

Индивидуальные поведенческие характеристики разведчиков и мобилизованных фуражиров у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera: Formicidae)

Individual behavioural features of scouts and recruits in red wood ants (Hymenoptera: Formicidae)

Н.В. Ацаркина*, И.К. Яковлев**, Ж.И. Резникова**, ***
N.V. Atsarkina*, I.K. Iakovlev**, Zh.I. Reznikova**, ***

* Научно-исследовательский институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского, МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы 1, стр. 40, Москва 119992 Россия. E-mail: azarkina@yahoo.com.

* The A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University, Leninskiye Gory 1, bldg 40, Moscow 119992 Russia.

** Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: ivaniakovlev@gmail.com.

** Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

*** Новосибирский государственный университет, Пирогова 2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: zhanna@reznikova.net.

*** Novosibirsk State University, Pirogova Str. 2, Novosibirsk 630090 Russia.

Ключевые слова: муравьи, распределение ролей, разведчики, фуражиры, поведение, исследовательская активность, агрессивность, память.

Key words: ants, division of labour, scouts, recruits, behaviour, exploratory activity, aggression, memory.

Резюме. Функциональная организация семьи у рыжих лесных муравьев основана на стабильной системе разделения труда между рабочими, включающей глубокую «профессиональную» специализацию сборщиков пади. В данной работе с помощью специально разработанного набора тестов исследованы поведенческие характеристики, отличающие разведчиков *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 и мобилизуемых ими для сбора углеводной пищи фуражиров от рабочих, выполняющих другие функции в семье. Для выявления разведчиков и мобилизованных фуражиров использовали экспериментальную схему «бинарное дерево» [Reznikova, Ryabko, 1990]. Выяснилось, что разведчики являются однородной группой с высоким уровнем исследовательской активности и способностью часто переключаться на разные виды деятельности. Специфика исследовательской активности указывает на сходство разведчиков со сборщиками пади (без учёта их «профессиональной» специализации). Мобилизованные фуражиры, по своей высокой подвижности и сравнительно низкой исследовательской активности, наиболее сходны с охотниками. По уровню агрессивности, проявляемому в тестах «встреча с врагом», разведчики и привлечённые ими фуражиры занимают промежуточное положение между мирными сборщиками пади и агрессивными охотниками и охранниками. Примечательными чертами разведчиков являются преобладание исследовательских реакций по отношению к врагу, полное отсутствие проявления реакции «мёртвой хватки», смертельно опасной для муравьев и характерной для охранников, а также относительно высокая частота реакции избегания врага, отсутствующая в репертуаре охранников и охотников. По предварительным данным, полученным в тестах «по-

иск выхода из лабиринта», можно полагать, что разведчики запоминают путь лучше и сохраняют память о нём дольше, чем мобилизуемые ими фуражиры. Муравьи используют сходные поведенческие программы в принципиально разных ситуациях, что можно считать проявлением «поведенческого синдрома».

Abstract. In red wood ants the functional organization of a colony is based on stable division of labor among workers including deep «professional» specialization of honeydew collectors. Here we investigate distinguishing behavioral features in scouts and foragers of *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 in the process of carbohydrate food collection by means of a purposefully designed battery of tests. To reveal scouts and recruits the experimental paradigm of «binary tree» [Reznikova, Ryabko, 1990] was used. Scouts appeared to be an invariable group characterised by a high level of exploratory activity and high frequency of switching between different behaviours. They share with honeydew collectors (without taking into account their «professional» specialization) certain specific features of exploratory behaviour. Recruits share with hunters such characteristics as high agility and relatively low level of exploratory activity. With respect to their level of aggressiveness, which they display in the test «meeting with an enemy», scouts and recruits can be placed between peaceful honeydew collectors and aggressive hunters and guards. The distinguishing features of scouts are their predominantly exploratory reactions towards the enemy, the absence of the «death grip» reaction which is characteristic for guards and hunters, and relatively high frequency of the reaction of avoidance, which is absent in the repertoire of hunters and guards. Preliminary results of the test «search for

the exit in the maze» enable us to suggest that scouts remember their way better and keep memory longer than recruits. Ants possess stable sets of behavioural features than can be considered a «behavioural syndrome».

Функциональная организация семьи общественных насекомых — одна из фундаментальных проблем, восходящих к идее Ч. Дарвина о семье как единице естественного отбора, и до сих пор таящая в себе множество загадок, связанных с природой изменчивости рабочих особей. Несмотря на большое количество теорий, объясняющих организацию поведения общественных насекомых в семье, ни одна из них до сих пор не была построена на экспериментально доказанных постулатах. Ещё 30 лет назад Г.М. Длусский отметил, что первым этапом на пути к созданию такой теории должно быть выяснение механизмов и принципов организации взаимодействия особей в малых группах при выполнении различных задач, но остаётся непонятным, чем определяется та или иная роль каждой конкретной особи в каждый конкретный момент при работе в группе [Длусский, 1984]. Такое положение сохранялось до недавнего времени. Попытки объяснить общие принципы организации сообществ путём экстраполяции представлений, полученных на видах муравьёв с небольшими семьями [Robinson et al., 2009], не могут считаться успешными. Как правило, рабочие в таких семьях эквипотенциальны, то есть, легко переключаются на любую работу [Резникова, Пантелеева, 2003]. Важное свойство, отличающее функциональную организацию семей у высоко социальных видов, таких, как *Formica s. str.*, — это стабильное разграничение функций [Dobrzanska, 1959] и постоянство индивидуального состава рабочих групп муравьёв, осуществляющих совместную деятельность длительное время, до нескольких дней и даже недель [Reznikova, 2011]. На этой основе работает сложная система коммуникации, основанная на дистантном наведении и существенных различиях между разведчиками и фуражиром в способностях к запоминанию, обучению и к передаче информации [Резникова, Рябко, 1990; Reznikova, Ryabko, 2011]. На той же основе функционирует система дробного разделения труда, то есть, «профессиональной» специализации, описанной для одной из функциональных групп у *Formica s. str.* Группа сборщиков пади у этих видов включает «пастухов», «сторожей», «разведчиков» и «транспортников» [Резникова, Новгородова, 1998; Новгородова, 2008]. Этологические механизмы специализации у рыжих лесных муравьёв были выяснены недавно и существенно дополнили представления о том, как происходит функциональная дифференциация в семье общественных насекомых [Резникова, Яковлев, 2008; Яковлев, 2010]. Было экспериментально продемонстрировано наличие исходных индивидуальных различий в уровне агрессивности рабочих, которые служат предпосылками для вхождения особей в функциональные группы охранников, охотников и сборщи-

ков пади. Оказалось, что с возрастом муравья его поведение, в частности, степень агрессивности, меняется, вследствие физиологического «дозревания» особей, не требующего обучения. После того, как особь приобрела в семье определённую функцию, происходит «шлифовка» поведения, основанная на индивидуальном опыте. При этом характер изменения реакции на одни и те же стимулы зависит от того, к какой функциональной группе принадлежит муравей [Яковлев, 2010].

