

УДК 595.796:591.5

РАСПОЗНАВАНИЕ “ОБРАЗА ВРАГА” У РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

© 2011 г. Е. А. Дорошева, И. К. Яковлев, Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия

e-mail: elena.dorosheva@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2010 г.

Гипотезу о врожденном шаблоне восприятия и распознавания образа врага у рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* Yag. исследовали путем инициирования конфликтов муравьев с хищными жуками (топическими конкурентами муравьев). Использовались живые жуки и их модели, несущие различные признаки. В естественных условиях муравьи избирательно реагируют на такие признаки конкурентов, как темная окраска, наличие “выростов” (конечности, антенны), симметрия тела, скорость движения, запах. Сравнение поведения членов естественных семей и “наивных”, выращенных в лаборатории, показал, что муравьи, не имеющие опыта столкновения с конкурентами, агрессивно реагируют на целостный и достаточно реалистичный образ врага. Это позволяет предположить, что рыжие лесные муравьи обладают врожденным шаблоном, позволяющим опознавать потенциальных конкурентов. Выделение ключевых признаков и умение по отдельным деталям воспринять и достроить целостный образ, по-видимому, требует у муравьев накопления опыта.

Ключевые слова: распознавание образов, ключевые стимулы, онтогенез, рыжие лесные муравьи.

Одна из жизненно важных задач, с которой сталкиваются животные, – необходимость мгновенного принятия решений о том, к каким категориям относятся встречаемые ими объекты: жертва ли это, враг, опасный хищник, конкурент, которого следует прогнать, а возможно, сородич или потенциальный половой партнер. В основе способности к распознаванию жизненно важных объектов часто лежит действие специфических ключевых стимулов, “запускающих” соответствующие реакции. Ключевым стимулом может служить отдельный признак объекта, восприятие которого детерминировано генетически (обзор см.: Зорина и др., 1999). Комплекс признаков может складываться в определенный врожденный шаблон восприятия, в частности, и в “образ врага”. Целостность подобных образов предполагает не просто наличие суммы признаков, но и определенные отношения между ними. Восприятие жизненно важных объектов, основанное на врожденных шаблонах, носит универсальный характер для многих видов, включая человека (обзор см.: Reznikova, 2007). Например, недавно было показано, что схематические рисунки пауков (предположительно, объектов “врожденного страха”) в большей степени привлекают внимание пятилетних детей, чем схемы, хаотично составленные из тех же элементов (туловище, голова, конечности). Однако, дети, которых ознакомили с реалистичными изображениями пауков, стали проявлять больший интерес к “неправильным” изображениям. Актуализация врожденного образа привела к вычленению его характерных деталей,

которые стали распознаваться и соотноситься с шаблоном (Rakison, Derringer, 2008).

Вопрос о том, как происходит актуализация врожденных образов в ходе индивидуального развития, и как этот процесс влияет на “принятие решений” у животных, является одним из самых интересных и мало изученных в современной поведенческой экологии. Для насекомых важна проблема выбора решений в изменчивой и мало предсказуемой среде. В то же время, в многочисленных исследованиях последних лет на дрозофилах показано, что “плата” за способность обучаться у насекомых может быть весьма высока: отбор линий по соответствующим поведенческим признакам показал, что быстро обучающиеся дрозофилы обладают пониженной жизнеспособностью по многим параметрам (обзор см.: Dukas, 2008). Это говорит о том, насколько существенно для насекомых соблюдение баланса между гибким поведением и генетически запрограммированными реакциями. Распознавание “врожденных образов” у насекомых исследовано, главным образом, для видов, питающихся на растениях, и касается, в частности, предпочтений формы и размера цветов (Резникова и др., 2007; Giurfa, Menzel, 1997; Kelber, 2002). Распознавание “образа врага” у хищных насекомых, насколько нам известно, не изучалось. Стоит отметить, что и для позвоночных животных врожденное распознавание “типичного конкурента” (врага) оставалось неисследованным. Муравьи могут служить хорошей моделью для изучения роли врожденного

“образа врага” в процессах принятия решений у животных, так как они обладают сложным и разнообразным поведением, во многих отношениях сходным с поведением позвоночных (Длусский, 1984; Резникова, 2007).

