

**Этологические аспекты функциональной специализации в семьях  
рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae)**

И.К. Яковлев

**Ethological aspects of task specialization in red wood ant  
(Hymenoptera: Formicidae) colonies**

I.K. Iakovlev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia. E-mail: IvanIakovlev@gmail.com

**Резюме.** Исследование функциональной специализации муравьев проведено с применением индивидуального тестирования особей в наборе опытов, моделирующих различные природные ситуации (встреча с конкурентом и потенциальным хищником, предметы естественного окружения). Выявлены существенные различия в поведении особей, принадлежащих к разным функциональным группам (сборщики пади, охранники, охотники): в уровне, специфике агрессивного и исследовательского поведения, в использовании реакций избегания опасности. Эксперименты с семьями «наивных» (выращенных в лаборатории) муравьев позволяют полагать, что 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. Для развития специфичных тактик взаимодействия с «врагами» муравьям, по-видимому, требуется опыт столкновений с ними.

**Ключевые слова.** Рыжие лесные муравьи, специализация, депривационный эксперимент, индивидуальный опыт, агрессивность, межвидовые отношения.

**Abstract.** Worker task specialization in ants was studied by means of individual behavioural tests simulating natural situations. In one series of experiments ants were offered models of grass, tree trunks and shelters; in another series of experiments collisions with competitors (alive ground beetles) and potential predators (a dummy blue tit) were simulated. Aphid milkers, guarders, and hunters displayed significant differences in levels of aggressiveness, as well as in traits of exploratory behaviour and in tendencies to avoid danger. Experiments with naive, laboratory reared ants enabled us to suggest that workers characterized with low level of aggressiveness and possessing the ability to avoid danger become aphid milkers, whereas aggressive ants not avoiding danger specialize in guarding and hunting. To develop specific defensive behavioural tactics, ants possibly need individual experience.

**Key words.** Red wood ants, task specialization, deprivation experiment, individual experience, aggressiveness, interspecific interactions.

## Введение

Разделение функций среди рабочих особей в семьях общественных перепончатокрылых является классическим примером реализации дискретной фенотипической изменчивости в популяциях. Для муравьев хорошо исследованы ситуации, когда выполняемые функции связаны с морфологической кастовой изменчивостью: специфическая форма челюстей и головы, существенные различия в размерах тела (Holldobler, Wilson, 1990). Однако у многих видов разграничение функций основано только на различиях в поведении. Вопросы об этологических механизмах разделения труда у высокосоциальных видов муравьев были поставлены еще в середине прошлого столетия (Dobrzanska, 1959), но они остаются невыясненными. Причина неудач, возможно, заключалась в методологическом подходе, основанном на изучении поведения «безличных» функциональных групп в семье (сборщики пади тлей, охотники, охранники, няньки, строители). Исследования на индивидуальном уровне позволили выявить у рыжих лесных муравьев систему дробного разделения труда («профессиональной» специализации) в пределах функциональной группы сборщиков пади: пастухи, сторожа, разведчики и транспортировщики (Резникова, Новгородова, 1998).

До сих пор оставались невыясненными этологические механизмы не только профессиональной специализации, но и разделения муравьев на основные функциональные группы. Можно полагать, что у муравьев функциональная и более глубокая «профессиональная» специализация основаны на сочетании психофизиологических и когнитивных характеристик, таких как уровень и количество агрессивных реакций, способность обучаться избегать опасности или решать определенные поисковые задачи (Reznikova, 2007). Однако связь этих характеристик с выполняемыми задачами до сих пор не была изучена.

## Материал и методика

Исследования проводились в 2008–2010 гг. в лабораторных условиях на рыжих лесных муравьях *Formica aquilonia* Yağow и *F. polyctena* Foerster. В основу методического подхода положено изучение индивидуального поведения муравьев в наборе тестов, моделирующих природные ситуации и исследование развития поведения с помощью депривационных экспериментов, когда вырабатываются «наивные», не имеющие опыта, особи и сравнивается их поведение с поведением интактных особей. В качестве модельных тест-объектов использовались: (1) хищные жужелицы рода *Pterostichus* Bonelli, 1810, как топических конкурентов рыжих лесных муравьев, вызывающих агрессивные реакции (Дорошева, Резникова, 2006), (2) чучело птицы – в качестве источника опасности и потенциального хищника, (3) установка с разными предметами, имитирующими природные объекты для изучения исследовательского поведения муравьев.

