

3. ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

УДК 595.796:791.5

Индивидуальная специализация, обучение и распространение информации у общественных перепончатокрылых: эксперименты, идеи, гипотезы

**Individual specialization, learning and information
transfer in social hymenopterans: experiments, ideas
and hypotheses**

**Ж.И. Резникова^{1,2}, И.К. Яковлев¹, С.Н. Пантелеева^{1,2},
А.В. Черненко²**
**Zh.I. Reznikova^{1,2}, I.K. Yakovlev¹, S.N. Panteleeva^{1,2},
A.V. Chernenko²**

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН
и ²Новосибирский государственный университет, Новоси-
бирск, Россия; zhanna@reznikova.net, smile@gorodok.net,
psofia@mail.ru, bumblebeezz@gmail.com

¹Institute for Animal Systematic and Ecology, SB RAS
and ²Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia;
zhanna@reznikova.net, smile@gorodok.net,
psofia@mail.ru, bumblebeezz@gmail.com

Этологические механизмы функциональной организации семьи общественных перепончатокрылых рассмотрены на основе экспериментального анализа различных форм специализации особей. Показано, что роль особи в жизни семьи у общественных перепончатокрылых может быть описана как результирующая поведенческой, когнитивной и социальной форм специализации. Поведенческая специализация включает склонность к выделению определенных стимулов, уровень агрессии и врожденную predisposition особей к реализации определенных поведенческих сценариев. Поведенческая специализация у общественных перепончатокрылых является базовым свойством изменчивости, предшествующей кастовому и возрастному полиэтизму. Когни-

тивная специализация предполагает существенные индивидуальные различия в способности к решению жизненно важных для семьи задач. Члены разных функциональных групп в семье проявляют склонность к образованию определенных ассоциативных связей. Социальная специализация связана с закреплением общественно важных функций за носителями определенных поведенческих свойств. Распространение информации в семье может осуществляться как путем прямой передачи сведений, так и путем простых форм социального обучения. Для распространения в семье сложных поведенческих стереотипов, таких, как охота на трудноуловимую добычу, достаточно присутствия немногочисленных носителей необходимых целостных комплексов фиксированных действий и некоторая доля носителей “спящих” поведенческих фрагментов, которые достраиваются до целостных на основе реакций подражания и индивидуального опыта насекомых. КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: общественные перепончатокрылые, муравьи, шмели, медоносные пчелы, осы, поведение, обучение, специализация.

Behavioural mechanisms of the division of labour in social hymenopterans as well as different forms of individual specialization have been experimentally studied and compared. The role of the individual in the family life can be described as a resulting effect of behavioural, cognitive, and social specialization. Behavioural specialization includes predisposition to the extraction of certain stimuli, level of aggressiveness, as well as an innate predisposition to accomplishing certain behavioural patterns. Behavioural specialization in social hymenopterans can be considered as a basic characteristic of variability that precedes cast and age polyethism. Cognitive specialization is based on substantial differences across individuals in their ability for solving vital tasks. Members of different functional working groups display predisposition to conditioning of certain kinds of associations. Social specialization is based on task allocation among carriers of certain behavioural features. Information transfer can occur both by direct communication, and relatively simple forms of social learning, that is, social facilitation. It is very likely that the presence of a few individuals equipped with an inherited complete behavioural stereotype (e.g. hunting an easily-escaping prey) is necessary for triggering this stereotype in other members of population, and individual experience and maturation accomplish fixation of behavioural tradition. Strategy of this kind should be evolutionary stable within populations. We can call this strategy *triggering of*

dormant behavioural patterns. This suggested mechanism of fixation of behavioural patterns is of interest because their spreading within populations can be attributed to social facilitation, where carriers of complete patterns to be spread serve as catalysts of social learning.

KEYWORDS: social hymenopterans, ants, bumblebees, honeybees, wasps, behaviour, learning, specialization.

Для общественных перепончатокрылых известны как генетически обусловленные поведенческие реакции разной степени сложности, так и компоненты поведения, основанные на индивидуальном и социальном опыте.

Вопрос о разнообразии форм обучения и о пределах когнитивных возможностей особей тесно связан с проблемой роли индивидуума в семье общественных насекомых, которая до сих пор остается не проясненной.

Для объяснения разделения функций в семье общественных насекомых в научной литературе существуют две противоположные точки зрения. Согласно одной из них, эусоциальная семья общественных насекомых в принципе несопоставима с другими сообществами животных, так как стерильные рабочие особи не могут рассматриваться в качестве отдельных полноправных индивидуумов. В рамках данного подхода считается, что групповые реакции, проявляющиеся на уровне семей и внутрисемейных группировок, носят стохастический характер, и сложное поведение систем основано на интеграции простых правил, определяющих поведение отдельных элементов (Hölldobler, Wilson, 1990; Pratt, Sumpter, 2006). Известно метафорическое описание такой системы: “слепой, ведущий слепого” (Deneubourg et al., 1989). Действительно, многие интегральные реакции общественных насекомых могут быть описаны на основе этого подхода, включая строительство гнезд, массовую мобилизацию на источник пищи, переселение, рабовладельческие рейды (см. обзор: Резникова, 2003). Сложное поведение такой целостной системы, как семья общественных насекомых, может быть, таким образом, реализовано без привлечения индивидуальных когнитивных инвестиций. Вторая точка зрения базируется на самостоятельном значении индивидуумов в организации семьи общественных насекомых, что вполне сопоставимо с

сообществами позвоночных животных (Длусский, 1981; Резникова, 1983, 2003; Захаров, 1991). Эта позиция поддерживается экспериментальными данными, свидетельствующими о высоком интеллектуальном потенциале отдельных особей. Исследователи получили возможность применять понятие “интеллект” по отношению у перепончатокрылым после того, как Торп (Thorpe, 1956) с помощью экспериментов, требующих от животных проявления экстраполяционных способностей для преодоления препятствий, установил, что в решении таких задач одиночные осы *Ammophila pubescens* Curtis не уступают позвоночным животным (в частности, собакам). Для общественных перепончатокрылых высокая планка когнитивных способностей, сравнимая с врановыми и приматами, была установлена Мазохиным-Поршняковым (1969, 1989).

