

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

---

Регион  
Новгород

# УСПЕХИ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

УДК 595.796:591.5

© 1998 г. Ж.И. РЕЗНИКОВА, Т.А. НОВГОРОДОВА

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РОЛЕЙ И ОБМЕН ИНФОРМАЦИЕЙ  
В РАБОЧИХ ГРУППАХ МУРАВЬЕВ**

На муравьях *Formica polyctena* и *F. sanguinea* экспериментально показано, что стоящие перед семьей сложные поисковые и ситуативные задачи выполняются компактными рабочими группами, основанными на долговременных индивидуальных контактах и обмене информацией. Возможность перераспределения ролей между особями зависит от сложности задачи: разведчики и фуражиры не могут меняться ролями, и фуражиры не могут передавать сведения. Успех деятельности группы в значительной мере определяется индивидуальными способностями разведчика. Малые рабочие группы действуют и при решении таких повседневных задач семьи, как сбор пади сосущих равнокрылых насекомых. Группы трофобионтов *Formica polyctena*, обслуживающих отдельные колонии тлей, постоянны и состоят из особей с различной профессиональной ориентацией. "Координаторы" предположительно заняты поиском новых колоний и привлечением к ним других муравьев; кроме того, они способны заменять других функционеров. "Пастухи" осуществляют основной уход за тлями и сбором пади. "Сторожа" наиболее агрессивны и охраняют колонию. Эти две группы взаимозаменяемы, но "пастухи" более успешно справляются со сменой функций. "Транзитные" муравьи транспортируют падь в гнездо и не способны заменять других функционеров.

**ВВЕДЕНИЕ**

Роль индивидуального вклада особи в функционирование целостной семьи общественных насекомых – вопрос, привлекающий постоянное внимание исследователей. Однако при анализе поведения общественных насекомых на индивидуальном уровне проявляются противоречия между представлениями, опирающимися на стоатистическую природу их реакций, и представлениями, основанными на широких индивидуальных возможностях особи.

Так, в основе концепции сверхорганизма лежит модель интеграции сообщества насекомых на базе относительно немногих и несложных процессов онтогенеза: особь является полным организмом с обычным социальным поведением, но она служит для выполнения строго определенных задач, подобно специализированной клетке в многоклеточном организме, и ее функции обусловлены характером развития – в частности, у многих видов – принадлежностью к той или иной морфологически выраженной касте (кастовым полигэтизмом) [17, 30]. В работах Гордон (обзор в [16]), касающихся механизмов переключения функциональных групп в семье муравьев для выполнения различных заданий в меняющейся обстановке, проводится аналогия функционирования муравьев в семье с работой нейронных сетей в мозгу, когда продуцирование таких сложнейших феноменов, как, например, сознание, обеспечивается слаженной работой таких относительно простых элементов, как нейроны. Некоторые исследователи проводят аналогии функционирования семьи не с гомеостатическими процессами в целостном организме, а с более простыми физико-химическими процессами, отмечая при этом, что и массовое рекрутирование муравьев на источник пищи, и маневры

муравьев-кочевников, вовлекающие в действие тысячи индивидуумов, инициируются простым следовым маркированием субстрата [13].

Следует отметить, что все процитированные выше авторы не считают действия отдельных особей общественных насекомых полностью автоматизированными и рассматривают индивидуальное научение как фактор, расширяющий адаптивные возможности семьи. Однако общие представления базируются на стохастических процессах: хотя отдельные элементы системы обладают некоторой гибкостью в принятии решений, но они не персонифицированы, как в сообществах позвоночных животных. Так, Хольдблер и Вильсон [17] считают, что в семье муравьев не может быть групп, принципом объединения в которые служат индивидуальное опознавание и взаимодействие ("клик" или "команд"), так как способность муравьев к классификации себе подобных ограничивается признаками "свой – чужой" или признаками принадлежности к определенной касте.