Специфическое сочетание индивидуальных поведенческих свойств, лежащее в основе «профессиональной ориентации» рабочих в семье *Formica s. str.*, до сих пор оставалось неисследованным для «интеллектуальной элиты» муравейника — разведчиков, способных не только привлекать фуражиров к источнику пищи, но и передавать сложные сообщения о пути к цели. Что делает муравья разведчиком? В отличие от разведчиков у медоносных пчёл, меняющих свои роли от одного фуражировочного рейса к другому [Beekman et al., 2007], у рыжих лесных муравьёв разведчики выполняют эту роль длительное время, измеряющееся неделями [Reznikova, 2008, 2011]. В данной работе мы впервые, с помощью специально разработанного набора тестов, осуществили попытку выявить поведенческие характеристики, отличающие разведчиков и мобилизуемых ими фуражиров от рабочих, выполняющих другие функции в семье.

Материалы и методы

Исследования проводились в 2011–2012 гг. на двух лабораторных семьях *F. aquilonia*, каждая численностью около 1500 рабочих особей, с расплодом и несколькими самками. Семьи содержались в искусственных прозрачных гнёздах (10x15x3 см), расположенных в жилой части арены (70x70x25 см), отделённой перегородкой со съёмным мостиком от равной по площади рабочей части (рис. 1А). Муравьи получали углеводную пищу на рабочей части арены, а белковую (личинки мучных хрущаков) — на жилой части. Все муравьи, активно действующие на арене, были индивидуально помечены.

Набор экспериментальных групп. Для того чтобы выделить разведчиков и мобилизуемых ими фуражиров в семье муравьёв, мы применили схему экспериментов с лабиринтом «бинарное дерево», используемую ранее для изучения организации работы в малых группах при сборе углеводной пищи (рис. 1А); [подробно см: Резникова, Рябко, 1990; Новгородова, 2006; Reznikova, 2008, 2011]. Муравьи получали сироп раз в 2–3 дня только на одном из «листьев» бинарного дерева. Установку помещали в ёмкость с водой, чтобы предотвратить попадание муравья в ту или иную точку лабиринта напрямую. Во время фуражировочной сессии на рабочую часть арены пропускали около 50 особей, затем мостик, соединяющий жилую и рабочую части арены, убрали. Среди муравьёв, достигших кормушки на би-

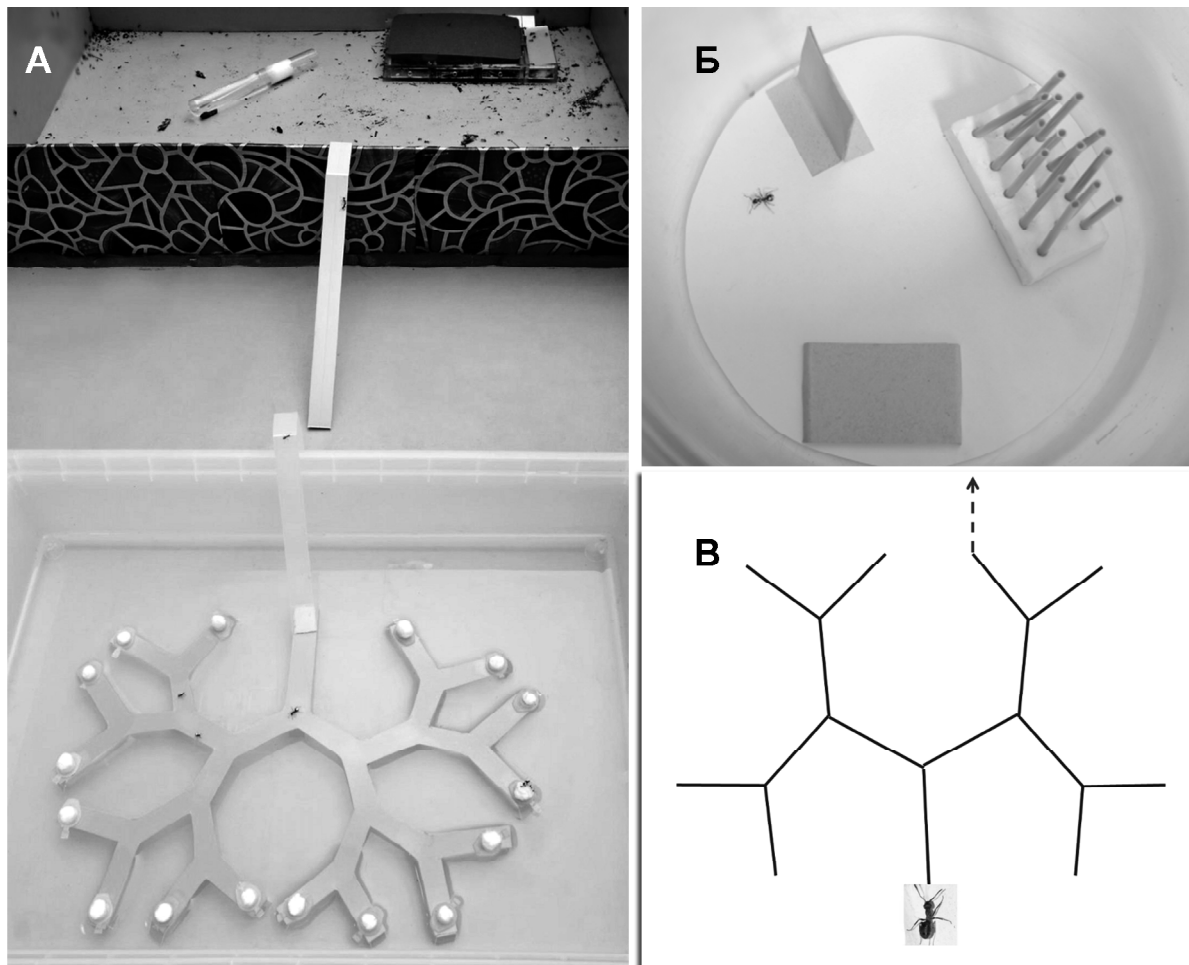


Рис. 1. Экспериментальные установки: (А) лабиринт «бинарное дерево», используемый для выявления в семье муравьёв разведчиков и мобилизованных ими фуражиров; (Б) установка для изучения исследовательского поведения муравьёв: «травостой», «ствол», «укрытие»; (В) схема «бинарного дерева» для изучения способностей муравьёв к запоминанию пути в гнездо (выход из лабиринта показан пунктирной стрелкой; фото: Бикбаев Н.М.).

Fig. 1. Experimental setups: (A) the binary tree maze used for identification of scouts and recruits within an ant colony; (B) the set-up used for studying exploratory activity in ants: «grass», «a tree trunk», «a shelter»; (B) a scheme of the binary tree used for studying ants' ability to memorize a way home (the entrance is marked by a dotted line; photo by Bikbaev N.M.).