С ростом количества публикаций, посвященных поведению общественных перепончатокрылых и решению ими жизненно важных задач на разных уровнях социальной организации, от индивидуального до надсемейного, накапливаются аргументы в пользу как той, так и другой точки зрения. В данной статье предлагается новый подход к выявлению этологических механизмов функциональной организации семьи общественных перепончатокрылых. Он основан на экспериментальной оценке базовых составляющих поведенческой изменчивости в сообществах животных: поведенческой, социальной и когнитивной специализации (Резникова, 2006), с учетом кастового и возрастного полиэтизма, специфичного для общественных насекомых. С помощью данного подхода рассматривается вопрос о том, каким образом “интеллектуальные достижения” рабочей особи могут быть поставлены на службу эусоциальному сообществу.

Схемы и результаты экспериментов излагаются здесь весьма сжато. С фотографиями и видеофрагментами экспериментов можно ознакомиться на сайте Ж.И. Резниковой: www.reznikova.net.

Поведенческая специализация в семье общественных перепончатокрылых

Функциональная организация в семьях общественных перепончатокрылых традиционно рассматривается как резуль-

тирующая двух основных векторов: кастового и возрастного полиэтизма. Несомненно, кастовый и возрастной полиэтизм являются важными составляющими в разграничении функций базового уровня — таких, как работа внутри гнезда и внегнездовые функции, связанные с защитой ресурсов и фуражировкой. У многих видов муравьев кастовый полиэтизм основан на морфологически выраженных различиях, связанных с выполнением различных функций в семье. Это касается, в частности, размеров и формы головы и мандибул, а также размеров тела (в последнем случае речь идет об аллоэтизме). Вопросы об этологических механизмах разделения труда в рамках одной касты при выполнении различных жизненно важных для семьи заданий, а также о пределах гибкости поведения многофункциональных группировок особей в меняющейся среде были поставлены еще в середине прошлого столетия (Dobrzanska, 1958), но они остаются невыясненными. Причина неудач, возможно, кроется в методологическом подходе, основанном на исследовании реакций “безличных” группировок насекомых на различные проблемные ситуации. Для муравьев общепринятой стала модель стохастических реакций представителей разных функциональных групп (таких, как строители, охранники, фуражиры) на меняющиеся условия среды (Gordon, 1996). Однако эта модель не дает представления об индивидуальной вариативности поведения. Данная проблема не решена и для других групп общественных перепончатокрылых. Так, для медоносных пчел до сих пор нет внятного ответа на вопрос о разделении функций между пчелами-разведчицами и фуражирами (Ratnieks, Anderson, 1999; Beekman et al., 2005).

Для решения проблемы этологических механизмов разграничения функций в семье общественных насекомых продуктивным оказался метод множественного индивидуально-го тестирования и сопоставления этограмм (Резникова, Богатырева, 1984). Применение этого метода позволило выявить детальную систему разделения труда в функциональных группах муравьев. Это, в частности, касается трофобионтов, выполняющих в семье жизненно важную функцию поставки углеводной пищи. Вопреки традиционному мнению о трофобионтах как об однотипных “живых вагончиках”, транспор-

тирующих падь тлей, оказалось, что в их группировках проявляется “профессиональное разделение труда” между пастухами, ухаживающими за тлями; охранниками, защищающими колонии тлей от неблагоприятных воздействий; транспортировщиками, переносящими падь в гнездо; и разведчиками-координаторами, распространяющими информацию о текущих изменениях в ситуациях координированного сбора пади (Резникова, Новгородова, 1998а). Наиболее глубокая профессиональная специализация выявлена у рыжих лесных муравьев. Для ряда видов, принадлежащих к родам *Camponotus*, *Lasius*, *Myrmica*, а также к подроду *Serviformica*, показано, что члены функциональной группы трофобионтов могут совмещать разные функции, например, пастухи могут играть также роль транспортировщиков, а охранники – роль координаторов. Важно отметить, что, как показали депривационные эксперименты, муравьи одного возраста могут входить в состав разных профессиональных групп. Это означает, что возрастной полиэтизм не является основным фактором при распределении ролей в группах трофобионтов.

Можно предположить, что в основе разграничения функций в семье общественных перепончатокрылых лежит индивидуальная поведенческая специализация, включающая такие поведенческие особенности, как склонность к выделению определенных стимулов, уровень агрессии, способность к формированию одних функциональных связей и “запрет” на формирование других. В данном разделе рассматриваются два примера экспериментального анализа поведенческой специализации, позволяющие наметить пути проверки данной гипотезы. В основу экспериментального анализа нами положен метод исследования “наивных” животных, выращенных в лаборатории и не имевших контактов с определенными объектами или стимулами (подробно см.: Резникова, 2005).