Вместе с тем интенсивно развивается направление исследований, посвященных широким индивидуальным, в том числе и когнитивным, возможностям отдельных особей в семье общественных насекомых. В последние два десятилетия установлено, что общественные перепончатокрылые способны к элементам абстрагирования, экстраполирования, формирования эмпирических правил [4, 5], к простейшей орудийной деятельности [19], к ориентации в сложной, меняющейся обстановке [18, 22, 29]. Они обладают лабильными системами коммуникации [1], а также индивидуальной иерархией и склонностью объединяться в персонифицированные группировки на основе "дружественных" связей [2, 3]. Применение методов, базирующихся на идеях теории информации, позволило выявить свойства сигнальных систем высокосоциальных видов муравьев, по-видимому, не уступающие возможностям открытого Фришем [15] "языка танцев" медоносной пчелы: муравьи используют систему дистантного наведения [7] и при этом способны запоминать и передавать большое число сообщений, в том числе о координатах и количестве объектов [9–11]. Было выяснено, что основу функционирования этой сложной системы коммуникации составляют малые рабочие группы муравьев, которые можно сравнить с "танцгруппами" медоносной пчелы [9, 27].

До сих пор практически ничего не было известно об индивидуальном разделении ролей не только в малых рабочих группах муравьев, но и в пределах функциональных групп семьи (трофобионты, активные фуражиры, внутргнездовые рабочие). Предпринимались попытки дифференцировать членов одной функциональной группы на настойчивых и ненастойчивых, активных и неактивных, подвижных и малоподвижных, сенситивных и малосенситивных, а также высказывалось предположение о наличии "специалистов среди специалистов" [12, 21, 23, 25, 26, 28]. Однако конкретные механизмы распределения ролей и глубина индивидуальной специализации особей в группах оставались неизвестными. На наш взгляд, причина в том, что в этом плане не исследовались группы особей, объединенные общей задачей. Исключение составляет работа Фрэнкса [14], посвященная исследованию деятельности "команд" у *Eciton burchelli*, транспортирующих крупную добычу. Но в описываемом случае разделение труда предопределялось кастовой принадлежностью лидеров и транспортировщиков (т.е. их функции обусловливались морфологическими особенностями) и, кроме того, всего дважды "команды" включали более трех особей. Для тех видов муравьев, у которых выражен только размерный и возрастной, но не кастовый полигиетизм, подобные исследования не проводились.

Наши многолетние эксперименты [9–11] показали, что прекрасным модельным объектом для изучения механизмов и принципов индивидуального взаимодействия являются малые рабочие группы муравьев, функционирующие в экспериментальных лабораторных семьях, поставленных перед необходимостью решения сложных поисковых задач. В естественных условиях таким подразделениям в семье муравьев могут соответствовать группы трофобионтов, занятых уходом за отдельными колониями сосущих равнокрылых насекомых, их охраной и сбором пади, а также поиском

новых колоний [10]. Ранее нами было показано, что в таких группах разные особи предпочитают различные способы ориентации на местности, что создает предпосылки для разделения функций между ними [8].

Цель настоящей работы – выяснение механизмов организации малых рабочих групп муравьев-фуражиров на основе индивидуального распределения ролей.

Полученные данные позволяют предположить, что в семьях муравьев с высокой степенью социальной организации отдельные задачи выполняются рабочими группами численностью до 10 особей, в которых разные муравьи имеют различную профессиональную ориентацию, индивидуально распознают друг друга и обмениваются конкретной информацией только в пределах своей группы. Возможность перераспределения ролей между особями зависит от сложности задачи, стоящей перед группой.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в ходе многолетних лабораторных экспериментов, посвященных изучению процессов передачи информации у муравьев (1982–1995 гг.), и при наблюдении за муравьями-трофобионтами, обслуживающими колонии тлей (1991–1995 гг.).