нарном дереве, выделяли особей, которые питались не более 5 мин. и затем без задержек на рабочей части арены направлялись в жилую часть. Опуская и поднимая мостик между зонами арены, таким муравьям позволяли свободно перемещаться от установки к гнезду и обратно (рис. 1А). После второго или третьего рейса некоторым из этих муравьёв, которых предположительно можно было назвать разведчиками, удавалось мобилизовать группы фуражиров, которых мы также пропускали к кормушке на бинарном дереве. Продолжительность фуражировочных сессий составляла около 4 часов. В середине каждой сессии делался перерыв на 30 минут, в течение которого все муравьи переносились на жилую часть арены, а лабиринт заменялся на свежий; тем самым мы лишали предположительных разведчиков возможности оставить пахучий след [подробно см: Резникова, Рябко, 1990]. После двух недель наблюде-

ний (то есть, 5–6 фуражировочных сессий) мы могли отобрать для последующего тестирования группы муравьёв, которых теперь можно было считать разведчиками и мобилизованными ими фуражирами. Далее для краткости, вместо «мобилизованных разведчиками фуражиров» будем использовать «фуражиры». Мы выделяли муравья как разведчика по следующим поведенческим характеристикам, устойчиво повторяющимся в последовательных фуражировочных сессиях: (1) муравей одним из первых появлялся на бинарном дереве, (2) запоминал локализацию кормушки, будучи лишённым возможности использовать пахучий след, (3) возвращался в гнездо сразу после сбора пищи, (4) в гнезде вступал в антеннальные контакты с муравьями, (5) совершал несколько рейдов между бинарным деревом и гнездом в течение одной фуражировочной сессии. Мобилизованных фуражиров мы выделяли по следую-

шим характеристикам: (1) они приходили на бинарное дерево после контакта с разведчиком, (2) не совершали рейдов между бинарным деревом и гнездом и либо питались все время на кормушке, либо, покидая её, оставались на рабочей части арены. В качестве контрольной группы мы отобрали случайным образом 20 рабочих особей в жилой части арены, активно двигающихся вне гнезда, но не мобилизуемых разведчиками на кормушку и ни разу не посетивших лабиринт.

Всего было проведено 15 фуражировочных сессий в 2011 г., выделено 15 разведчиков и 36 «фуражиров»; в 2012 г. проведено 13 сессий (соответственно, 8 разведчиков и 18 фуражиров). С контрольной группой работали только в 2011 г. Отобранные для тестирования муравьи получали отдельные метки. В день тестирования муравья вместе с 20–30 членами семьи помещали во «временное гнездо» (контейнер 15x30x20 см), содержащее укрытие, воду и углеводную пищу. После проведения экспериментов муравей возвращался в базовую семью.

Результаты тестирования разведчиков и «фуражиров» мы сопоставляли с аналогичными данными, полученными нами с помощью тех же тестов ранее на представителях других функциональных групп: охранниках, охотниках и сборщиках пади [Яковлев, 2010]. Следует отметить, что размеры выборки разведчиков ограничены их малой численностью в семье (предположительная оценка — около 3 % от внегнездовых фуражиров [см: Резникова, Рябко, 1990; Резникова, Новгородова, 1998]), а также сложностью проведения повторных экспериментов на одних и тех же особях. Всего нами в течение двух сезонов исследовано 23 разведчика, что близко к предельному числу для исследуемых нами лабораторных семей.

Поведенческие тесты. Мы применили различные тесты для оценки уровня и направленности исследовательской активности муравьёв, их агрессивности и способности к запоминанию пути в лабиринте. Муравьи проходили тесты по одному, в случайном порядке, с интервалами между разными тестами не менее одного часа. Все предметы, с которыми муравьи соприкасались в процессе экспериментов, между тестами протирали спиртом и высушивали, чтобы исключить возможное влияние запаховых меток.

Исследовательскую активность муравьёв оценивали с помощью установки, впервые применённой Ж.И. Резниковой [1983, 2005] в полевых экспериментах и адаптированной И.К. Яковлевым [2010] к лабораторным экспериментам (рис. 1Б). Муравьёв по одному помещали в цилиндрический контейнер (диаметр 25 см, высота 15 см) с предметами, имитирующими природные объекты: толщину травостоя представляла пенопластовая платформа с воткнутыми в нее трубочками (15x15x1 мм; далее «травостой»), вертикальная пластина имитировала ствол дерева (45x20 мм; далее «ствол»), а приподнятая

над поверхностью на 3 мм горизонтальная пластина (45x20 мм; далее «укрытие») — растительный опад или природное укрытие и, одновременно, возвышенность. В течение 10-минутного теста фиксировали продолжительность проявлений муравьём разных видов активности: передвижения, «замирания» в неподвижности, пребывания на и под «укрытием», обследование «ствола» и «травостоя». Общий уровень исследовательской активности оценивали по суммарной продолжительности нахождения муравьёв на «укрытии», «стволе» и «травостое». Протестировано 11 разведчиков, 36 «фуражиров» и 20 муравьёв из контрольной группы. Анализ вида распределения изучаемых параметров проводили с помощью критерия Колмогорова-Смирнова, на основании результатов которого производили выбор критерия для дальнейшего анализа данных. Сравнение отдельных показателей исследовательского поведения муравьёв проводили с помощью критерия Манна-Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений (уровень значимости $p = 0,0167$).

Агрессивность муравьёв оценивали при взаимодействии их с хищными жужелицами рода *Pterostichus* Bonelli, 1810. Ранее было экспериментально показано, что эти конкуренты рыжих лесных муравьёв вызывают у них устойчивые агрессивные реакции [Дорошева, Резникова, 2006]. Тестирование муравьёв проводили на аренах (15x15x2 см), ссаживая их по одному с жуком. Для этого муравья с помощью кисточки помещали на арену и спустя 2–3 мин. предъявляли жука. Тест длился 10 минут; фиксировали последовательность и продолжительность поведенческих реакций муравья. Подсчитывали частоту нападений муравья на жука и частоту проявления отдельных поведенческих реакций. Для статистического анализа использовали критерий Стьюдента и точный тест Фишера, соответственно. Протестировано 13 разведчиков и 26 «фуражиров».

Способности к запоминанию пути оценивали по различным показателям, связанным с поиском выхода из лабиринта, ведущего в гнездо (рис. 1В). Использовали лабиринт «бинарное дерево» с тремя развилками. Как и в прежних экспериментах с бинарным деревом (см. выше), установку помещали в ёмкость с водой. В отличие от прежних экспериментов, исследовали процесс не поиска кормушки, а поиска выхода из лабиринта. Поэтому кормушки с сиропом на «листьях» отсутствовали, а один из «листьев» (№ 4) был соединён невидимым с поверхности лабиринта мостиком с временным гнездом. Муравей помещался с помощью кисточки из временного гнезда на основание бинарного дерева, после чего свободно передвигался в лабиринте до тех пор, пока случайно не обнаруживал выход («лист» №4) и не покидал установку, возвращаясь по мосту во временное гнездо (на рис. 1В указан пунктирной стрелкой). В предварительных методических ис-

пытаниях оказалось, что 90 % тестируемых муравьёв движутся по лабиринту, не разворачиваясь, до тех пор, пока не окажутся на краю «листа». Мы регистрировали траектории передвижения муравья в лабиринте. В качестве показателя результативности поиска использовали количество «ошибок» (посещений тупиковых «листьев»), совершённых муравьём до обнаружения выхода из лабиринта.