Выбор стимулов по форме и размерам у шмелей: спонтанные предпочтения как основа для поведенческой специализации. К настоящему времени различными авторами проведено множество экспериментальных исследований индивидуального поискового поведения общественных перепончатокрылых (ос, пчел, шмелей), предположительно основанного на генетически детерминированных реакци-

ях и включающего распознавание образов, последовательность облета цветков, некоторые характеристики пространственной ориентации. Сходство стереотипов поведения у множества членов семьи дает основания для предположений о врожденной основе исследованных компонент поведения. В частности, большинство пчел проявляет стереотипное поведение “обернись-посмотри”, вылетая из улья, а также предпочтение определенных характеристик поисковых стимулов, таких, как высота над фоном, цвет, симметрия, форма (Lehrer, 1993). Пчелы и осы демонстрируют однотипные правила поиска, заключающиеся в облете продуктивных цветков (а в экспериментах — кормушек) последовательно и без пропусков (Мазохин-Поршняков, Карцев, 1984). Однако роль генетически обусловленных компонент остается неопределенной, так как однотипное поисковое поведение “диких” членов семьи может быть преобразовано индивидуальным и социальным опытом.

Мы исследовали поведение шмелиных трутней — представителей специфической касты, характеризующейся гаплоидным набором хромосом, быстрым созреванием и коротким сроком жизни. Стойкие спонтанные предпочтения (то есть предпочтения определенного стимула без предварительного обучения) у наивных трутней, в сравнении с предпочтениями у “диких” насекомых, дают основания предположить их наследственную обусловленность.

В наших опытах исследовались реакции трутней на искусственные “цветки”. “Цветками” стимулы названы весьма условно: они представляли собой плоские геометрические фигуры из оргстекла, оклеенные черной бумагой, помещенные на ножках на белом фоне экспериментальной арены (флайт-арены, рис. 1–3). Такой метод изучения поведенческих характеристик пчел, ос и шмелей по отношению к зрительным стимулам стал в последние годы традиционным (Dyer, Chittka, 2003). Мы исследовали выбор искусственных цветков у трутней *Bombus hypnorum* (L.), выращенных в лабораторных условиях (четыре особи) и у “диких” трутней (28 особей). На флайт-аренах, соединенных с искусственными гнездами, шмелям предлагали плоские искусственные цветы трех различных форм (треугольник, квадрат и круг), че-



Рис. 1. Флайт-арена для изучения поведения шмелей. Фото А.В. Черненко.



Рис. 2. Шмель выходит из гнезда на арену. Фото А.В. Черненко.

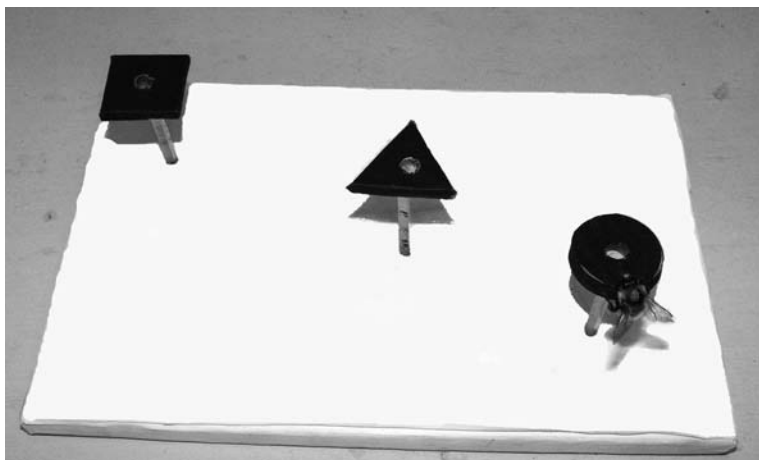


Рис. 3. Шмель выбирает один из искусственных цветков, одинаковых по размеру и различающихся по форме. Фото А.В. Черненко.

тырех размерных категорий (25, 30, 40 и 50мм). Проведено от 10 до 20 тестов по каждому варианту размера и формы, каждый трутень тестировался от двух до 12 раз. Дикие трутни достоверно предпочитали круглый “цветок” ($\chi^2_2=69.81$, $p<0.001$) и “цветок” минимального размера ($\chi^2_2=100.92$, $p<0.001$). Эти предпочтения мы считаем спонтанными. “Наивные” трутни проявили те же предпочтения, что и дикие (круглый “цветок”: $\chi^2_3=19.2$, $p<0.001$, “цветок” минимального размера: $\chi^2_3=59.36$, $p<0.001$). Это позволяет предполагать, что шмелиные трутни обладают явно выраженными врожденными предпочтениями форм и размеров. Наши результаты говорят о доминирующих предпочтениях. При этом не исключено, что использование больших выборок позволит выявить группы особей, обладающих иным сочетанием предпочитаемых форм и размеров.

В экспериментах с “переучиванием” трутням предлагали сироп на “цветках” максимального размера, что противоречило их предпочтениям. По нашим предварительным данным, трутни запоминают новый подкрепляемый стимул с одного-двух предъявлений. По-видимому, шмели способны быстро формировать новые ассоциативные связи в условиях, приближенных к их естественному фуражировочному по-

ведению (в данном случае речь идет о естественной для них ситуации “выбора цветка”). Память о новом положительном стимуле сохраняется у них без подкрепления в течение 4–4.5 часов, и затем угасает, то есть насекомые возвращаются к выбору спонтанно предпочитаемых круглых “цветков” минимального размера.

Можно полагать, что консервативная составляющая поведения является основой для поведенческой специализации в семье, а способность быстро образовывать новые ассоциативные связи способствует гибкой приспособляемости поведения и оперативному достижению соответствия между врожденными правилами поиска и меняющимися природными ситуациями.