В данной работе исследованы способности муравьев *Formica aquilonia* к распознаванию образа врага-конкурента. Использовалась ситуация конкурентных отношений рыжих лесных муравьев с хищными жужелицами. Ранее были выявлены этологические механизмы топической конкуренции этих насекомых (Дорошева, Резникова, 2006). В полевых и лабораторных экспериментах было показано, что рыжие лесные муравьи активно нападают на жуков, отпугивают их и вытесняют со своей кормовой территории. При этом они хорошо отличают не только жужелиц от чернотелок, но и представителей хищных видов (в частности, *Pterostichus magus*, *P. oblongopunctatus*, *P. melanarius*, *Carabus regalis*) от миксофитофагов (*Amara nitida*, *Harpalus rufymaeus*) (Дорошева, Резникова, 2006а). Представляется маловероятным, что каждый муравей, столкнувшись с жужелицей на охраняемой территории, полагается только на историю своего индивидуального и (или) социального опыта.

Мы предположили, что рыжие лесные муравьи обладают врожденным шаблоном восприятия врага. В работе эта гипотеза проверяется с помощью сравнительной оценки поведенческих реакций муравьев по отношению к живым врагам и к моделям, несущим различные признаки. Этот метод широко используется в этологии и поведенческой экологии, а по отношению к поведению насекомых он был впервые применен Тинбергеном (Tinbergen, 1951). Нас интересовало, насколько детально является врожденный образ врага, и как происходит его актуализация в ходе раннего имагинального онтогенеза муравья. Для ответа на эти вопросы мы выявляли набор ключевых признаков, на которые реагируют муравьи, взятые из естественных семей и выращенные в лаборатории вне контактов как со “взрослыми” муравьями, так и с потенциальными врагами и добычей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2000–2008 гг. в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка. Полевые эксперименты проводили на территории колонии *Formica aquilonia* (Yagrow). Для проведения лабораторных экспериментов группы муравьев брали из той же колонии. Были сформированы контрольная семья (1 тыс. рабочих с самкой из природы) и “наивная” (500 рабочих с самкой), состоящая из муравьев, выращенных из куколок и лишенных возможности встреч как со “взрослыми” рабочими особями, так и с добычей, хищниками и конкурентами. Семьи

жили в гнездах-формикариях (25 × 10 × 2 см), на отдельных аренах (0.8 × 1.5 м). Муравьи получали углеводную и белковую пищу в достаточном количестве.

Выявление ключевых признаков, по которым муравьи распознают “образ врага”. Муравьям предлагали модели жужелиц на фуражировочных дорогах крупных (более 100 см в диаметре) муравейников, на расстоянии 6–10 м от муравейника. Эксперименты проводились с 9.30 до 11.30 и с 15.00 до 18.00 ч, в периоды максимальной сезонной активности муравьев (июнь-июль).

Использовали шесть моделей жуков, изготовленных из замши и различающихся набором признаков: размером (1.5 и 3.0 см в длину), цветом (белые и темные), характером симметрии (симметричные, повторяющие характерные очертания тела хищного жука и асимметричные), наличием “конечностей” и “антенн”. Выбор размера моделей определялся средней длиной тела массовых видов хищных жужелиц, выявленных на территории исследуемой колонии (*Pterostichus* 1.5 см и *Carabus* 3.0 см). Каждую модель 20 раз выкладывали на фуражировочную дорогу, а также 20 раз перемещали вдоль дороги (с помощью нитки) со скоростью 6–7 см/с. Привлекательность модели для муравьев определяли как число муравьев, за минуту привлеченных моделью (обследующих ее, кусающих, тянущих). Различия в привлеченности для муравьев шести моделей, различавшихся серией признаков, неподвижных и передвигаемых (всего 12), определяли путем множественного сравнения Шеффе (Поллард, 1982). В ряду моделей также использовали мертвых жуков *Pterostichus magus* с конечностями и антеннами и без них; живых жуков *P. magus*; живых *C. regalis* — нативных и окрашенных белым мелом; живых *C. regalis*, завернутых в темную и белую ткань и шарики из тех же тканей сходного размера. Мертвых жуков и шарики из тканей, содержащие разные объекты, выкладывали на дорогу, а живых жуков выпускали в средней (по ширине) части дороги. Все эти объекты сравнивались по степени привлекательности для муравьев попарно (различались одним признаком), для сравнения использовали критерий Стьюдента. Всего проведено 420 тестов с 15 объектами.