Чтобы получить представление о направленности поиска муравьями выхода из лабиринта, мы сравнивали количество «ошибок», совершённых при ознакомлении, с теоретической оценкой ожидаемого их числа в «модели случайного блуждания» [Codling et al., 2008]. Для лабиринта с восемью «листьями» и единственным выходом такая модель предсказывает среднее число «ошибок», равное 3,5 (в случае, если реализуется «направленный» поиск, т.е. муравей фиксирует пройденные тупиковые траектории и избегает их в дальнейшем) либо 7 (при «случайном» поиске, т.е. при неспособности муравья опознать (т.е. «вспомнить») только что пройденные им траектории).

В первой серии опытов, проведённой на муравьях только контрольной группы, оценивали длительность хранения памяти о пути, ведущем к выходу из лабиринта. Для этого мы исследовали зависимость между количеством «ошибок», совершённых муравьём в проверочном тесте, и временем, прошедшим между ознакомлением с лабиринтом и проверочным тестом. Каждый муравей помещался в лабиринт лишь дважды: при ознакомлении и в проверочном тесте. Для пяти разных подгрупп муравьёв тесты проводили спустя различные промежутки времени: 1–20 мин ($n = 8$), 20–40 мин ($n = 7$), 40–60 мин ($n = 6$), 1–3 часа ($n = 9$) и 3–24 часа ($n = 4$). Подгруппы муравьёв сравнивались между собой по количеству «ошибок» с помощью теста Манна-Уитни.

Во второй серии экспериментов проверяли способности разведчиков и «фуражиров» к запоминанию пути в нескольких последовательных тестах. Для этого, после ознакомления с лабиринтом муравья тестировали на нём многократно: от двух до семи раз за пять дней. Для сравнительного анализа эффективности обучения муравьёв обеих групп использовали данные по первым двум проверочным тестам. Для разведчиков первый и второй проверочные тесты проводили спустя 18–36 мин и 1–3 ч. после знакомства с установкой, соответственно, а для «фуражиров» — спустя 10 мин. — 3 ч. и 1–3 ч. Количество «ошибок», допущенных муравьями в первом тесте, сравнивалось с таковым при ознакомлении с помощью теста Уилкоксона для зависимых переменных. Аналогично результаты второго проверочного теста сравнивались с количеством «ошибок» при ознакомлении. Всего были собраны данные для 9 разведчиков (4 в 2011 г. и 5 в 2012 г.) и 8 «фуражиров» (7 и 1, соответственно). Из них, для 7 разведчиков и 8 «фуражиров» были построены индивидуальные кривые обучения.

Результаты

Исследовательская активность. Для разведчиков и мобилизованных фуражиров оказалась характерна высокая подвижность: время, проведённое в движении, у тех и других существенно выше, чем у контрольной группы ($p = 0,001$ и $p = 0,010$, соответственно). По времени пребывания в покое все группы были сходны (рис. 2А). Уровень исследовательской активности (см. «общее время на предметах» на рис. 2А) разведчиков существенно выше, чем у «фуражиров» и членов контрольной группы ($p = 0,002$ и $p = 0,01$, соответственно). Интересно отметить, что по этому показателю группа разведчиков гораздо более однородна, чем две остальные. Все без исключения представители группы разведчиков обследовали предметы искусственной среды (рис. 1Б), а среди мобилизованных фуражиров и контрольной группы только половина особей (52 % и 50 %, соответственно) проявляла интерес к предметам. Из них около половины особей (21 и 20 % членов групп, соответственно) проводили больше времени на предметах, чем «усреднённый» разведчик (более 70 с 10-минутного теста; рис. 2). Особи, не исследовавшие предметы, сохраняли подвижность, либо находились в покое, либо прятались под «укрытием». Анализ времени, проведённого на разных предметах, показывает, что разведчиков, по сравнению с «фуражирами», отличает повышенный интерес к каждому из предметов ($p < 0,012$), а от муравьёв контрольной группы разведчики отличаются более длительным обследованием «травостоя» ($p = 0,006$; рис. 2А).

Характерной особенностью разведчиков оказалась частая смена видов активности: переходы между движением, неподвижностью и взаимодействием с модельными предметами они совершали вдвое чаще, чем мобилизованные фуражиры и контрольные особи ($p = 0,002$ и $p = 0,013$, соответственно; рис. 2Б). Различия между последними группами по этому параметру незначимы ($p = 0,412$).

Агрессивность. В тестах с жужелицами разведчики и «фуражиры» демонстрируют сходный уровень агрессивности: члены обеих групп атакуют «врага» с близкой частотой ($54,8 \pm 6,8$ и $63,7 \pm 5,8$ %, соответственно; $p = 0,329$). Анализ поведенческих реакций, соответствующих разным степеням агрессии, показывает, что более половины протестированных разведчиков и мобилизованных фуражиров совершают выпады и короткие укусы «врага», а также вступают с ним в продолжительные контакты, включающие «агрессивные обследования» (рис. 3). Примечательно, что наиболее агрессивные реакции для них нехарактерны. В особенности это относится к «мертвой хватке» — самой агрессивной реакции, которая часто приводит к гибели муравьёв при столкновении с хищными жужелицами [Дорошева, 2007; Резникова, Яковлев, 2008;]. Эта форма поведения полностью отсутствовала в репертуаре исследованных разведчиков, а у «фуражиров» наблюдалась толь-