Спонтанные агрессивные реакции у муравьев как основа “выбора профессии”. Как уже говорилось выше, члены семей рыжих лесных муравьев существенно различаются по набору выполняемых функций и, соответственно, по своим поведенческим характеристикам. Вопрос о том, каким образом происходит рекрутирование особей в состав разных функциональных групп, до сих пор остается открытым. В качестве первого шага мы исследовали проявление и развитие агрессивного поведения у рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* Yarrow. В основе схемы экспериментов лежит классическое представление о видотипическом “образе врага”, разработанное Тинбергеном (Tinbergen, 1951). Исследуя реакции наивных птенцов домашней птицы на модели хищника, известный этолог пришел к выводу о том, что стереотипное поведение при взаимодействии “хищник-жертва” основывается на врожденных реакциях на ключевые или знаковые стимулы. Ранее было экспериментально показано, что взаимодействие рыжих лесных муравьев и жужелиц как топических конкурентов (“врагов”) основано на взаимном распознавании образов. Использование разных моделей “врагов” показало, что муравьи ориентируются на такие ключевые признаки, как темный цвет, билатеральная симметрия, движение, наличие “выростов” (конечностей, антенн) и запах. Темный цвет и двусторонняя симметрия выступают как первичные признаки, привлекающие внимание муравьев, а движение, наличие конечностей и запах аддитивны по свое-

му воздействию на муравьев. Белый цвет движущихся моделей “выключает” проявления агрессивного поведения. В экспериментах, в которых насекомые попарно взаимодействовали на аренах, было показано, что “охотники” и “охранники” нападали на жуков, тогда как трофобионты предпочитали избегать контакта с опасными объектами (Дорошева, Резникова, 2006а, б). Исследуя поведение муравьев в естественной семье и сравнивая его с поведением наивных особей, выращенных в лабораторной семье, мы предположили, что будущие “охранники” обладают более выраженным видотипическим “образом врага” и более агрессивным поведением, чем представители других функциональных групп.

В экспериментах сравнивали реакции на модели жуков у муравьев, взятых из базовой, естественной семьи и членов “наивной” семьи, которая состояла из особей, вышедших из куколок в лабораторных условиях. Муравьев тестировали индивидуально на аренах (15×15 см), с предъявлением им живого жука или модели, которую передвигали на нитке, со скоростью 6–7 см/сек.

В первой серии опытов участвовали четыре группы муравьев (по семь особей): “охранники”, “охотники” и “трофобионты” из базовой семьи, а также наивные муравьи возраста около двух недель. Охранников отбирали с крышки формикария, пронося над ним препаровальную иглу и собирая наиболее агрессивно нападающих на нее муравьев. Охотников отбирали по реакции на выложенных на арену живых насекомых. Для выявления трофобионтов (сборщиков пади) на арену выставляли веточки осины с колониями тлей. Для 28 муравьев было проведено 140 тестов. Гипотезы о различиях между реакциями муравьев на разные объекты проверялись с использованием формулы Фишера для сравнения двух выборочных долей вариант (Урбах, 1975). В этой серии опытов было выяснено, что “наивные” муравьи предпочтительно реагируют на живого жука, а не на модель “врага” ($p < 0.05$). Члены базовой семьи, являющиеся “охранниками”, реагируют не только на жука, но и на модель, и при этом для них предпочтительным объектом агрессии является модель “врага”, приближенная к оригиналу, то есть симметричная, темная и несущая ноги и антенны. Трофобионты из базовой се-

мы и наивные муравьи используют значительно менее агрессивные реакции, и поведение по отношению к потенциальному врагу в целом сходно у этих двух групп.

Во второй серии опытов участвовали две группы по 20 особей: группа муравьев трех-пятинедельного возраста из наивной семьи и группа охранников из базовой семьи. Эксперименты проводили по следующей схеме: муравьев по одному ссаживали с живым жуком в течение 15 мин. Спустя 5–15 мин муравьев тестировали на моделях, предъявляя их в случайном порядке, по одной, каждая в течение 15 мин. Фиксировали последовательность и количество выявленных поведенческих реакций муравьев. Всего проведено 200 предъавлений и зафиксированы последовательности поведенческих реакций у 40 особей.

У муравьев были выявлены следующие поведенческие реакции на модели и живого жука, ранжированные по увеличению степени агрессивности: (1) раскрытие жвал, (2) выпад, (3) короткий укус (менее 5 сек), (4) продолжительный укус (более 5 сек), (5) “мертвая хватка”, (6) преследование объекта агрессии, сопровождавшееся выпадами и короткими укусами; (7) опрокидывание муравья на спину и попытка вцепиться жвалами в конечность жука. Последняя реакция была выявлена только у наивных муравьев и только по отношению к живому врагу.

Спектры поведенческих реакций, демонстрируемых муравьями из наивной и базовой семей на жуков и их модели, в основе были сходными. Отмечено два существенных различия: 1) наивные муравьи никогда не демонстрировали “мертвую хватку”, тогда как 20% членов базовой семьи проявляли эту реакцию; 2) 65% наивных муравьев демонстрировали “падение на спину”, а у членов базовой семьи эта реакция совсем не проявлялась. Эти различия связаны с формированием мертвой хватки как завершающего акта агрессивного поведения муравьев, который, по-видимому, требует “достройки” за счет индивидуального опыта. Наивные муравьи, кусая жука, чаще всего быстро отпускали его (короткий укус), в ряде случаев укус приходился на движущуюся конечность жука и, не сумев закрепиться на ней жвалами, муравей падал на спину и лежал с раскрытыми жвалами 2–3 сек. Можно





















объект пов. реакция	модель				ЖУК
					
Выпады		* 			
Короткие укусы		* * 			
Продолжительные укусы				* * 	* 
Преследования					* * 
Мертвая хватка					
Опрокидывания на спину					* * 



Рис. 4. Различия в поведении муравьев из базовой и “наивной” семей *Formica aquilonia* по долям особей, совершавших различные поведенческие реакции в тестах с моделями жука и живым жуком.

предположить, что общий рисунок агрессивного поведения рыжих лесных муравьев является врожденным. Однако обучение участвует не только в поисковом поведении, но также в формировании завершающего акта по отношению к объектам агрессии.