Тестирование муравьев по отношению к хищным жужелицам проводили на аренах (15 x 15 x 2 см), ссаживая их по одному с жуком. Для этого муравья с помощью кисточки помещали на арену и спустя 2–3 мин предъявляли жука в течение 10–15 минут. Фиксировали последовательность и продолжительность поведенческих реакций муравья. Подсчитывали частоту нападений на жука, встречаемость реакций, а также бюджет времени взаимодействия с жуком.

Для изучения индивидуальных реакций на объект опасности у муравьев, посещавших в лаборатории ветки с колониями тлей, использовали чучело синицы *Parus major* L. Чучело птицы несколько раз клювом подносили к муравью на расстоянии около 1 см и фиксировали реакции муравья. Сравнивали поведение групп сборщиков пади и охранников (о наборе групп см. ниже). Для этого группы муравьев (по 200–300 особей) заселяли в гнезда на отдельные лабораторные арены с колониями тлей. Спустя сутки отмечали, как охранники равномерно распределились на веточках с тлями и большую часть времени пребывали в положении покоя или настороженной позы, не контактируя с тлями и между собой. В группе сборщиков пади отмечали устойчивую работу на колониях тлей спустя несколько дней. После этого приступали к тестированию муравьев.

Характер исследовательского поведения муравьев оценивали с помощью установки, впервые примененной Ж.И. Резниковой (1983) в полевых экспериментах и адаптированной нами для лабораторных условий. Муравьев по одному помещали в контейнер (25 x 25 x 15 см) с предметами, имитирующими природные объекты: толщю травостоя представляла пенопластовая платформа

(45 x 10 x 20 мм) с воткнутыми в нее трубочками (50 x 1 x 1 мм), вертикальная пластина (45 x 20 мм) имитировала ствол дерева или возвышенность, а приподнятая над поверхностью на 3 мм горизонтальная пластина (45 x 20 мм) – опад или природное укрытие. Продолжительность пребывания особи на предметах фиксировали в течение 10 мин.

В первой серии экспериментов сравнивали поведение рабочих разной функциональной принадлежности, взятых из естественных условий (колония муравейников *F. aquilonia* и одиночное гнездо *F. polyctena* на участке смешанного леса на территории новосибирского Академгородка). Для этого использовали 3 контрольные, переселенные в лабораторию, семьи (по 500–1500 рабочих с самкой и расплодом) и 7 контрольных групп (по 50–100 особей), взятые из тех же гнезд. Охранников (в данном случае речь идет об охранниках гнезда) собирали у входов и с крышки лабораторного гнезда, пронося над ними препаративальную иглу и отбирая наиболее агрессивно нападающих муравьев. Сборщиков пади собирали в природе с колоний тлей. Охотников собирали на фуражировочных дорогах из особей, несущих добычу (мертвых беспозвоночных) в гнездо.

**Таблица 1.** Размеры групп муравьев, участвовавших в разных тестах.

Тесты	Контрольные семьи и группы			Наивные семьи		
	Сбп	Охр	Охт	Сбп	Охр	Охт
Топический конкурент	20	40	20	20	15	25
Объект опасности	30	30	–	96	–	–
Исследовательское поведение	20	19	20	20	20	–

*Примечание.* Сбп – сборщики пади, Охр – охранники, Охт – охотники.

Чтобы оценить вклад индивидуального опыта и наследственно обусловленных компонент поведения, принимающих участие в специализации рабочих, мы сравнивали поведение муравьев, принадлежащих к одной и той же функциональной группе, из «наивных» и контрольных семей. Для этого использовали 4 «наивные» семьи, состоящие из особей, выращенных из куколок в лаборатории и лишенных опыта общения со взрослыми особями, жертвами, врагами и прочими стимулами (по 300–800 рабочих с самкой и расплодом). Представителей функциональных групп выделяли на основе этограмм из меченых особей, выполнявших определенную работу не менее 1 недели. Сборщиков пади выделяли, выставляя на арену веточки с колониями тлей. Охранников собирали тем же способом, что и в контрольных семьях. 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 (5–10 недель после выхода из куколки) и соответствовал физиологически зрелому. Данные о размерах контрольных и наивных групп муравьев представлены в табл. 1. Всего проведено 505 тестов с разными особями, что составило 52 часа наблюдений.

## Результаты

Сравнительный анализ реакций муравьев, взятых из природы, показал, что члены разных функциональных групп существенно различаются по соотношению в их поведенческом репертуаре реакций избегания опасности, агрессивных и исследовательских реакций.