Исследование развития в имагинальном онтогенезе реакций муравьев на “образ врага”. Муравьев из лабораторных семей тестировали индивидуально на малых аренах (15 × 15 см), предъявляя им жука или модель из замши (7 × 15 мм). В лабораторных опытах использовали 4 варианта моделей (рис. 1). Модель на аренах передвигали с помощью нитки с той же скоростью, что и на фуражировочных дорогах. Фиксировали все поведенческие реакции муравьев по отношению к моделям. Кроме того, в качестве тестовых объектов использовали живых жуков *Pterostichus magus* и *P. oblongopuncta-*

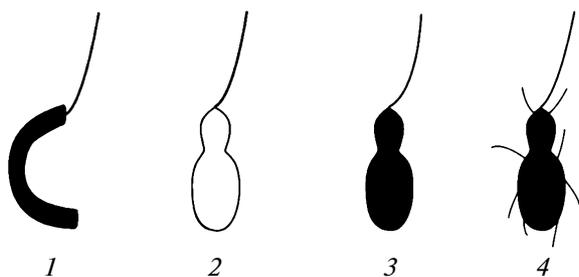


Рис. 1. Модели, предъявляемые муравьям на аренах: 1 – несимметричная темная; симметричные: 2 – белая; 3 – темная; 4 – темная, несущая выросты (“ноги” и “антенны”).

tus. Ранее было показано, что эти массовые конкуренты муравьев вызывают у них наиболее агрессивные реакции (Reznikova, Dorosheva, 2004).

В опытах участвовали две группы муравьев по 20 особей: недифференцированная группа “наивных” муравьев 3–5-недельного возраста и группа “охранников” из контрольной семьи. Возраст трех-пяти недель, по крайней мере, в лабораторных условиях, соответствует выходу рабочих из гнезда и началу фуражировки (Резникова, Новгородова, 1998). Каждый муравей участвовал в эксперименте только один раз. “Охранников” отбирали с крышки формикария и около входов, пронося над ними препаровальную иглу и собирая наиболее агрессивно нападающих на нее муравьев. Муравьев по одному ссаживали с живым жуком, в течение 15 мин фиксировали все поведенческие реакции муравья. Спустя 5–15 мин тех же муравьев тестировали на моделях, предъявляя их в случайном порядке, по одной, каждую в течение 15 мин. Всего проведено 200 предъявлений и зафиксированы количество и последовательность поведенческих реакций у 40 особей. Подсчитывали частоту встречаемости отдельных реакций для каждой группы муравьев, как процентное соотношение числа особей, которые хотя бы один раз демонстрировали реакцию в тесте с конкретной моделью или жуком, и общего количества протестированных муравьев (20 особей). Для определения среднего числа отдельных реакций в группе муравьев подсчитывали среднее значение

(и стандартное отклонение) количества реакций, совершенных муравьем в 15-минутном тесте. Гипотезы о различиях в частоте встречаемости реакций в каждой группе муравьев на разные объекты и между группами проверяли с использованием формулы Фишера для сравнения двух выборочных долей вариант и критерия хи-квадрат. Для сравнения среднего числа реакций, демонстрируемых муравьями в тестах с разными объектами и между группами муравьев, использовали критерий Вилкоксона (Dytham, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ключевые признаки, по которым муравьи распознают “образ врага”. В полевых экспериментах темный цвет и движение повышали привлекательность моделей ($p < 0.01$, для всех пар моделей; табл. 1, 2). Светлые объекты почти не привлекали муравьев, вне зависимости от размера и подвижности, а также наличия запаха (жук, завернутый в светлую ткань). Наличие “ног” и “антенн” увеличивало число агрессивных реакций муравьев по сравнению с реакциями обследования. Асимметричные модели оказались менее привлекательными, чем симметричные модели такого же размера (для передвигаемых моделей, соответственно, 5.0 ± 1.5 и 27.5 ± 2.5 ; для неподвижных – 3.8 ± 1.2 и 23.7 ± 1.9 ; $p < 0.01$).