Сравнение реакций на жужелиц и их модели у представителей наивной и базовой семей позволило выявить следующие тенденции (рис. 4). Охранники использовали наиболее

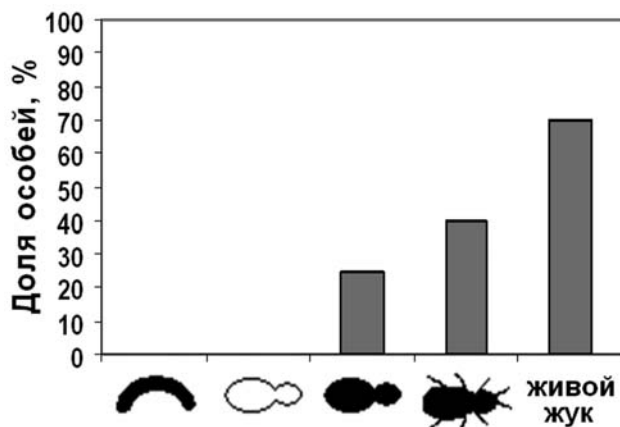


Рис. 5. Доля особей группы муравьев из базовой семьи, демонстрировавших “продолжительные укусы” в тестах с моделями и жуком.

агрессивные реакции при взаимодействии с живыми жужелицами. Они также агрессивно реагировали на все модели, в том числе несущие единственный ключевой признак. Наибольшую агрессию вызывали модели, приближенные по своему облику к оригиналу (рис. 5).

Важно отметить, что, как и у муравьев из базовой семьи, у наивных муравьев белый цвет модели выключал проявление агрессивных реакций (выпадов и коротких укусов), а несимметричная форма модели снижала их проявление (рис. 6). Таким образом, наивные муравьи при распознавании потенциальных конкурентов (хищных жужелиц) используют те же визуальные признаки, что и муравьи из базовой семьи.

Сравнение характера поведения на индивидуальном уровне позволило нам, хотя и на ограниченном материале, предположить, что рекрутирование муравьев в функциональные группы основано на психофизиологических различиях членов семьи, в частности, на различиях в уровне агрессивности. Дело в том, что среди 20 наивных муравьев трех-пятидневного возраста две особи демонстрировали и продолжительный укус, и реакцию преследования в тестах с жужелицей. По количеству агрессивных реакций на живого жука эти муравьи сопоставимы с охранниками из базовой семьи. Можно

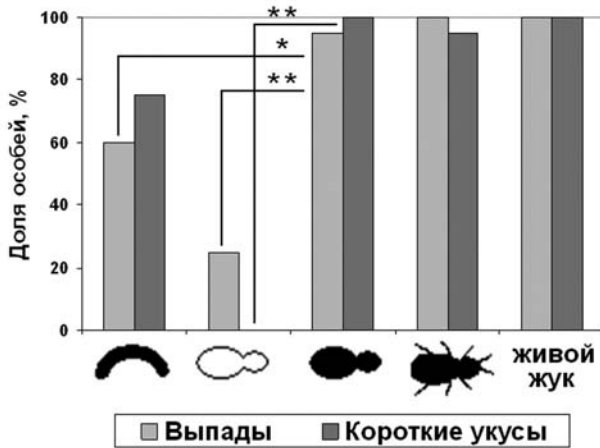


Рис. 6. Доля особей группы муравьев из “наивной” семьи, демонстрировавших реакцию агрессивных выпадов в тестах с моделями и жуком (критерий хи-квадрат, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$).

предположить, что именно из подобных особей, обладающих повышенной агрессивностью, и рекрутируются будущие охранники и охотники.

Нами выявлены пока лишь фрагментарные различия в поведенческих характеристиках членов разных функциональных групп, которые, вероятно, основаны на врожденной предрасположенности особей к реализации определенных поведенческих сценариев. Полученные данные позволяют предположить, что поведенческая специализация играет существенную роль в формировании “профессиональной специализации” у муравьев.

Распространение информации в группировках общественных перепончатокрылых на основе когнитивной и социальной специализации

“Направляемое” (специализированное) обучение как основа когнитивной специализации. У многих видов животных можно наблюдать быстрое и парадоксально сложное обучение в пределах ограниченного домена, обусловленного видовой специализацией. Это явление получило

название направляемого, или специализированного, обучения (guided learning). Сложное направляемое обучение часто сочетается с весьма скромными когнитивными возможностями в рамках других доменов (Slater, 1999). Ограничения когнитивных возможностей связаны, в частности, с тем, что врожденные стереотипы, канализирующие решение жизненно важных задач, могут тормозить “творческие” решения. Примером могут служить результаты, полученные в экспериментах Мазохина-Поршнякова и Карцева (1984): видоспецифическая особенность поискового поведения медоносных пчел (облет ближайших источников нектара по очереди) мешает им усвоить правила поиска, требуемые экспериментаторами. В частности, пчел оказалось невозможно научить садиться на кормушки “через одну”. Однако, пчелы решали задачи, требующие способности к абстрагированию, не уступая обезьянам и дельфинам, если предлагаемые задачи не вступали в противоречие с врожденными правилами поиска (Мазохин-Поршняков, 1989).

В рамках концепции направляемого обучения можно объяснить такие феномены, как запоминание запаасающими животными месторасположения сотен и даже тысяч кладовых, а также задачи, решаемые общественными насекомыми с помощью коммуникации, основанной на дистантном наведении (обзор см.: Резникова, 2007). Подобные явления узко направленной “видовой гениальности”, проявляемые лишь в пределах определенного домена когнитивного поведения, можно назвать **когнитивными адаптациями**. Речь идет о проявлении познавательной деятельности, которая в ряде случаев реализуется у животных хотя и на высоком уровне, но в строго ограниченных рамках.