В лабораторных экспериментах участвовало 20 семей *Formica polyctena* и 6 семей – *F. sanguinea*. Лабораторные семьи, состоящие из 800–2000 рабочих, самки и небольшого количества расплода, содержали в пластиковых гнездах 10×5×12 см, позволяющих наблюдать контакты муравьев друг с другом. Муравьев содержали на аренах (150×100 см), разгороженных на две части: меньшую, жилую, где находилось гнездо, и большую – рабочую, где находилась экспериментальная установка. В разных случаях это были различные установки – "бинарное дерево", состоящее из нескольких развилок, причем кормушка помещалась на один из конечных "листьев" (подробно в работе [10]), или "гребенки" различной формы, когда кормушка помещалась на один из "зубьев" (подробно в работе [11]). Во всех случаях эксперименты были организованы одинаково: муравей, специально подсаженный на кормушку, должен был привлечь к пище фуражиров, находящихся в жилой зоне, которые не могли видеть, что происходит в рабочей зоне, и могли проникнуть туда только по съемному мостику. Действие пахучего следа исключалось путем регулярной замены экспериментальной установки до прихода туда фуражиров (см. [10, 11]). Муравьи получали углеводную пищу (раствор сахара) один раз в 3 дня и только на экспериментальной установке. Все внегнездовые рабочие, участвующие в экспериментах, имели индивидуальные метки, нанесенные нитрокраской. Небольшие дополнительные эксперименты, проясняющие конкретные вопросы, описаны в следующем разделе.

Место изучения деятельности муравьев-трофобионтов в естественных условиях – лесопарковая зона Новосибирского Академгородка. В 1991–1992 гг. проводили предварительные наблюдения и отработку методик. В 1993–1995 гг. исследовались 3 семьи *F. polyctena* (гнезда с диаметром куполов около 120 см, расположенные на освещенных участках смешанного леса (сосна, осина, береза) достаточно далеко друг от друга и не связанные родственными отношениями). Наблюдали за группами муравьев на девяти колониях тлей *Symydobius oblongus* на березе *Betula verrucosa* и на четырех колониях *Aphis jacobaeae* на осоте полевом *Sonchus arvensis*. Проводили повторные учеты муравьев на колониях тлей: в течение 15 дней – каждые 30 мин с 10.00 до 13.00 и с 16.00 до 20.00 ч, затем до конца полевого сезона дважды в день по 2 ч. Время наблюдений за одной колонией тлей составляло от 20 до 35 ч. В эксперименте использовали индивидуальное мечение муравьев с помощью нитрокраски (всего маркировано 350 особей, метки сохранялись до 47 дней).

Для составления этограмм, дающих представление о различиях в индивидуальном поведении муравьев, вели подробную запись последовательности и длительности их поведенческих актов. Выделено 10 основных элементов поведения (см. рис. 1). Общая продолжительность наблюдений составила ~ 300 ч.

Помимо наблюдений за муравьями в естественных условиях, с помощью простого

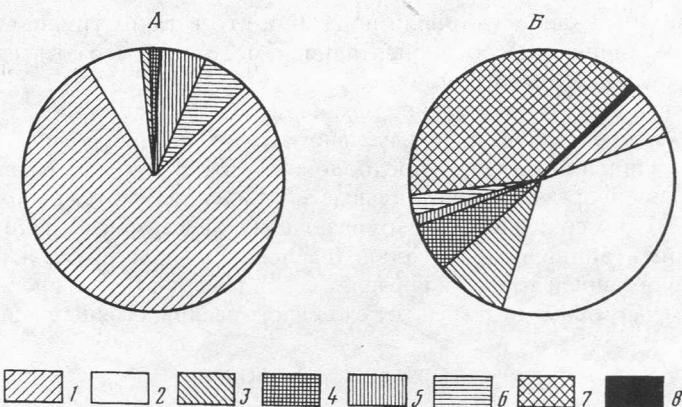


Рис. 1. Этограммы типичного "пастуха" (A) и "сторожа" (Б) F. polycstena (процентное соотношение времени, затраченного на различные элементы поведения). За 100% принято: для "пастуха" – 192 мин, для "сторожа" – 154 мин. Условные обозначения поведенческих актов (не все присутствуют в этограммах): 1 – контакт с тлями, 2 – положение покоя, 3 – обследование веточек и листьев, 4 – контакт с муравьями, 5 – чистка антенн, 6 – трофалаксис, 7 – поза агрессии, 8 – насекомы на других муравьев, 9 – временный переход на ближние колонии тлей, 10 – проход по стволу к муравейнику