Мы выделили 10 поведенческих реакций, реализуемых муравьями при встречах с «врагами» (хищными жужелицами). Шесть из них мы отнесли к агрессивным реакциям: (1) выпад, (2) преследование, сопровождавшееся выпадами и короткими укусами, (3) агрессивное контактное обследование – когда муравей забирается на жука, покусывает и ощупывает его с раскрытыми жвалами, (4) короткий укус, длящийся не более 5 с, (5) продолжительный укус, длящийся более 5 с, (6) «мертвая хватка», когда муравей вцепляется в жука, сам его не отпускает более 1 мин и брызгает кислотой. К неагрессивным реакциям отнесли: (7) ощупывание жука антеннами, (8) обследование на расстоянии, (9) игнорирование, (10) избегание жука. Наиболее агрессивно на «врагов» реагировали охранники и охотники, нападая на жука почти с одинаково высокой частотой

(73.9±3.7 и 78.3±2.5 %, соответственно). При этом для охранников было характерно поведение, направленное на захват и удержание «врага». Продолжительные укусы демонстрировали 73 % охранников, а «мертвую хватку» – 20 %. В последнем случае жужелицы вступали в схватку и могли повредить или убить муравья. В группе охотников эти показатели оказались существенно ниже (табл. 2). Тактика поведения охотников была менее опасной для них, чем охранников, и состояла в том, чтобы прогнать «врага». В столкновениях с жуком они значительно 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 (табл. 2). Большая часть времени контактов с жуком у представителей этой группы приходилась на «мирные» контакты, включающие ощупывание, дистантное обследование, игнорирование и избегание жука (рис. 1). Важно отметить, что реакции избегания были обнаружены только в группе сборщиков пади (65 % особей) и включали повороты (более 90°) и огибание муравьем жука и/или ускорение движения во время контакта или непосредственно перед ним для предотвращения столкновения.

**Таблица 2.** Характеристики поведения взятых из природы разных групп муравьев в тестах с хищными жужелицами.

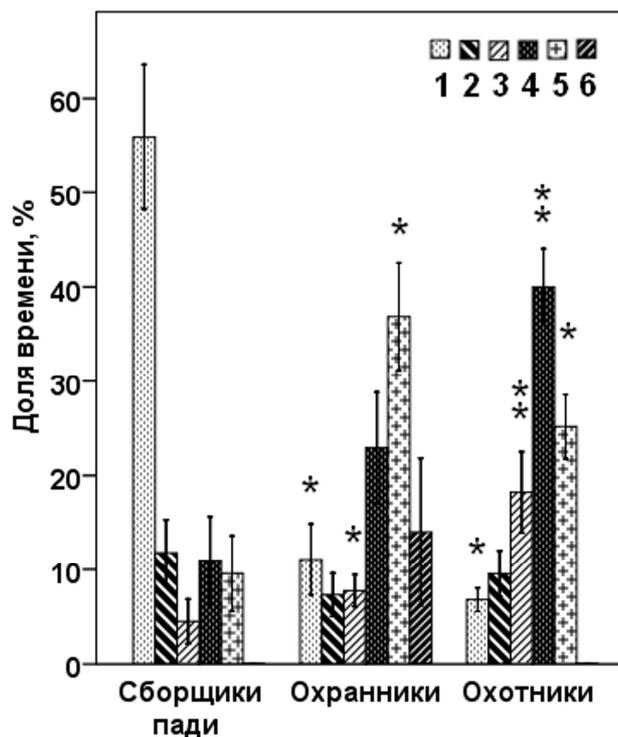
Функциональные группы	ЧН, %	Встречаемость агрессивных реакций, (в долях особей) %					
		1	2	3	4	5	6
Сборщики пади	28.7±6.4	80	35	40	60	0	0
Охранники	73.9±3.7*	100*	95*	90*	98*	73**	20**
Охотники	78.3±2.5*	95	95*	100*	100*	35*	0

*Примечание.* Частота нападений (ЧН) выражена в процентах от общего количества контактов муравья с жуком (mean±SEM). Обозначения: 1 – выпад, 2 – преследование, 3 – агрессивное обследование, 4 – короткий укус, 5 – продолжительный укус, 6 – мертвая хватка; \* – величина достоверно отличается от таковой у сборщиков пади, \*\* – величина достоверно отличается от таковой у сборщиков пади и охотников (для ЧН:  $p < 0.001$ ,  $t$ -критерий Стьюдента; для встречаемости:  $p < 0.05$ , точный тест Фишера).