В наших опытах, основанных на идеях и методах теории информации и реализованных с помощью специально разработанного лабиринта “бинарное дерево” (Резникова, Рябко, 1990; Ryabko, Reznikova, 1996), было показано, что муравьи подрода *Formica* s.str. способны решать сложные задачи, связанные с передачей от разведчика к фуражирам информации о последовательности поворотов на пути к кормушке. В опытах исключалось использование муравьями пахучего следа, а также непосредственного подражания. Лабиринт

заменяли на новый, а разведчика изолировали после контакта с фуражирами, и они были вынуждены искать пищу самостоятельно. Для того, чтобы передать сведения о том, где находится кормушка, разведчикам надо было запомнить, а фуражирам при контакте с ними усвоить последовательность поворотов – например, ЛПЛЛП (лево-право-лево-лево-право). Бинарные деревья в разных опытах были разного размера. Муравьи справлялись с задачей даже в тех случаях, когда им нужно было совершить пять-шесть поворотов на пути к цели, и таким образом выбрать один из 32 или один из 64 конечных “листьев” (рис. 7, 8).

Система дистантного наведения, используемая муравьями, базируется на когнитивной специализации, то есть на существенных различиях в способности к обучению и запоминанию у разведчиков и фуражиров. В отличие от медоносных пчел, у которых, по-видимому, отсутствует явно выраженная специализация по отношению к передаче и восприятию информации (Seeley, 1995), у рыжих лесных муравьев разведчики привлекают к источнику пищи только членов своей рабочей группы, постоянной по составу и включающей от четырех до 10 особей (Reznikova, Ryabko, 1994). Разведчики и

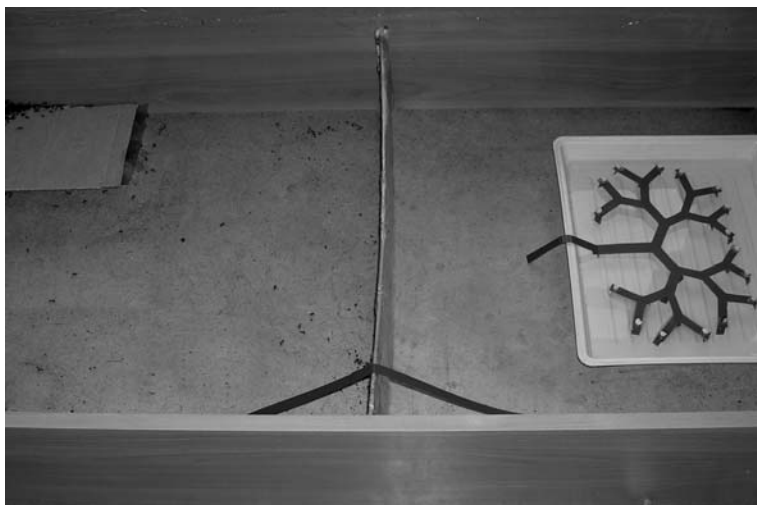


Рис. 7. Арена с искусственным гнездом для муравьев и лабиринтом “бинарное дерево”. Фото Т.А. Новгородовой.

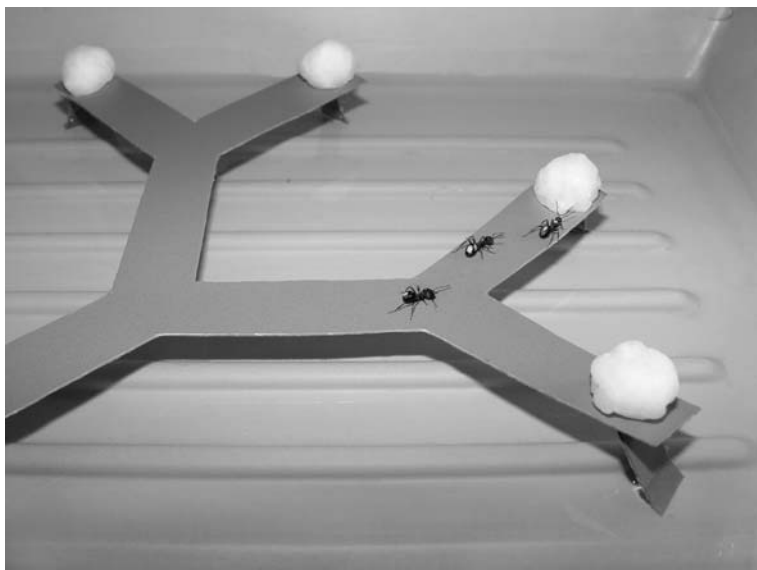


Рис. 8. Группа фуражиров на бинарном дереве. Фото И.К. Яковлева.

фуражиры не являются взаимозаменяемыми. Опыты, в которых разведчики изымались из рабочих групп, показали, что фуражиры, лишившись “своего” разведчика, не решают поисковых задач и перестают посещать лабиринт. Проследивание онтогенетических траекторий муравьев показало, что они становятся разведчиками уже в раннем имагинальном возрасте (Резникова, Новгородова, 1998а). Были выявлены существенные различия в способностях разведчиков запоминать и передавать информацию в сложных ситуациях. Лабиринты с двумя развилками не вызывали затруднений, тогда как запоминание и передача информации о четырех-шести последовательностях поворотов были доступны лишь немногим из разведчиков (Reznikova, Ryabko, 2003).