Мертвый жук (неподвижный объект), как с конечностями и антеннами, так и без них, равно привлекал муравьев (24.4 ± 1.8 и 25.2 ± 2.2 особей за мин). Это меньше, чем в случае передвигаемых темных моделей, с конечностями и без, размером 1.5 см ($p < 0.01$). Однако стоит отметить, что если при предъявлении модели большинство муравьев лишь обследовали ее в течение 0.5–1.5 с и продолжали свой путь, то мертвого жука муравьи главным образом кусали и тянули. Если на моделях одновременно присутствовало 1–4 муравья, то вокруг жука к концу минуты наблюдения скапливалось до 17 особей. Светлоокрашенный живой *C. regalis* подвергался меньшему числу нападений муравьев, чем жук естественной окраски (8.4 ± 1.1 и 26.9 ± 3.3 муравьев соответственно; $p < 0.01$). Муравьи чаще подходили к *C. regalis*, завернутому в темную ткань, чем к шарикку сходно-

Таблица 1. Количество муравьев, проявивших интерес к разным моделям из замши (20 опытов продолжительностью 1 мин, $X \pm m$)

| Модели | Симметричные | | | | | Несимметричная |
|---------------|----------------|---------------|----------------|---------------|----------------|----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| Передвигаемые | 27.5 ± 6.4 | 7.3 ± 3.9 | 30.1 ± 5.2 | 6.9 ± 3.1 | 34.3 ± 5.4 | 5.0 ± 3.8 |
| Неподвижные | 23.7 ± 4.9 | 3.1 ± 3.0 | 12.9 ± 3.6 | 2.8 ± 2.8 | 15.6 ± 6.1 | 3.8 ± 3.1 |

Примечания. 1 – темная 3 см длиной, 2 – белая 3 см длиной, 3 – темная 1.5 см длиной, 4 – белая 1.5 см длиной, 5 – темная 1.5 см длиной с “ногами” и “антеннами”, 6 – темная 3 см длиной.

Таблица 2. Достоверность различий в предпочтении муравьями разных моделей (тест множественных сравнений Шеффе)

| № | 1п | 1н | 2п | 2н | 3п | 3н | 4п | 4н | 5п | 5н | 6п | 6н |
|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1п | | 0.97 | * | * | 0.47 | * | * | * | * | * | * | * |
| 1н | 0.97 | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | * |
| 2п | * | * | | 0.36 | * | 0.04 | 1.00 | 0.27 | * | * | 0.98 | 0.67 |
| 2н | * | * | 0.36 | | * | * | 0.54 | 1.00 | * | * | 0.99 | 1.00 |
| 3п | 0.47 | * | * | * | | * | * | * | 0.38 | * | * | * |
| 3н | * | * | 0.04 | * | * | | 0.02 | * | * | 0.93 | * | * |
| 4п | * | * | 1.00 | 0.54 | * | 0.02 | | 0.43 | * | * | 0.99 | 0.82 |
| 4н | * | * | 0.27 | 1.00 | * | * | 0.43 | | * | * | 0.98 | 1.00 |
| 5п | * | * | * | * | 0.38 | * | * | * | | * | * | * |
| 5н | * | * | * | * | * | 0.94 | * | * | * | | * | * |
| 6п | * | * | 0.98 | 0.99 | * | * | 0.99 | 0.98 | * | * | | 1.00 |
| 6н | * | * | 0.67 | 1.00 | * | * | 0.82 | 1.00 | * | * | 1.00 | |

Примечания. Нумерация моделей как на табл. 1, п – модели, передвигаемые с помощью нитки; н – неподвижные модели; * – достоверные различия между числом муравьев, привлеченных парой моделей, достоверность $p < 0.01$.

го размера из той же ткани без жука, т.е. не имеющему запаха жужелицы (15.8 ± 1.4 и 6.7 ± 1.1 особей, соответственно; $p < 0.01$). Шарик, в который был завернут жук, муравьи не только обследовали, но также кусали, пытались тащить, хотя и недолго (несколько секунд, т.е. меньше, чем при предъявлении мертвых жуков). Различий между числом муравьев, привлеченных *C. regalis*, завернутым в белую ткань, и шариком из белой ткани не выявлено (4.1 ± 1.2 и 5.5 ± 1.4 муравьев за минуту, соответственно; $p = 0.07$). В обоих случаях это число было втрое меньше, чем для темного шарика с жуком.