При встрече с объектом опасности (чучелом птицы) на колониях тлей муравьи демонстрировали один из трех типов поведения. Первые два связаны с избеганием контакта: спрыгивание с ветки и перемещение по ней. Подобное поведение муравьев по отношению к нападающим на них птицам уже было отмечено: при появлении дятлов и синиц на посещаемых муравьями деревьях усиливался поток падающих с них муравьев (Naemig, 1997). Третий, агрессивный тип поведения муравьев на чучело птицы включает позы агрессии и настороженности, пробежки с раскрытыми жвалами и выпад. Обнаружено, что большинство сборщиков пади при предъявлении им чучела птицы демонстрировали избегание опасности (63 % особей), тогда как в группе охранников, сторожащих колонии тлей, таких особей оказалось 27 % ( $p < 0.01$ , критерий хи-квадрат).

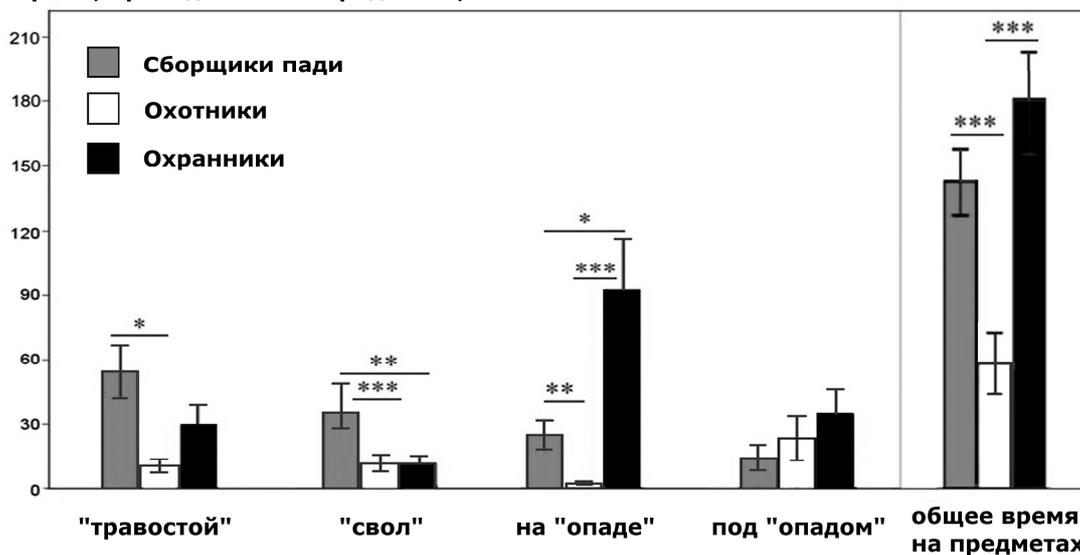
Муравьи разной функциональной принадлежности различались также в специфике исследовательского поведения. Сборщики пади изучали предметы, имитирующие травостой и ствол дерева значительно дольше охранников и охотников. Охранники же большую часть времени стояли в настороженной позе на предмете, имитирующем опад. Из трех групп охотники меньше всех проводили время за исследованием предметов, но при этом они отличались самой высокой подвижностью (рис. 2).

Распределение «неопытных» особей по функциональным группам (на срок от 1 до 6 недель), наблюдавшееся в семьях наивных муравьев, указывает на существенную изначальную разнокачественность рабочих особей. Нас интересовала связь между выбором круга задач (работа на колониях тлей, охрана гнезда или активная фуражировка) и описанными для контрольных групп поведенческими особенностями муравьев.