Распространение сложных поведенческих моделей с помощью простых форм социального обучения: гипотеза “спящих” поведенческих стереотипов. Подражая особям своего вида, то есть действуя на основе социального обучения, животные могут в значительной мере расширить адаптивные возможности поведения. К одной из самых простых и распространенных форм социального обуче-

ния относится социальное облегчение (social facilitation): высвобождение определенных форм активности в присутствии конспецификов. К сложным формам социального обучения относят имитацию (обзор см.: Резникова, 2004).

Исследование роли социального обучения в формировании сложных видотипических стереотипов поведения муравьев позволило высказать предположение о новом механизме действия этой формы обучения в сообществах животных. Есть основания полагать, что для поддержания в популяциях сложных поведенческих стереотипов в рабочем состоянии достаточно, чтобы они полностью проявлялись у небольшой части особей. Остальные, являясь носителями отдельных фрагментов данной модели поведения, могут “достраивать” ее за счет такой простой формы социального обучения, как социальное облегчение. Данное предположение основано на результатах исследований развития охотничьего поведения у *Myrmica rubra* (L.) по отношению к столь сложной для птицы добыче, как прыгающие ногохвостки. Нами впервые были выявлены отношения муравьев *M. rubra*, *Lasius niger* (L.) и *Tetramorium caespitum* (L.) с ногохвостками, как охотников и массовой добычи. Стереотипы охотничьего поведения у этих видов различны и могут быть описаны как комплексы фиксированных действий (КФД). У *M. rubra* КФД включает прыжок и умерщвление добычи с помощью жала (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003).

Наши эксперименты с муравьями – членами “наивных” семей (то есть выращенных в изоляции), показали, что для проявления стереотипа охоты на прыгающую добычу требуется достройка врожденных видотипических компонент на основе индивидуального опыта и созревания, а также элементы социального обучения (Резникова, Пантелеева, 2005). Большинство “наивных” муравьев при первой встрече с ногохвостками ведут себя с ними не как с потенциальными жертвами, а как с сородичами, то есть ощупывают и нередко вступают в антеннальные контакты (рис. 9, 10). Однако, у небольшой части особей в семье сложная последовательность охотничьего поведения проявляется по принципу “все и сразу”. Они, точно также как и муравьи из базовых (контрольных) семей, без колебаний бросаются на ногохвостку и умерщвляют ее путем



Рис. 9. Муравей *Myrmica rubra* из базовой семьи преследует ногохвостку. Фото С.Н. Пантелеевой.



Рис. 10. Муравей *M. rubra* из “наивной” семьи мирно ведет себя по отношению к ногохвосткам. Фото С.Н. Пантелеевой.

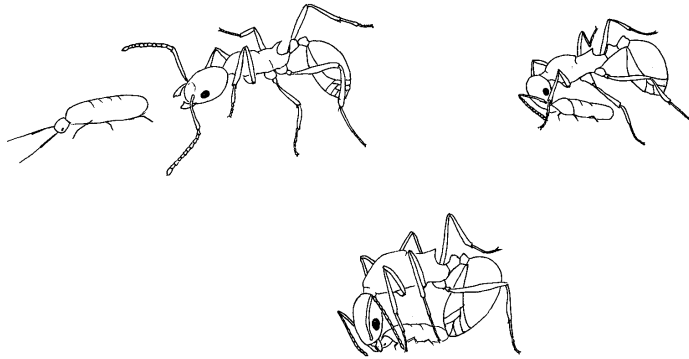


Рис. 11 (а, б, в). Стадии комплекса фиксированных действий *Myrmica rubra* при охоте на прыгающую ногохвостку. По фото С.Н. Пантелеевой.

стереотипной последовательности движений (рис. 11). Это говорит о том, что все элементы охотничьего поведения могут носить у муравьев врожденный характер. Однако носителей целостного стереотипа в семье может быть совсем немного: в отдельных семьях их число составляло менее 10%. Эти особи являются “центрами кристаллизации” в процессе распространения в семье охотничьих навыков. Они обеспечивают социальное облегчение охотничьего поведения остальных фуражиров, при условии достаточно высокой частоты встреч с потенциальной добычей. Можно полагать, что социальное обучение основано на кумулятивном эффекте. Полный цикл формирования охотничьего поведения у “косной” части семьи может занимать несколько месяцев, включая зимовку будущих охотников в гнезде (Резникова, Пантелеева, 2005). Для сравнения отметим, что на муравьях рода *Formica* была показана роль подражательных реакций в “пробуждении” стереотипа “выпрашивания” пади у тлей, однако, для полного проявления данной поведенческой модели требуется лишь несколько часов (Резникова, Новгородова, 1998б). По-видимому, такие жизненно важные для всех муравьев блоки поведения, как получение пади и трофаллаксис, пробуждаются и достраиваются с большей готовностью, чем охотничьи прыжки.

Мы предполагаем, что в подобных ситуациях социальное обучение является необходимым условием для достройки видотипического поведения у носителей неполных, или “спящих”, поведенческих моделей. Это явление, впервые описанное для муравьев, возможно, является широко распространенным. В пользу этого предположения говорит, в частности, пример, в котором исследовалось развитие орудийного поведения у новокаледонских галок. Было получено сходное с нашими результатами соотношение между количеством индивидуумов-носителей целостного сложного стереотипа поведения (применение орудий для добывания пищи) и числом особей, у которых достройка видотипического поведения основана на социальном обучении (Резникова, 2006; Kenward et al., 2005). Наш подход позволяет объяснить поведение животных без привлечения феномена “орудийной культуры” у галок и тем более – “охотничьей культуры” у муравьев. Если в сообществе присутствуют носители целостных поведенческих стереотипов, то у носителей “спящих” фрагментов этих стереотипов их достройка до целостной поведенческой модели может происходить за счет простых форм социального обучения.