Развитие в имагинальном онтогенезе реакций муравьев на “образ врага”. На основе выявленных в полевых экспериментах наиболее значимых для муравьев признаков жужелиц, мы исследовали в лаборатории процесс актуализации “образа врага”. Проанализировав 200 этограмм контрольных и “наивных” муравьев, мы выделили следующие агрессивные реакции муравьев, ранжированные по степени возрастания агрессивности:

1. Выпад: выпад вперед, с раскрытыми жвалами, иногда с захопыванием их “вхолостую” по направлению к передвигающемуся объекту;
2. Короткий укус: укус объекта, длящийся менее 5 с;
3. Продолжительный укус: укус объекта, длящийся 5 или более с;
4. “Мертвая хватка”: муравей вцепляется в объект, обхватывая его ногами, брызгает кислотой, не отпускает минуту и более;
5. Преследование: муравей преследует объект не более чем в 6 см от него, при этом может совершать выпады или короткие укусы.

Сравнение этограмм представителей контрольной и “наивных” семей показало, что при взаимодействии с живыми жуками они демонстрируют сходные спектры поведенческих реакций (табл. 3). Исключение составила реакция “мертвой хватки”, которая не наблюдалась у “наивных” муравьев, тогда как 20% муравьев из базовой семьи демонстрировали ее при встречах с жуком. При сходстве набора поведенческих реакций наблюдались количественные различия между членами контрольной и “наивной” семей. Продолжительные укусы и преследования врага в группе “наивных” муравьев встречались у меньшего числа особей, чем в контрольной группе (25 и 45% против 70 и 100% особей, соответственно; $p < 0.05$).

Большинство особей обеих групп (от 85 до 100% в обеих группах) совершали выпады и короткие укусы в тестах с живым жуком и темными симметричными моделями, с “конечностями” и без. Представители контрольной группы, взаимодействуя с живым жуком, совершали существенно больше коротких укусов, чем “наивные” му-

Таблица 3. Встречаемость (%) различных реакций в группах наивных и контрольных муравьев при взаимодействии с жуком

| Семья | Поведенческие реакции | | | | |
|-------------|-----------------------|-----|----|----|-----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| “Наивная” | 100 | 100 | 25 | 0 | 45 |
| Контрольная | 100 | 100 | 70 | 20 | 100 |

Примечания. 1 – выпад, 2 – короткий укус, 3 – продолжительный укус, 4 – “мертвая хватка”, 5 – преследование.

Таблица 4. Число ($X \pm t$) реакций муравьев из контрольной и “наивной” семей в 15-минутных тестах с моделями и жуком

| Семьи | Реакции | Модели | | | | Жук |
|-------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| “Наивная” | Выпады | 0.8 ± 0.7 | 0.3 ± 0.6 | 4.9 ± 2.6 | 3.2 ± 1.2 | 12.5 ± 5.3 |
| | Короткие укусы | 1.6 ± 1.3 | 0 | 3.4 ± 1.5 | 3.8 ± 2.1 | 11.6 ± 2.9 |
| Контрольная | Выпады | 1.2 ± 0.9 | 1.4 ± 1.6 | 4.5 ± 2.8 | 7.4 ± 3.1 | 8.9 ± 3.7 |
| | Короткие укусы | 2.3 ± 1.5 | 0.8 ± 1.3 | 5.0 ± 4.0 | 6.2 ± 4.1 | 21.1 ± 6.7 |

Примечание. Нумерация моделей как на рис. 1.

равьи (21.1 ± 6.7 и 11.6 ± 2.9 , соответственно; $p < 0.01$). При этом “наивные” муравьи совершали больше выпадов, чем муравьи из “дикой” семьи (12.5 ± 5.3 и 8.9 ± 3.7 , соответственно; $p < 0.01$). Члены обеих семей совершали больше коротких укусов живого врага, по сравнению с темной симметричной моделью, несущей “конечности” (контрольная группа: 21.1 ± 6.7 и 6.2 ± 4.1 , $p < 0.01$; “наивная” группа: 11.6 ± 2.9 и 3.8 ± 2.1 , $p < 0.01$) (табл. 4). В тестах с моделями наивные муравьи демонстрировали только выпады и короткие укусы, тогда как члены контрольной семьи, помимо этих реакций, совершали продолжительные укусы (рис. 2).