теста сравнивали агрессивность разных особей: к спокойно стоящему муравью подносили препаровальную иглу на расстояние 1 см (8–10 раз с интервалом 30 мин). Эмпирически была составлена следующая шкала агрессии: -1 (убегает), 0 (не реагирует), 1 ("настораживается", т.е. спокойно стоит, направив antennы в сторону раздражителя), 2 (принимает позу агрессии, подгибая брюшко), 3 (цепляется за иглу передними ногами), 4 ("мертвая хватка" – муравей вцепляется в иглу, обхватывая ее ногами и жвалами).

Лабораторные наблюдения за деятельностью трофобионтов проводили на арене размером 1,5 × 0,8 м в 1995 г. Семья F. polycstena численностью около 1500 особей имела в распоряжении две колонии тлей *Chaetophorus albus* на веточках осины, помещенных в сосуды с водой. Время наблюдений за каждой колонией составило около 30 ч. Было маркировано индивидуальными метками 63 муравья.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперименты, в которых муравьи должны были справляться со специально поставленными задачами, позволили наблюдать за деятельностью рабочих групп муравьев при решении сложных поисковых и ситуативных проблем. Выяснилось, что конкретная информация передается путем дистантного наведения только в пределах группы и что успех группы практически полностью определяется успехом деятельности разведчика, передающего сведения. Наблюдения за естественными группами трофобионтов, занимавшими решением одной из самых насущных и "повседневных" задач семьи муравьев – сбором и транспортировкой пади тлей, помогли выявить многообразие профессиональных склонностей муравьев и степень гибкости их поведения при индивидуальном распределении ролей.

*Распределение ролей в группах при решении поисковых задач.* Лабораторные эксперименты показали, что система дистантного наведения у муравьев основана на процессах взаимодействия особей внутри постоянных по составу рабочих групп и действия разведчика резко отличаются от действий фуражиров.

Во всех сериях экспериментов муравьи из каждой лабораторной семьи в течение примерно 10 дней привыкали брать пищу, посещая лабораторные установки упрощенного типа (например, "бинарное дерево" с одной развилкой). В этих случаях привлечение фуражиров из гнезда и с аренды происходило путем неспецифической

активации и кинописса, т.е. за счет общего возбуждения и подражания друг другу. Кормушку посещало до 200 особей. Поведение муравьев резко менялось при усложнении задачи – например, при помещении кормушки на один из четырех "листьев" второй развилики бинарного дерева. Большинство фуражиров теряли интерес к установке после неудачных попыток найти пищу. Если не вмешиваться в деятельность муравьев и не убирать мостик, разделяющий жилую и рабочую части арены, то спустя 3–4 ч экспозиции лабораторной установки можно было наблюдать до 40 муравьев, посещающих кормушку, среди которых визуально различались группы, состоящие из 3–8 особей.

В течение специальных тренировочных экспериментов выявляли состав групп, работая отдельно с каждой из них. Для этого, экспонируя установку, подсаживали на кормушку одного из активных вне гнезда муравьев, из числа ранее помеченных на установке, и не допускали туда остальных, убирая мостик.

Однако на первых этапах экспериментов не могли различать муравьев, играющих разные роли в группе. Оказалось, что поведение муравьев, которые позже были названы разведчиками, существенно отличалось от поведения других особей. Так, если на кормушку подсаживали фуражира, то его дальнейшее поведение было вариабельным: он мог, покинув установку, либо надолго оставаться на рабочей части арены, либо перейти в жилую часть и остаться там на арене или направиться в гнездо. В последнем случае наблюдалась незначительная активизация фуражиров и несколько особей выходили из гнезда, но не направлялись на рабочую часть арены. Если же подсаженный на кормушку муравей оказывался разведчиком, то он возвращался сразу в гнездо, как правило, не задерживаясь и двигаясь самым коротким прямым путем. Контакты разведчика с муравьями в гнезде происходили в одной из камер, близких к входу, и можно было следить за действиями компактной группы во время передачи информации (подробно в работе [10]).