Заключение

Роль особи в жизни семьи у общественных перепончатоккрылых может быть описана как результирующая поведенческой, когнитивной и социальной форм специализации. Поведенческая специализация включает склонность к выделению определенных стимулов, уровень агрессии и врожденную предрасположенность особей к реализации определенных поведенческих сценариев. Поведенческая специализация у общественных перепончатоккрылых является базовым свойством изменчивости, предшествующей кастовому и возрастному полиэтизму. Когнитивная специализация предполагает существенные индивидуальные различия в способности к решению жизненно важных для семьи задач. Члены разных функциональных групп в семье проявляют склонность к образованию определенных ассоциативных связей. Социальная специализация связана с закреплением общественно

важных функций за носителями определенных поведенческих свойств. Распространение информации в семье может осуществляться как путем прямой передачи сведений, так и путем простых форм социального обучения. Для распространения в семье сложных поведенческих стереотипов, таких, как охота на трудноуловимую добычу, достаточно присутствия немногочисленных носителей необходимых целостных комплексов фиксированных действий и некоторая доля носителей “спящих” поведенческих фрагментов, которые достраиваются до целостных на основе реакций подражания и индивидуального опыта насекомых.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ 05-04-48104 и Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

Список литературы

- Захаров А.А. 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 277 с.
- Длусский Г.М. 1981. Принципы коммуникации у муравьев // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука. С. 3-33.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006а. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц // Зоол. журн. Т. 85. № 2. С. 183–191.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж. И. 2006б. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев и жуужелиц // Журн. общ. биол. Т. 67. № 3. С. 190–206.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1969. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. Т. 48. С. 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г.А. 1989. Как оценить интеллект животных? // Природа. № 4. С. 18–25.
- Мазохин-Поршняков Г.А., Карцев В.М. 1984. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М.: Наука. С. 95–118.

- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Резникова Ж.И. 2003. Непотизм и политика у общественных насекомых: новые горизонты экспериментального подхода // Евраз. энтомол. журн. Т. 2. № 1. С. 1–12.
- Резникова Ж.И. 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биол. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж.И. 2005. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 580 с.
- Резникова Ж.И. 2006. Исследование орудийной деятельности как орудие интегральной оценки интеллекта животных // Журн. общ. биол. Т. 67. № 1. С. 3–22.
- Резникова Ж.И. 2007. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Усп. соврем. биол. Т. 127. № 2. С. 166–173.
- Резникова Ж.И., Богатырева О.А. 1984. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке // Зоол. журн. Т. 63. № 10. С. 64–73.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998а. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Усп. соврем. биол. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998б. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлям-симбионтами // Докл. Акад. наук. Т. 359. № 4. С. 572–574.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2001. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // Докл. Акад. наук. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Усп. соврем. биол. Т. 123. № 3. С. 234–242.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2005. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // Докл. Акад. наук. Т. 401. № 1. С. 1–3.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. 1990. Теоретико-информационный анализ “языка” муравьев // Журн. общ. биол. Т. 51. № 5. С. 601–609.

- Урбах В.Ю. 1975. Биометрические методы. М.: Наука. 425 с.
- Beekman M., Doyen L., Oldroyd B.P. 2005. Increase in dance imprecision with decreasing foraging distance in the honey bee *Apis mellifera* L. is partly explained by physical constraints // *J. Comp. Physiol.* Vol. 191. 1107–1113.
- Deneubourg J.-L., Goss S., Franks N., Pasteels J.M. 1989. The blind leading the blind: modeling chemically mediated army ant raid patterns // *J. Ins. Behav.* No. 2. P. 719–725.
- Dobrzanska J. 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants // *Acta Biol. Exp. Vars.* Vol. 18. P. 55–67.
- Dyer A., Chittka L., 2003. Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study // *J. Comp. Physiol.* Vol. 190. P. 105–114.
- Gordon D.M. 1996. The organization of work in social insect colonies // *Nature.* Vol. 380. P. 121–124.
- Hülldobler B., Wilson E.O. 1990. *The Ants.* Cambridge: Belknap Press / Harvard Univ. Press. 732 p.
- Kenward B., Weir A.A.S., Rutz C., Kacelnik A. 2005. Tool manufacture by nanve juvenile crows // *Nature.* Vol. 433. P. 121–122.
- Lehrer M. 1993. Why do bees turn back and look? // *J. Comp. Physiol.* Vol. 172. P. 544–563.
- Pratt S.C., Sumpter D.J.T. 2006. A tuneable algorithm for collective decision-making // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* Vol. 103. P. 15906–15910.
- Ratnieks F.L.W., Anderson A. 1999. Task partitioning in insect societies. Use of queuing delay information in recruitment // *Amer. Nat.* Vol. 154. P. 536–548.
- Reznikova Zh., Ryabko B. 1994. Experimental study of the ants' communication system with the application of the information theory approach // *Memor. Zool.* Vol. 48. P. 219–236.
- Reznikova Zh., Ryabko B. 2003. In the shadow of the binary tree: Of ants and bits // Anderson C., Balch T (eds.). *Proc. 2nd Intern. Workshop Math. Algorithms Soc. Insects.* Atlanta: Georgian Inst. Technol. P. 139–145.
- Ryabko B.Ya., Reznikova Zh.I. 1996. Using Shannon entropy and Kolmogorov complexity to study the communicative system

and cognitive capacities in ants // Complexity. Vol. 1. No. 2.
P. 37–42.

Seeley T.D. 1995. The wisdom of the hive: The social physiology of
honey bee colonies. Cambridge: Harvard Univ. Press. 360 p.

Slater P.J.B. 1999. Essentials of animal behaviour. Cambridge:
Cambridge Univ. Press. 420 p.

Thorpe W.H. 1956. Learning and Instinct in Animals. London:
Methuen. 460 p.

Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford: Clarendon. 380 p.