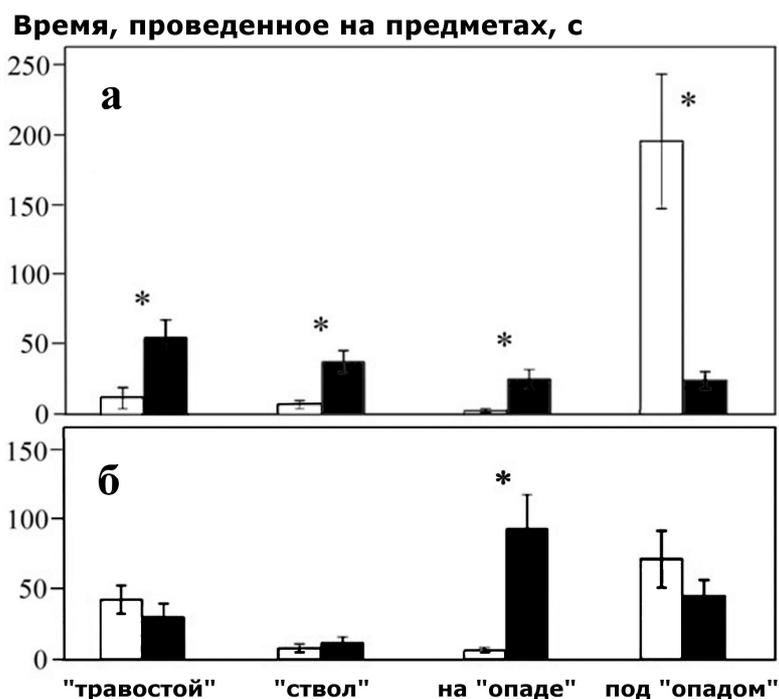


**Рис. 1.** Бюджеты времени взаимодействия с конкурентом у разных групп муравьев (в долях от общего времени взаимодействия, %). Обозначения: 1 – неагрессивные реакции, 2 – выпадения, 3 – преследования, 4 – агрессивное обследование, 5 – укусы, 6 – мертвая хватка; \* – значение достоверно отличается от такового у сборщиков пади, \*\* – значение достоверно отличается от такового у сборщиков пади и охранников ( $p < 0.05$ , Wilcoxon).

**Время, проведенное на предметах, с**



**Рис. 2.** Различия в исследовательском поведении между функциональными группами муравьев из контрольных семей (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , Wilcoxon).



**Рис. 3.** Различия в исследовательском поведении контрольных (черным) и наивных (белым) групп муравьев: (а) для сборщиков пади, (б) для охранников (\*  $p < 0.05$ , Wilcoxon).

Характер различий в агрессивности наивных рабочих по отношению к топическому конкуренту (хищным жужелицам) почти полностью совпал с распределением, 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;  $p < 0.01$ ,  $t$ -критерий Стьюдента). Исключение составили различия в тактиках нападения муравьев. Так, частота нападения у охотников из контроля была выше, чем в наивной группе ( $78.3 \pm 2.5$  и  $65.2 \pm 5.0$  %, соответственно,  $p < 0.05$ ,  $t$ -критерий Стьюдента). Однако в репертуаре наивных охотников присутствовала реакция мертвой хватки (у 36 % особей группы), что существенно отличало их поведение от тактики коротких укусов и преследований, используемой контрольной группой охотников с целью прогнать жука. При сравнении тактик охранников наблюдалась противоположная ситуация. Реакции продолжительных укусов и мертвой хватки, составляющие тактику захвата и удержания «врага» и присущие представителям контрольной группы охранников, встречались существенно реже в группе охранников из наивной семьи (73 и 27 % для укусов,  $p < 0.001$ ; 20 и 0 % для мертвой хватки,  $p = 0.063$ ; точный тест Фишера). Частота нападения также оказалась выше на уровне тенденции у охранников из контрольной семьи, чем в наивной группе ( $73.9 \pm 3.7$  и  $62.9 \pm 4.9$  %, соответственно,  $p = 0.082$ ,  $t$ -критерий Стьюдента).

Сравнивая реакции на потенциального хищника (синицу) у сборщиков пади из наивной и контрольной семей, мы на уровне тенденций обнаружили, что наивные муравьи в меньшей степени способны избегать опасности – спрыгивать или убежать по ветке (45 и 63 % особей, соответственно,  $p = 0.076$ , критерий хи-квадрат).

Сопоставление особенностей исследовательской активности выявило существенные различия в поведении групп сборщиков пади. Наивные сборщики проводили большую часть времени под предметом, имитирующем опад, в укрытии, тогда как контрольная группа с одинаковым интересом обследовала все предметы (рис. 3, а). Поведение охранников из обеих семей было сходным за исключением более длительного пребывания контрольными муравьями в настороженной позе на предмете «опад», воспринимаемый ими, по-видимому, как крышка лабораторного гнезда (рис. 3, б).

## Обсуждение и заключение

В депривационных экспериментах на рыжих лесных муравьях показано, что распределение рабочих на основные функциональные группы (сборщики пади, охотники, охранники) в семье основано на существенных поведенческих различиях, проявляющихся уже на ранних стадиях имагинального онтогенеза.