Картина взаимодействия муравья-разведчика и его группы отличается от того, что происходит во время танца у медоносных пчел: у муравьев фуражиры не наблюдают со стороны за действиями разведчика, а вступают с ним в непосредственный контакт, который сопровождается многочисленными ударами антенн и движениями нижнечелюстных щупиков. Разведчик может вступать в контакт последовательно с несколькими фуражирами. Поскольку в задачу исследований не входила расшифровка содержания сигналов разведчика, то неизвестно, является ли передаваемое им сообщение разбитым на части и продолжающимся от фуражира к фуражику, а также могут ли муравьи получать информацию, наблюдая контакт разведчика с другим муравьем. Можно лишь оценивать результаты этих контактов.

В редких случаях после первого контакта с разведчиком вся группа выходила из гнезда и двигалась по направлению к установке. (Так как опыты проводились для изучения процесса передачи информации, то в этом случае разведчика изымали пинцетом и временно изолировали, вынуждая группу находить пищу самостоятельно, т.е. используя сведения, гипотетически полученные от разведчика.) Чаще разведчик после возвращения в гнездо покидал его один после краткого контакта с фуражирами (как было описано в работе [10], такие контакты сопровождались передачей пищи и длились в среднем 5 с, тогда как "информационные" – до 300 с) и возвращался к кормушке, иногда при этом совершая ошибки при поиске. В отдельных случаях число одиночных рейсов разведчика достигало четырех, прежде чем он начинал передавать сведения о координатах кормушки и совершалась мобилизация группы. Наблюдая за возбужденными действиями разведчика и получая от него пищу, группа постепенно подтягивалась к выходу из гнезда. В течение одного сеанса тестировали одну рабочую группу, остальные не допускались на рабочую часть арены. Таких сеансов было несколько в течение дня, в зависимости от числа активных групп.

Оказалось, что не все разведчики могли успешно запомнить путь к кормушке. Более того, число таких разведчиков уменьшалось в зависимости от сложности задачи. Например, в случае двух развилок на "бинарном дереве" работало до

8 разведчиков и их групп в течение одного дня, а в случае шести развилок – только 1–2. Таким образом, на этапе "тренировочных" опытов можно было выявить "перспективных" разведчиков, хорошо ориентирующихся и способных быстрее и успешнее мобилизовать свою группу. Всего в ходе многолетних экспериментов на различных установках "проработало" 208 групп *F. polystena* и 60 групп *F. sanguinea*.

Следует отметить, что процесс выявления разведчиков облегчался двумя обстоятельствами. Во-первых, по нашим наблюдениям, рабочие группы состоят из крупных особей (не более двух на группу), особей среднего размера и мелких. Во всех наблюдавшихся случаях разведчиками были только мелкие особи. Во-вторых, в ходе предварительных, "тренировочных" опытов муравьи усваивают последовательность манипуляций, и, как правило, разведчики, активные в предварительных опытах, появляются на арене сразу после экспозиции экспериментальной установки и охотно позволяют перенести себя пинцетом на кормушку.

*Процесс формирования рабочих групп и постоянство их состава.* Наши опыты показали, что процесс формирования рабочих групп в семье муравьев основан на долговременных персональных контактах особей и что, по крайней мере при решении сложных задач, разведчики и фуражиры не могут меняться ролями.