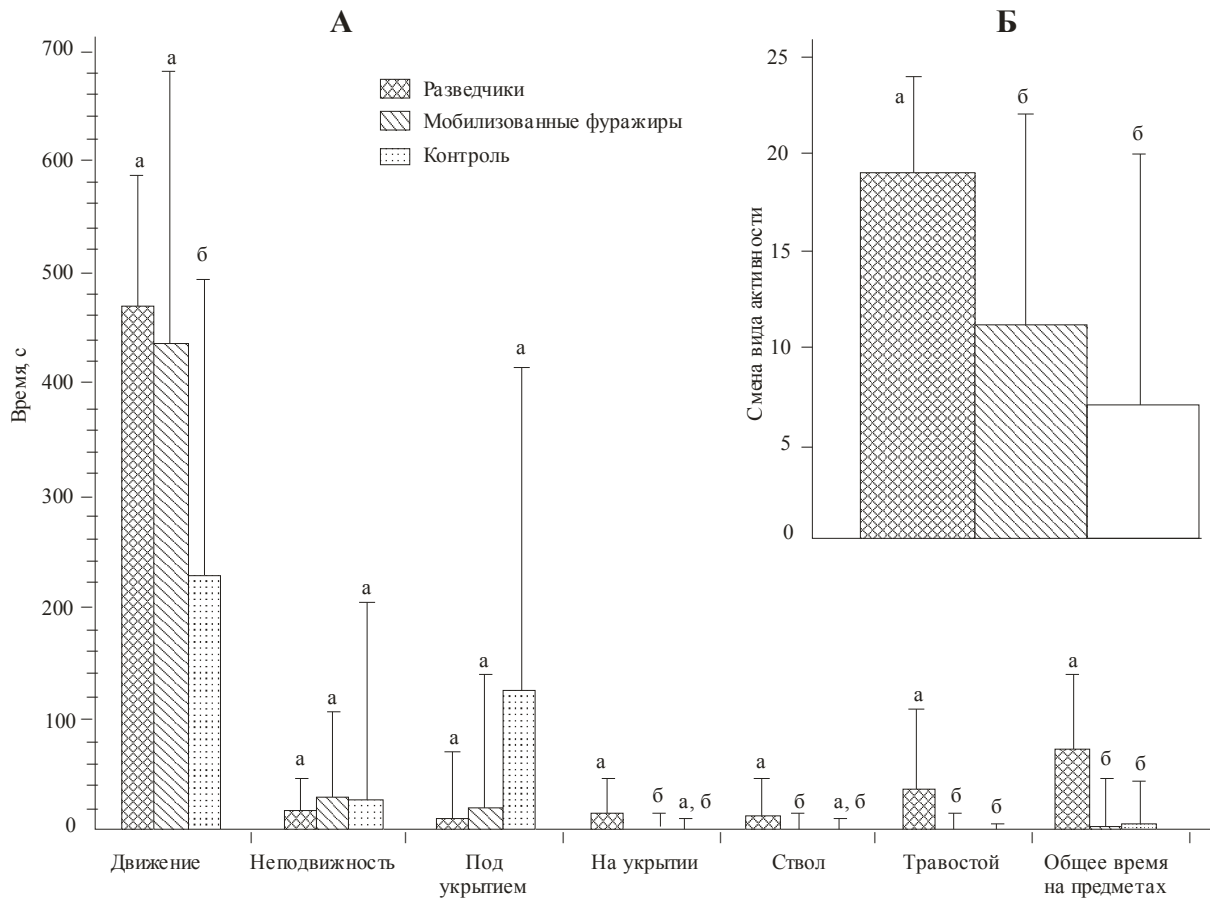


Рис. 2. Различия в показателях исследовательского поведения разведчиков, мобилизованных фуражиров и муравьёв контрольной группы: (А) бюджеты времени разных видов активности муравьёв в 10-минутном тесте (приведены значения медианы \pm интерквартильный размах); (Б) количество переключений видов активности муравьями за тест (среднее значение \pm стандартная ошибка среднего). Достоверные различия между группами муравьёв обозначены разными буквами: (а) $p < 0,0167$, критерий Манна-Уитни, (б) $p < 0,05$, критерий Стьюдента.

Fig. 2. Differences in parameters of exploratory activity of scouts, recruits and members of a control group: (A) timing of different kinds of activities of ants in 10 minutes tests (median \pm interquartile range); (B) number of switches between different kinds of activities per test (mean \pm s.e.m.). Reliable differences between groups of ants are indicated by different letters: (a) $p < 0.0167$, Mann-Whitney test, (б) $p < 0.05$, Student's t-test.

ко один раз. Специфической чертой разведчиков можно считать поведение, направленное на исследование «врага». Встречаемость реакции ощупывания жука оказалась значимо выше в группе разведчиков, чем «фуражиров» ($p = 0,048$; рис. 3), а встречаемость агрессивного обследования — выше у разведчиков на уровне тенденции ($p = 0,108$; рис. 3).

Способность к запоминанию пути в лабиринте. Первая серия экспериментов была направлена на изучение процессов запоминания и угасания памяти муравьёв об устройстве лабиринта. Для этого члены контрольной группы были разбиты на подгруппы, которые тестировались через разные промежутки времени после первичного ознакомления с лабиринтом (рис. 1В). Количество посещённых тупиковых «листьев» лабиринта («ошибок») было максимальным у подгруппы муравьёв, проходивших повторный тест спустя первые 20 минут после ознакомления (рис. 4). Лучший показатель результативности поиска выхода из лабиринта демонстриро-

вали муравьи, тестируемые с 20-ой по 40-ую минуту после ознакомления. Однако различия между группами оказались недостоверными (рис. 4).

Среднее число ошибок, совершаемых при ознакомлении с лабиринтом разведчиками (8,4), мобилизованными фуражирами (7,4) и муравьями контрольной группы (8,7), оказалось сходным и почти втрое превышало значение, ожидаемое в случае «направленного» поиска выхода муравьём (3,5 ошибок; $p < 0,05$), и близко к значению, ожидаемому при «случайном» поиске (7,0 ошибок; $p > 0,20$).

Во второй серии экспериментов проверяли способности разведчиков и привлечённых ими фуражиров к запоминанию пути в двух последовательных проверочных тестах. Анализ сравнения числа ошибок, допущенных муравьями обеих групп при ознакомлении с лабиринтом и отдельно в двух проверочных тестах, не выявил существенных различий ($p > 0,05$). При этом важно отметить, что в обоих тестах разведчики допускают на уровне тенденции меньшее число оши-

бок, чем при ознакомлении ($p = 0,096$ для теста 1 и $p = 0,058$ для теста 2; рис. 5А). Индивидуальные кривые обучения разведчиков представлены на рис. 5Б. Для мобилизованных фуражиров наблюдалась обратная ситуация. В обоих проверочных тестах они совершали сходное число ошибок, что и при ознакомлении с лабиринтом ($p = 0,674$ и $p = 0,674$; рис. 5А). Кривые обучения наглядно отражают описанные различия в способностях к запоминанию пути между группами разведчиков и «фуражиров» (рис. 5Б, В).

Результаты продолжительного тестирования (6 раз в течение 5 суток), полученные на одном из наиболее активных разведчиков, позволяют полагать, что успешно воспользоваться информацией об устройстве лабиринта разведчик может как минимум в течение трех суток после последнего посещения. Данный муравей при ознакомлении совершил 9 ошибок, спустя ещё 19 мин. — 10. Во всех последующих проверочных тестах муравей покидал лабиринт либо сразу, либо совершив лишь одну ошибку: спустя 58 мин. — 0 ошибок, 1 ч. 2 мин. — 1, 48 ч. — 1, 48 ч. 11 мин. — 0, 120 ч. — 1.

Обсуждение и заключение

Лабораторная модель, представленная в более ранних работах [Резникова, Рябо, 1990; Reznikova, 2008] и в наших экспериментах на основе «бинарного дерева», приближённо отражает процесс естественной фуражировки рыжих лесных муравьёв в кроне дерева за углеводной пищей, когда разведчики-координаторы выполняют сложную задачу поиска новых колоний тлей и привлечения к ним первых фуражиров; в дальнейшем на этих колониях формируется функциональная группа сборщиков пади с разделением на «профессиональные» группы пастухов, сторожей и транспортировщиков [Резникова, Новгородова, 1998; Новгородова, 2008; Reznikova, 2011]. Поведенческие характеристики разведчиков и мобилизуемых ими фуражиров мы сравнили с характеристиками сборщиков пади (без разделения последних по их «профессиональной» принадлежности), охотников и охранников, полученными ранее [Резникова, Яковлев, 2008; Яковлев, 2010].

