From individual to social cognition*. Cambridge: Cambridge University Press. 472 pp.
- Reznikova Zh. 2011. Division of labour and communication at the individual level in highly social *Formica* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Russian Entomological Journal*, **20**(3): 315–319.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. 2008. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns. *Acta Ethologica*, **11**(2): 73–80.
- Robinson E.J.H., Feinerman O., Franks N.R. 2009. Flexible task allocation and the organisation of work in ants. *Proceedings of the Royal Society Series B*, **276**(1677): 4373–4380.
- Robinson G. E. 1987. Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**: 329–333.
- Robson S.K., Traniello J. F. A. 2000. Key individuals and the organization of labor in ants. In: Detrain et al. (eds). *Information Processing in Social Insects*. Basel: Birkhauser Verlag: 239–259.
- Rosengren R. 1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. *Acta Zoologica Fennica*, **149**: 1–30.
- Schmid-Hempel P. 1992. Worker castes and adaptive demography. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**: 1–12.
- Schulz D.J., Robinson G.E. 1999. Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies: behaviourally related changes in the antennal lobes and age-related changes in the mushroom bodies. *Journal of Comparative Physiology A*, **184**(5): 481–488.
- Schulz D. J., Sullivan J.P., Robinson G.E. 2002. Juvenile hormone and octopamine in the regulation of division of labor in honey bee colonies. *Hormones and Behavior*, **4**(22): 22–31.
- Seeley T.D. 1995. *The wisdom of the hive. The social physiology of honey bee colonies*. Cambridge: Harvard University Press. 318 pp.
- Seeley T.D., Visscher P.K., Passino K.M. 2006. Group decision making in honey bee swarms. *American Scientist*, **94**(3): 220–229.
- Seid M., Traniello J.F.A. 2006. Age-related repertoire expansion and division of labor in *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae): a new perspective on temporal polyethism and behavioral plasticity in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60**: 631–644.
- Tibbetts E.A. 2004. Complex social behaviour can select for variability in visual features: a case study in *Polistes* wasps. *Proceedings of the Royal Society*, **271**: 1955–1960.
- Toth A.L., Robinson G.E. 2005. Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Animal Behavior*, **69**: 427–435.
- Van Doorn A. 1986. Investigations into the regulation of dominance behaviour and the division of labor in bumble bee. *Netherlands Journal of Zoology*, **37**(3/4): 255–276.
- Wehner R., Meier C., Zollikofer C. 2004. The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecological entomology*, **29**(2): 240–250.
- Weir J.S. 1958. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*. *Insectes Sociaux*, **5**: 97–128.
- West-Eberhard M.J. 1981. Intragroup selection and the evolution of insect societies. In: Alexander R.D., Tinkle D.W. (eds). *Natural selection and social behavior: Recent research and new theory*. New York: Chiron Press: 3–17.
- Wheeler D.E. 1991. Developmental basis of worker caste polymorphism in ants. *American Naturalist*, **138**: 1218–1238.

- Wilson E.O. 1971. *The insect societies*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. 548 pp.
- Wilson E.O. 1976. Behavioral discretization and the number of castes in an ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **1**: 141–154.
- Wilson E.O. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute. 104 pp.