Во всех группах муравьев белый цвет модели значимо снижал встречаемость выпадов ($p < 0.05$) и коротких укусов ($p < 0.05$; рис. 3). Несимметричная форма модели уменьшала частоту встречаемости выпадов лишь на уровне тенденции, достоверные различия в количестве выпадов выявлены только для пары “несимметричная модель” –

“черная симметричная модель без выростов” ($p < 0.05$; рис. 3). Добавление “конечностей” вызвало на уровне тенденций увеличение частоты встречаемости продолжительных укусов в контрольной группе (рис. 2). 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” (табл. 4). Для “наивной” группы линейная зависимость в изменении частоты выпадов по отношению к этому ряду моделей не выявлена (соответственно, 0.8 ± 0.7 ; 4.9 ± 2.6 ; 3.2 ± 1.2 выпадов).

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 ($p < 0.05$), тогда как наличие симметрии имеет равное значение для обеих групп (рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно данным полевых и лабораторных экспериментов признаки, привлекающие муравьев в моделях конкурентов, распознаются ими в определенной последовательности. Темный цвет и наличие двусторонней симметрии выступают как первичные визуальные признаки. Они привлекают внимание муравьев и “включают” реакцию на движение, размер и запах жука, не проявляющуюся для белых моделей. Для темных симметричных моделей такие признаки, как движение и наличие конечностей, оказались аддитивны по своему воздействию на поведение муравьев. Выраженные реакции муравьев на жуков, завернутых в темную ткань, а также на мертвых жуков, как с конечностями, так и без них, указывает на то, что муравьи в значительной степени используют запах при распознавании жужелиц – потенциальных “врагов”. Реакция на универсальные запаховые сигналы, связанные с питанием животной пищей, описана для многих видов бес-

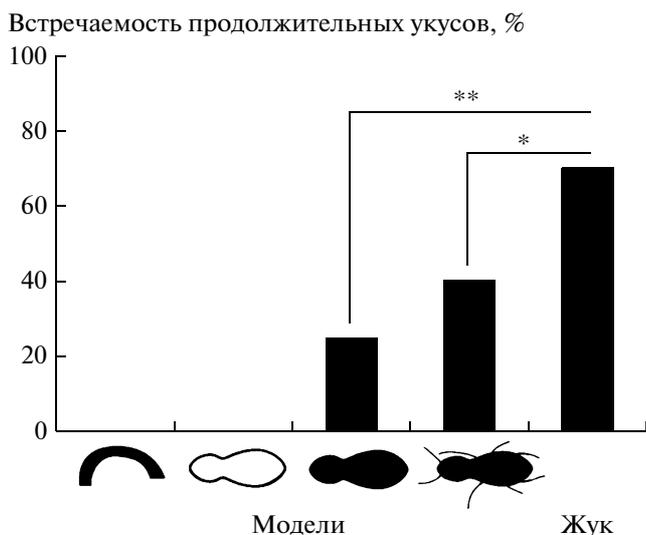


Рис. 2. Встречаемость продолжительных укусов в контрольной группе муравьев в тестах с моделями и жуком (формула Фишера, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).

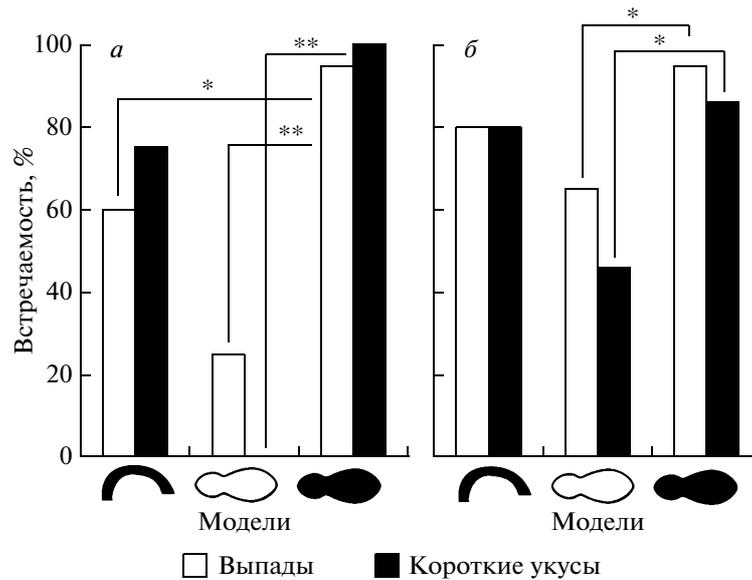


Рис. 3. Встречаемость выпадов и коротких укусов в “наивной” (а) и контрольной (б) группах в тестах с моделями (критерий χ^2 , * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).