В контрольных семьях муравьев обнаружены характерные различия в уровне и специфике агрессивного поведения между рабочими разной функциональной принадлежности. Сборщики пади демонстрируют наименьший уровень агрессивности, тогда как охранники и охотники в равной степени нападают на «врага» (жука). Однако, поведенческие тактики, применяемые представителями этих двух групп, различны. Охранники стремятся захватить и удержать жука, используя для этого мертвую хватку и продолжительные укусы. Такое поведение является опасным для самих муравьев (Дорошева, Резникова, 2006). Во время продолжительных столкновений с муравьем хищные жужелицы часто вступают в схватку и тогда способны повредить или убить его. Тактика нападения охотников направлена на то, чтобы прогнать «врага» с территории, и она менее опасна для носителя. При столкновениях они больше времени проводят в преследовании, коротких укусах и агрессивном обследовании жука. Можно предполагать, что описанные различия в тактиках нападения рабочих связаны с характером выполняемых задач. Для охранников, большую часть времени караулящих входы в гнездо и колонии тлей, задача защиты семьи и ее ресурсов является приоритетной и может включать самопожертвование особи. Деятельность охотников (активных фуражиров) связана в первую очередь с поиском и добычей белковой пищи на кормовых участках и мобилизацией к ней пассивных фуражиров. Такой вид работ требует от рабочего быстро оценивать характер встречаемого объекта (добыча, топический конкурент и т.п.) и не менее быстрой реакции.

В семьях наивных муравьев обнаружены сходные различия в уровне агрессивности рабочих: охранники и охотники нападают на жука значительно чаще сборщиков пади. Однако, тактики нападения наивных муравьев иные, чем в контрольных группах. Наивные охранники не проявляли мертвой хватки, реже использовали продолжительные укусы и в целом вели себя менее агрессивно по сравнению с охранниками из контрольной семьи. Наоборот, поведение наивных охотников было подобно тактике захвата, применяемой охранниками из контрольных семей. Есть основания полагать, что для формирования специфичной тактики взаимодействия с «врагом», позволяющей избегать опасных продолжительных контактов, охотникам необходимо приобретение опыта столкновений.

В тестах с имитацией нападения хищника показано, что в контрольных семьях сборщики пади существенно чаще избегают опасности, чем охранники. Это согласуется с описанным выше характером реакций сборщиков пади на врагов (65 % особей группы избегали контактов). В группе наивных сборщиков пади частота спрыгивания и перемещения по ветке от объекта опасности оказалась (на уровне тенденции) ниже таковой у контрольной группы. Возможно, что, сталкиваясь в кроне деревьев с птицами и наблюдая за реакциями сородичей, сборщики пади совершенствуют поведение избегания опасности.

Специфика исследовательской активности у представителей разных функциональных групп из контрольных семей состоит в том, что охранники выбирают предметы, напоминающие сторожевые посты, а сборщики пади обследуют предметы, имитирующие травостой и ствол дерева. У наивных муравьев такой специфики не обнаружено. Можно предполагать, что формирование исследовательских предпочтений у муравьев связано с приобретением опыта.

В основе функциональной специализации муравьев, по-видимому, лежат следующие ключевые характеристики поведения: уровень агрессивности и способность избегать опасности. Муравьи с низким уровнем агрессивности и способные избегать опасности становятся сборщиками пади и, возможно, разведчиками, если судить по описанным ранее поведенческим характеристикам этой группы (Резникова, Новгородова, 1998). Агрессивные особи, не избегающие врагов и хищников, специализируются как охотники и охранники. Для проявления поведенческих реакций муравьев, лежащих в основе разделения функций в семье, индивидуального опыта практически не требуется. Приобретение навыков, по-видимому, необходимо для «шлифовки» тактик взаимодействия с врагами, которые различны для охотников и охранников.

## Благодарности

Работа проводилась под руководством Ж.И. Резниковой и поддержана грантами РФФИ (08–04–00489-а) и Президиума РАН по программе «Биоразнообразии» (грант 26.6).

## Литература

- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жужелиц // *Зоологический журнал*, **85**(2): 183–192.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Москва: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // *Успехи современной биологии*, **118**(3): 345–356.
- Dobrzanska J. 1959. Studies on the division of labour in ant genus *Formica* // *Acta Biologiae Experimentalis*, **19**: 57–81.
- Naemig P.D. 1997. Effects of birds on the intensity of ant rain: a terrestrial form of invertebrate drift // *Animal Behavior*, **54**(1): 89–97.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. The ants. Berlin: Springer Verlag. 732 p.
- Reznikova Zh. 2007. Animal intelligence. From individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press. 472 p.