Анализ исследовательской и других форм активности показал, что самой яркой характеристикой разведчиков, отличающей их от других групп рабочих, является частая смена видов деятельности. В процессе обследования установки разведчики вдвое чаще, чем мобилизованные фуражиры и члены контрольной группы, переключались между посещением различных предметов и пребыванием в покое или движении на поверхности контейнера (рис. 2Б). По уровню исследовательской активности разведчики оказались наиболее близки к изученной ранее группе сборщиков пади: общее время на предметах составило 70 сек. и 95 сек. в течение 600-секундного теста, соответственно. По сравнению с охотниками, мобилизованными фуражирами и контрольной группой муравьёв у разведчиков уровень исследовательской активности оказался самым высоким (рис. 2А).

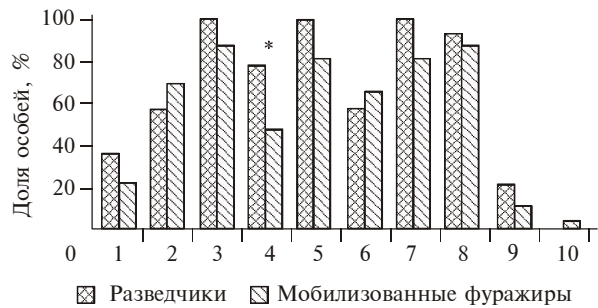


Рис. 3. Встречаемость различных поведенческих реакций у разведчиков и мобилизованных фуражиров при взаимодействии с жужелицей (в долях особей от общего размера группы, %). Реакции муравьёв расположены в порядке появления и возрастания агрессивности: 1 — избегание, 2 — игнорирование, 3 — обследование на расстоянии, 4 — ощупывание, 5 — выпад, 6 — преследование, 7 — агрессивное обследование, 8 — короткий укус (< 5 сек.), 9 — продолжительный укус (≥ 5 сек.), 10 — «мёртвая хватка». * — достоверные различия ($p < 0,05$; точный тест Фишера).

Fig. 3. Frequency of different behavioural acts in scouts and recruits interacting with a carabid beetle (measured in parts of individuals of a whole group, %). Behavioural acts are ranking in accordance with increasing of aggressiveness: 1 — avoidance, 2 — ignoring, 3 — distant inspection, 4 — touching, 5 — lunge, 6 — pursuit, 7 — aggressive investigation, 8 — short bite (< 5 sec), 9 — long bite (≥ 5 sec), 10 — dead grip. * — significant differences ($p < 0,05$; Fisher's exact test).

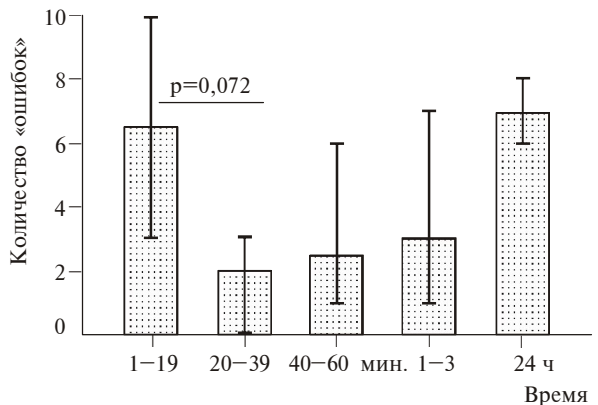


Рис. 4. Способности членов контрольной группы к запоминанию пути из лабиринта «бинарное дерево» в зависимости от времени между ознакомлением и проверочным тестом. В качестве показателя взята медиана количества «ошибок» (посещений тупиковых «листьев» лабиринта), совершённых муравьями в проверочном тесте (медиана \pm интерквартильный размах). Различия между группами недостоверны ($p > 0,05$, тест Манна-Уитни).

Fig. 4. Abilities of members of the control group to memorize a way home from the binary tree maze in dependence from the time duration between acquaintance and the examination test. The chosen parameter is the median number of «mistakes» (visits to dead ends of the maze) made by an ant during the examination (median \pm interquartile range). Differences between groups are not significant ($p > 0,05$, Mann-Whitney test).

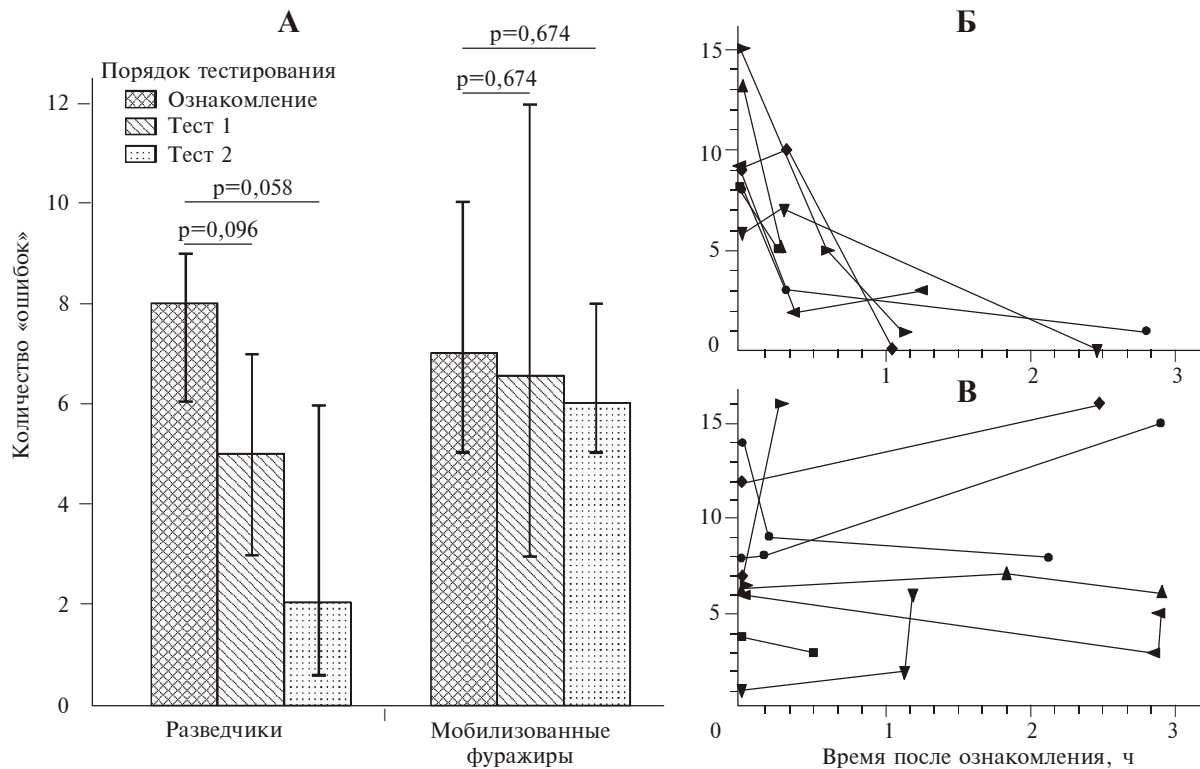


Рис. 5. Сравнение способностей разведчиков и мобилизованных фуражиров к запоминанию пути выхода из лабиринта «бинарное дерево»: (А) динамика обучения муравьёв поиску выхода из лабиринта при ознакомлении и в двух повторных тестах (медиана \pm интерквартильный размах); (Б) индивидуальные кривые обучения разведчиков; (В) индивидуальные кривые обучения «фуражиров». На рисунках (Б) и (В) значения в нулевой момент времени соответствуют результатам, полученным при ознакомлении. Представлены результаты сравнения (p -значения) количества «ошибок», совершённых муравьями в разных тестах, полученные критерием Уилкоксона для зависимых переменных.