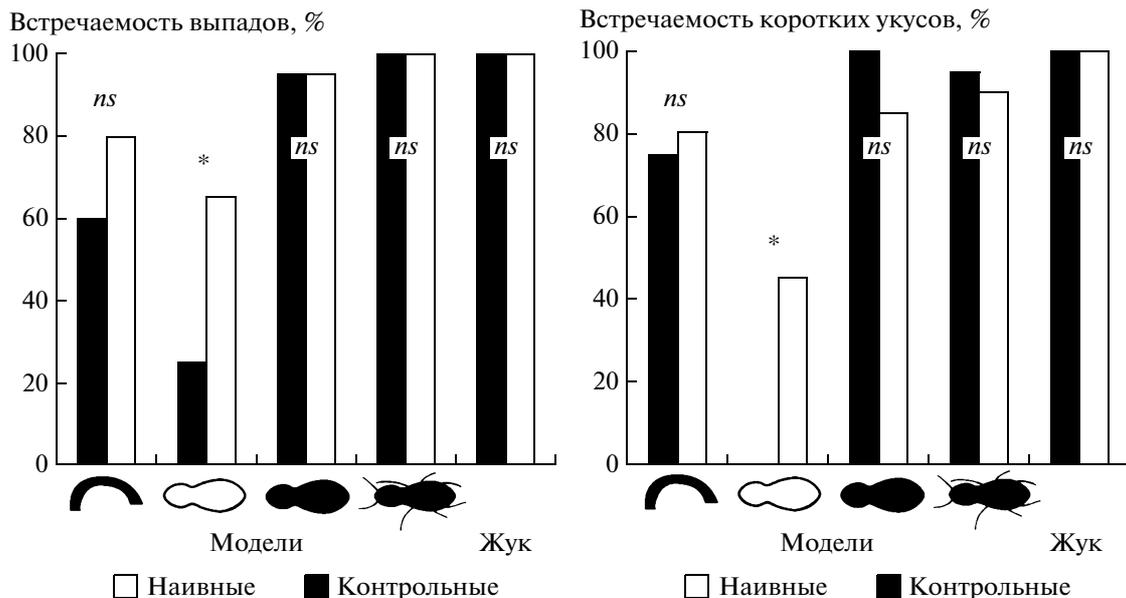


Рис. 4. Встречаемость выпадов и коротких укусов по отношению к моделям и жуку в группах “наивных” и контрольных муравьев (критерий χ^2 , * $p < 0.05$).

позвоночных — главным образом, при изучении избегания потенциальных хищников (обзор в: Grostal, Dicke, 1999).

“Наивные” муравьи (в возрасте 3–5 недель), не контактировавшие ранее с врагами и добычей, проявляют агрессивные реакции с первой встречи, как с живым жуком, так и с его муляжом. По отношению к живому жуку “наивные” муравьи демонстрировали меньше реакций “высокой степени агрессивности” (преследования и

продолжительных укусов) и не проявляли реакцию “мертвой хватки”. Это, видимо, объясняется недостаточной зрелостью агрессивного поведения у муравьев данного возраста. В то же время число коротких укусов для диких муравьев выше, а выпадов при взаимодействии с жуком “наивные” муравьи совершали значительно больше, чем муравьи контрольной группы. Как показали эксперименты с моделями, при распознавании потенциальных врагов “наивные” муравьи исполь-