В 1986 г. были прослежены онтогенетические траектории 80 особей *F. sanguinea*, маркированных в лабораторном гнезде сразу после выхода из коконов. В данной лабораторной семье действовало 16 рабочих групп. Из 80 маркированных муравьев 17 особей вошли в состав семи рабочих групп в качестве фуражиров, распределившись следующим образом: четыре муравья в одной группе, по три – в двух других, по два – в трех, и в одной группе – один муравей. При этом три "двойки" и одна из "троек" вошли в состав группы одновременно, а в "четверке" муравьи встраивались в работу групп постепенно, с интервалами до 8 дней. Возраст, в котором муравьи начинали участвовать в работе групп, составлял от 18 до 30 дней. Разведчиками стали три муравья. При этом два разведчика сначала входили в состав двух других групп в качестве фуражиров, а один стал разведчиком сразу. Это дало возможность проследить состав трех вновь сформированных групп: он был разновозрастным, и это были в основном "резервные" муравьи, ранее не входившие в группы. Интересно отметить, что каждый из двух фуражиров, став разведчиком, "увел" из своей прежней группы по одному муравью. Возраст, в котором муравьи становились разведчиками, составлял от 28 до 36 дней. Для сравнения отметим, что у видов с одиночной системой фуражировки – *Cataglyphis bicolor* и *Formica shaufussi* – все время жизни фуражира составляет, соответственно, 6 и 20 дней [24, 25].

"Приверженность" разведчиков к своим рабочим группам проверялась в наблюдениях за той же семьей *F. sanguinea* в том же году и за семьей *F. polystena* в 1987 г. В разное время сезона, с интервалами в 5–10 дней, у трех разведчиков *F. sanguinea* и у семи разведчиков *F. polystena* были изъяты все члены их групп. В одном случае у первого вида и в двух – у второго разведчики "добирали" муравьев к себе в группы ("использовали старые знакомства"), в одном случае у первого вида и в трех – у второго разведчики действовали в одиночку от 8 до 35 дней, и два разведчика *F. polystena* переставали выходить на арену. В 1988 г. у пяти групп *F. polystena* в разное время сезона изымались разведчики (заметим, что и в том и в другом опытах изъятые муравьи возвращались в базовое гнездо и в лабораторных наблюдениях больше не использовались). Члены групп продолжали появляться на арене, и 15 раз в разные дни таких муравьев подсаживали на кормушки экспериментальной установки. Когда они возвращались в гнездо, их контакты с фуражирами были случайными и кратковременными. Возможно, что эти муравьи могли бы встроиться в работу других, нормально функционирующих групп, но мы не наблюдали этого.

*Решение ситуативных задач и распределение информации в рабочих группах.* Дополнительное тестирование показало, что рабочие группы могут коллективно решать не только поисковые, но и ситуативные задачи – такие, как избегание опасности

или преодоление препятствий. В первом случае информацию передает тот же разведчик, что и в ситуации поиска пищи, а фуражиры передавать сведения не могут. Возможно, что в некоторых ситуациях лидерство переходит к другим членам группы, но это пока остается невыясненным. Есть основания полагать, что "сработанность" муравьев в группе существенна для ее успешной деятельности в сложных ситуациях.

Тестирование проводили в 1986 г. с помощью Т-образного лабиринта, в котором муравьи должны были избегать слабого удара током. Рабочие группы F. polystena предварительно выявлялись с помощью бинарного дерева. Группу, успешно проработавшую на этой установке, отсаживали на малую арену. Все особи имели индивидуальную метку. Одного из муравьев помещали в Т-образный лабиринт, на один из отсеков которого подавалось напряжение 150 В. Для того чтобы муравей научился выбирать правильный путь, требовалось от 2 до 10 повторностей, между которыми его содержали в отдельной коробке. Обученного муравья помещали на малую арену с его группой и фиксировали общее время его тактильных контактов с членами группы, обращая при этом внимание на то, с какими именно особями он контактирует. В 11 группах обучали первыми именно разведчиков, выявленных в опытах с бинарным деревом, и дальнейшему тестированию подвергали фуражиров, которые непосредственно с ними контактировали, и тех, к которым разведчики не прикасались (таблица). Отдельно были взяты 6 групп, из которых в лабиринт помещался не разведчик, а один из фуражиров, и тестировались все муравьи, с которыми он контактировал после своего обучения. Контролем служили "квазигруппы", набранные из первых попавшихся внегнездовых фуражиров (10 групп по 5 экз.). В таких группах фиксировалось время контакта обученного муравья с остальными, а тестированию в Т-образном лабиринте подвергались все муравьи, независимо от того, имели ли они контакты.