Fig. 5. Comparison of abilities of scouts and recruits to memorize the way home from the binary tree maze: (A) learning to search a way home during acquaintance and two repeated tests (median \pm interquartile range); (B) individual learning curves of scouts; (B) individual learning curves of recruits. On (B) and (B) figures null moments correspond to acquaintance. Results of comparisons (p -values) of number of «mistakes» made by an ant during different behavioural tests are presented (Wilcoxon signed-rank test).

При этом и разведчики, и сборщики пади — наиболее однородные группы по этому показателю: все особи обследовали предметы на арене, тогда как среди рекрутируемых разведчиками фуражиров и контрольных особей таких оказалось не более половины. Среди охотников и охранников предметы обследовали 75 % членов групп. По специфике исследовательской активности разведчики, несомненно, проявляют наибольшее сходство со сборщиками пади: их внимание привлекают в основном предметы, имитирующие травостой и ствол дерева. Эти данные позволяют сделать важное предположение о том, что в многолетних исследованиях, посвящённых коммуникации муравьёв [Reznikova, Ryabko, 1994, 2011; Reznikova, 2011], разведчики, передающие сложные сообщения членам своих постоянных по составу фуражировочных групп, являются особой подгруппой — «интеллектуальной элитой» — именно сборщиков пади, а не семьи в целом. Ранее о функциональной принадлежности «информаторов», передающих сообщения путём дистантного наведения [Reznikova, 2008], можно было только гадать.

И действительно, можно полагать, что именно поиск новых колоний тлей в трёхмерном пространстве древесной кроны является самой сложной задачей, требующей дистантного наведения, с которой сталкиваются рыжие лесные муравьи.

Привлечённые разведчиками фуражиры существенно отличаются по показателям исследовательской активности от разведчиков. Они проявили наибольшее сходство с охотниками, также отличавшимися высокой подвижностью и сравнительно низкой исследовательской активностью (2 сек. у «фуражиров» и 15 сек. у охотников, из 600 сек. теста). Отличие состояло в том, что «средний» охотник в течение теста обследовал траву 2,5 сек., ствол — 8,5 сек., поверхность укрытия — 0 сек., тогда как для «среднего» мобилизованного фуражера все эти показатели оказались равны нулю. При сходной низкой исследовательской активности члены контрольной группы оказались менее подвижны, чем «фуражиры» (время подвижности составило 228 сек. и 435 сек., соответственно; рис. 2А). Стоит отметить неоднородность мобилизованных фуражиров и конт-

рольных особей по уровню исследовательской активности: около 20 % членов этих групп проводили на различных предметах больше времени, чем «средний» разведчик (более 70 сек. из 600 сек.).

Ранее было показано, что агрессивное поведение является устойчивой характеристикой муравьёв, на основе которой уже в раннем имагинальном возрасте (3–5 недель) происходит их разделение на функциональные группы в семье [Резникова, Яковлев, 2008; Яковлев, 2010]. Среди представителей разных функциональных групп в семье муравьёв наиболее высокий уровень агрессивности, оцениваемый по частоте нападений на жужелицу, демонстрируют охранники и охотники ($73,9 \pm 3,7$ и $78,3 \pm 2,5$ % от общего количества контактов за тест, соответственно). Для охранников характерно поведение, направленное на захват и удержание врага (жужелицы): продолжительный укус и «мёртвую хватку» демонстрируют 73 % и 20 % особей, соответственно. Тактика поведения охотников состоит в том, чтобы отпугнуть и прогнать врага. Реакции мёртвой хватки и продолжительного укуса у них встречаются значительно реже, чем у охранников — у 0 % и 35 % особей. Охотники больше времени проводят в преследовании и агрессивном обследовании жука, чем охранники. Сборщики пади проявляют наименьший уровень агрессивности ($28,7 \pm 6,4$ %) и при встрече с врагом большую часть времени проводят в «мирных» контактах, включающих обследование, игнорирование и избегание жука, совершенно не характерное для первых двух групп. Среди сборщиков пади 65 % особей активно избегают контактов с жужелицей, изменяя направление и скорость движения вблизи врага [Яковлев, 2010].

Можно было ожидать у разведчиков и мобилизованных фуражиров показателей агрессивности, сходных со сборщиками пади. Однако оказалось, что по уровню агрессивности разведчики (частота нападений на жука составила у них $54,8 \pm 6,8$ %) и «фуражиров» ($63,7 \pm 5,8$ %) несущественно отличаются друг от друга и занимают промежуточное положение между «агрессивными» группами охранников и охотников и «мирными» сборщиками пади. По специфике агрессивного поведения, выражаемой во встречаемости различных реакций, разведчики и мобилизованные фуражиры обнаруживают сходство как со сборщиками пади, так и с охотниками и охранниками (рис. 3). Реакцию преследования врага демонстрировали 57 % разведчиков и 67 % «фуражиров», что ближе к 35 %-ой встречаемости данной реакции у сборщиков пади, чем к 95 %-ой — у охранников и охотников. То же характерно и для продолжительного укуса, длящегося более 5 сек.: 21 % и 11 % у разведчиков и «фуражиров», 0 % у сборщиков пади и 73 % и 35 % у охранников и охотников. Наоборот, короткие укусы и реакции агрессивного обследования разведчики и мобилизованные ими фуражиры проявляли на характерном для «агрессивных» групп уровне (более 80 % особей) и чаще, чем сборщики пади (60 % и 40 % особей, соответ-

ственно). Примечательно, что, в отличие от охотников и охранников, в поведенческом репертуаре разведчиков отсутствовала реакция «мёртвой хватки», смертельно опасная для муравья [Дорошева, 2007; Резникова, Яковлев, 2008], а реакция избегания, наоборот, присутствовала у 36 % разведчиков. Интересно отметить, что при взаимодействии с жужелицами разведчики сохраняли характерный именно для них высокий уровень исследовательской активности. По сравнению с мобилизованными фуражирами они существенно чаще ощупывали врага, а также на уровне тенденции чаще демонстрировали реакцию агрессивного обследования жука. По проявлению агрессивного обследования у охотников и охранников такой же уровень (100 и 90 %), как у разведчиков и «фуражиров» (100 и 81 %), а сборщики пади уступают всем перечисленным группам (40 %).

Результаты исследований поисковой активности и запоминания пути в лабиринтах, полученные для разведчиков и рекрутируемых ими фуражиров, мы рассматриваем как предварительные, поскольку использовались малые выборки.