зуют, главным образом, те же визуальные признаки, что и члены естественных семей. Темный цвет и двухсторонняя симметрия моделей больше привлекают внимание, чем белый цвет и несимметричная форма моделей. Это позволяет достаточно уверенно предположить наличие врожденного “образа врага” у рыжих лесных муравьев. Однако этот образ у муравьев 3–5 недельного возраста является менее “точным”, чем у муравьев из естественной семьи. Прежде всего, стоит отметить существенную разницу в реакциях наивных муравьев на модели и на живого жука. Хотя продолжительные укусы и преследования встречались у меньшего числа членов “наивной” группы, чем у контрольных муравьев, но все же они определенно проявлялись, и при этом только по отношению к живому врагу, но не к модели. Далее, сравнивая отношение к моделям у членов обеих групп, можно сказать, что темный цвет модели выступает более значимым признаком для “наивных” муравьев, чем для контрольных, поскольку его отсутствие (белая модель) практически полностью “выключает” агрессивные реакции у членов первой группы. “Наивные” муравьи оказались не способны выделять выросты, имитирующие “антенны” и “ноги” жука, как ключевой признак врага. Добавление модели конечностей повышало ее привлекательность только для муравьев контрольной группы. Получается, что муравьи, ранее не встречающиеся с жужелицами, адекватно реагируют на живого жука, с его сочетанием характерных признаков, а их реакции на отдельные признаки моделей отличаются от реакций членов естественных семей.

В целом, можно полагать, что на ранних этапах имагинального онтогенеза, соответствующих возрасту выхода фуражиров из гнезда, муравьи, не имеющие опыта столкновений с различными объектами, реагируют на целостный, и при этом достаточно реалистичный “образ врага”. Для проявления агрессивных реакций, по-видимому, требуется достаточно точное соответствие объекта врожденному шаблону. Выделение отдельных ключевых признаков и умение по отдельным деталям “ухватить” и достроить целостный образ, по-видимому, требует у муравьев определенной шлифовки. Требуются дополнительные эксперименты для того, чтобы выявить относительную роль в этом процессе индивидуального, социального опыта и физиологического созревания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантами РФФИ (08-04-00489-а), Президиума РАН по программе “Биоразнообразие”, ЭП РФФИ и ЭП СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М.*, 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука. С. 3–25.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И.*, 2006. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia*) и жужелиц (Carabidae) // Журн. общей биологии. Т. 67. № 3. С. 190–206. – 2006а. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жужелиц // Зоол. журн. Т. 85. № 2. С. 183–192.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.*, 1999. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ. 383 с.
- Поллард Дж.*, 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Резникова Ж.И.*, 2007. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи соврем. биол. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.*, 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- 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. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 173–196.
- Dukas R.*, 2008. Evolutionary biology of insect learning // Annu. Rev. Entomol. V. 53. P. 145–160.
- Dytham C.*, 2005. Choosing and using statistics: a biologist's guide. 2nd. ed. Blackwell publishing. 249 p.
- Giurfa M., Menzel R.*, 1997. Insect visual perception: complex abilities by simple nervous systems // Current Opinion in Neurobiology. V. 7. P. 505–513.
- Grostal P., Dicke, M.*, 1999. Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions // Behavioral Ecology. V. 10. P. 422–427.
- Kelber A.*, 2002. Pattern discrimination in a hawkmoth: Innate preferences, learning performance and ecology // Proc. R. Soc. London B. V. 269. P. 2573–2577.
- Rakison D.H., Derringer J.*, 2008. Do Infants Possess an Evolved Spider-Detection Mechanism? // Cognition. V. 107. P. 381–393.
- Reznikova Zh.*, 2007. Animal intelligence. From individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press. 472 p.
- Reznikova Zh., Dorosheva E.*, 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // Pedobiologia. V. 48. P. 15–21.
- Tinbergen N.*, 1951. The Study of Instinct. Oxford: Clarendon Press. 228 p.

INNATE TEMPLATE FOR ENEMY SPECIFICATION IN RED WOOD ANTS**E. A. Dorosheva, I. K. Iakovlev, Zh. I. Reznikova***Institute Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia
e-mail: elena.dorosheva@mail.ru*

Innate template for enemy specification in red wood ants *Formica aquilonia* Yarr was investigated by means of initiating collisions between ants and predatory ground beetles, their competitors for space. Alive beetles were used in experiments, as well as models with several characteristic features. In natural situations, ants respond selectively to different features of possible competitors such as coloration, the presence of “offshoots” (legs, antennae), body symmetry, rate of movements, and smell. The comparison of the behavior in members of the natural ant colonies and of naive laboratory reared groups revealed that naive ants that had no experience of collisions with competitors reacted aggressively to an integral and realistic image of an enemy. The red wood ants were suggested to enjoy an innate template of enemy. At the same time, it definitely demands the experience from ants to select key features and grasp significant details in order to interpret the whole image of a potential competitor.