При знакомстве с новой установкой все муравьи, независимо от их функциональной принадлежности, демонстрировали поведение, которое может быть описано как «случайное блуждание». Исследование поиска выхода из лабиринта особями контрольной группы свидетельствует о формировании у рыжих лесных муравьёв пространственной памяти, которая наиболее явно фиксируется в период от 20 до 40 мин. после ознакомления. Можно предположить, что в дальнейшем у муравьёв происходит угасание памяти о пути из лабиринта в гнездо, сопровождающееся увеличением числа «ошибок» (рис. 4).

Сравнение кривых ошибок при поиске выхода из лабиринта позволяет полагать, что разведчики запоминают путь лучше и сохраняют память о нём дольше, чем привлечённые ими фуражиры (рис. 5). Это предположение нуждается в дополнительной проверке.

Таким образом, с помощью оригинального набора тестов выделены основные поведенческие характеристики муравьёв, принадлежащих к разным функциональным группам в семье. Данные тесты также могут быть использованы для определения видовой характеристики в сравнительных исследованиях поведения муравьёв. Выяснилось, что разведчики являются однородной группой по целому ряду поведенческих особенностей. Их характеризует, прежде всего, высокий уровень исследовательской активности и способность часто переключаться на разные виды деятельности. Специфика исследовательской активности указывает на сходство разведчиков с исследованными ранее сборщиками пади. Мобилизуемые разведчиками фуражиры неоднородны по уровню исследовательской активности, в целом он у них существенно ниже, чем у разведчиков, и ближе к показателю охотников. По уровню агрессивности, проявляемому в тестах «встреча с врагом», разведчики и мобилизованные фуражиры занимают промежуточное положение между мир-

ными сборщиками пади и агрессивными охотниками и охранниками. Примечательными чертами разведчиков является преобладание исследовательских реакций по отношению к врагу, полное отсутствие проявления реакции «мёртвой хватки», смертельно опасной для муравьёв и характерной для охранников, а также относительно высокая частота реакции избегания врага, отсутствующей в репертуаре охранников и охотников. Тест «поиск выхода из лабиринта» представляется нам перспективным для сравнительной оценки когнитивных способностей муравьёв.

В целом важно отметить, что муравьи используют сходные поведенческие программы в принципиально разных ситуациях. Этот феномен, проявляемый у разных видов животных, в последние годы получил название «поведенческого синдрома»: животные демонстрируют устойчивые во времени и воспроизводимые в различных ситуациях и контекстах сочетания поведенческих характеристик [Sih et al., 2004]. Для беспозвоночных «поведенческий синдром» впервые был описан на пауках: более агрессивные по отношению к сородичам особи меньше времени проводили в укрытии после нападения хищника [Riechert, Hedrick, 1993]. На муравьях рода *Myrmica* показано, что уровень агрессивности коррелирует с исследовательской активностью в группе охранников, но не в группе нянек [Charman et al., 2011]. Одновременно с этим феномен «поведенческого синдрома» был отмечен у рыжих лесных муравьёв в связи с их глубокой «профессиональной» специализацией в группе сборщиков пади [Reznikova, 2011]. Полученные нами данные подтверждают это и указывают на то, что в основе функциональной дифференциации рабочих особей в семье муравьёв лежат воспроизводимые в разных контекстах поведенческие характеристики, такие как уровень и специфика исследовательской активности.

Благодарности

Работа проводилась при поддержке РФФИ (№ 14-04-01252-а) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.6). Мы выражаем признательность академику РАН В.П. Скулачёву и директору ИСиЭЖ СО РАН проф. В.В. Глупову за помощь в организации проведения исследований.

Литература

Длусский Г.М. 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. Москва: Наука. С.3–25.
 Дорошева Е.А. 2007. Особенности поведения рыжих лесных муравьёв при взаимодействии с жуками // Успехи современной биологии. Т.127. No.2. С.174–179.
 Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьёв и жуков // Зоологический журнал. Т.85. No.2. С.183–192.

Новгородова Т.А. 2006. Экспериментальное исследование передачи информации у лугового муравья (*Formica pratensis*, Hymenoptera, Formicidae) с помощью лабиринта «бинарное дерево» // Зоологический журнал. Т.85. No.4. С.493–499.
 Новгородова Т.А. 2008. Специализация в рабочих группах муравьёв при трофобиозе с тлями // Журнал общей биологии. Т.69. No.4. С.284–293.
 Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьёв. Новосибирск: Наука. 203 с.
 Резникова Ж.И. 2005. Интеллект и язык животных и человека: Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 518 с.
 Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьёв // Успехи современной биологии. Т.118. No.3. С.345–356.
 Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьёв // Успехи современной биологии. Т.123. No.3. С.234–242.
 Резникова Ж. И., Рябко Б.Я. 1990. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьёв // Журнал общей биологии. Т.51. No.5. С.601–609.
 Резникова Ж.И., Яковлев И.К. 2008. Развитие агрессивных реакций у муравьёв как возможная основа «профессиональной» специализации // Доклады академии наук. Т.418. No.4. С.571–573.
 Яковлев И.К. 2010. Этологические аспекты функциональной специализации в семьях рыжих лесных муравьёв (Hymenoptera: Formicidae) // Труды Русского энтомологического общества. Т.81. No.2. С.180–187.
 Beekman M., Gilchrist A.L., Duncan M., Sumpter D.J.T. 2007. What makes a honeybee scout? // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.61. P.985–995.
 Chapman B.B., Thain H., Coughlin J., Hughes W.O.H. 2011. Behavioural syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants // Animal Behavior. Vol.82. P.391–397.
 Codling E.A., Plank, M.J., Benhamou, S. 2008. Random walk models in biology // Journal of the Royal Society Interface. Vol.5. P.813–834.
 Dobrzanska J. 1959. Studies on the division of labour in ants genus *Formica* // Acta Biologicae Experimentalis. Vol.19. P.57–81.
 Reznikova Zh. 2008. Experimental paradigms for studying cognition and communication in ants (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. Vol.11. P.201–214.
 Reznikova Zh. 2011. Division of labour and communication at the individual level in highly social *Formica* ants (Hymenoptera, Formicidae) // Russian Entomological Journal. Vol.20. No.3. P.315–319.
 Reznikova Zh.I., Ryabko B.Ya. 1990. Information Theory approach to communication in ants // Sensory systems and communication in Arthropods. Advances in Life Science. Basel: Birkhauser Verlag. P.305–307.
 Reznikova Zh.I., Ryabko B.Ya. 1994. Experimental study of the ants' communication system with the application of the Information Theory approach // Memorabilia Zoologica. Vol.48. P.219–236.
 Reznikova Zh., Ryabko B. 2011. Numerical competence in animals, with an insight from ants // Behaviour. Vol.148. No.4. P.405–434.
 Riechert S.E., Hedrick A.V. 1993. A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta* (Araneae, Agelenidae) // Animal Behavior. Vol.46. P.669–675.
 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. Vol.276(1677). P.4373–4380.
 Sih A., Bell A., Johnson J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // Trends in Ecology and Evolution. Vol.19. No.7. P.372–378.