Оказалось, что из муравьев, взятых в лабиринт до обучения (по 1 экз. из 27 групп), 12 особей пошли направо и 15 – налево, т.е. они разделились почти поровну. Среди муравьев, контактировавших с обученной особью, достоверно правильный выбор совершали только члены рабочих групп после контакта с разведчиком. Члены рабочих групп, не имевшие контактов, либо после контакта с фуражиром (а не с разведчиком), а также члены "квазигрупп" осуществляли выбор случайно. Интересно, что среднее время контакта с муравьями у разведчиков было значительно меньше, чем во всех остальных случаях, и по значению близко к тем значениям, которые установлены в ситуациях, когда разведчик должен был передать информацию об одном альтернативном выборе – направо или налево (см. [10]). Все остальные контакты были гораздо более длительными и заключались в возбужденном ощупывании.

Для того чтобы выяснить, в какой степени "сработанность" муравьев в группах способствует выполнению ими сложных заданий, в 1987 г. был проведен эксперимент, результаты которого можно расценивать лишь как предварительные, но, на наш взгляд, весьма красноречивые. Проверялось, с какой эффективностью группы муравьев устраняют препятствия, возникающие на их пути при транспортировке расплода. На первом этапе этого опыта группу муравьев помещали в U-образную стеклянную трубку (диаметром 200 мм), один из концов которой был затемнен. Вместе с муравьями помещали небольшое количество личинок и коконов. Муравьи быстро переносили расплод в затемненную часть трубы. На втором этапе муравьи должны были преодолеть препятствие, прежде чем попадали в затемненную часть трубы: она была отделена перегородкой с тремя отверстиями, достаточно свободными, чтобы пройти туда вместе с транспортируемым расплодом. На третьем этапе в эти отверстия были вставлены кусочки спичек, неплотно закрывающие просвет. Проведено 10 сеансов таких опытов. Использовали каждый раз одну группу, успешно проработавшую на бинарном дереве, и две "квазигруппы". После сеанса группы возвращали в базовое лабораторное гнездо. При сопоставлении времени, затраченного на транспортировку расплода на первом и на втором этапах эксперимента, не обнаружено никаких различий между группами. Необходимость преодолевать простое препятствие (открытые отверстия) довольно

*Результаты опытов по выявлению способности рабочих групп муравьев избегать опасности (объяснение в тексте)*

Показатель	Все муравьи квазигруппы (контроль)	Фуражиры, не контактировавшие с обученным разведчиком	Муравьи, контактировавшие с обученным фуражиром	Фуражиры, контактировавшие с обученным разведчиком
Число особей, выбравших правильный путь	17	7	19	47
Число особей, выбравших неверный путь	23	9	16	3
Время контакта обученного муравья с группой, с	160±40	—	90±25	25±3

значительно увеличивала время, необходимое для транспортировки расплода (с 10–15 до 60–80 мин), но при наблюдениях создавалось впечатление, что муравьи справляются с задачей в одиночку. С задачей третьего этапа справились только 2 из протестированных 30 групп муравьев, и нам кажется примечательным, что это были группы, проработавшие на бинарном дереве. Задача была решена на исходе 7-го и 8-го часа наблюдений. Это можно считать групповым решением, так как одни муравьи вытаскивали спички, а другие транспортировали коконы (здесь уместно вспомнить результаты опытов по инструментальному обучению у *F. polystena*, когда одни муравьи тянули за нитку, открывая шторку, а другие получали доступ к кормушке [20]). Было отмечено большое количество антеннальных контактов между членами группы (временная динамика контактов не была зафиксирована).

*Разделение ролей в группах трофобионтов.* Наблюдения за группами трофобионтов, обслуживающих отдельные колонии тлей, показали, что эти группы постоянны и состоят из особей с различной профессиональной ориентацией: "координаторов", "пастухов", "сторожей", "транзитных муравьев". В данном ряду они расположены по степени убывания гибкости поведения и способности переключаться на выполнение других функций. Представители этих "профессий" существенно отличаются по количественному соотношению разных элементов поведения и по степени агрессивности.

За время учетов на отдельных колониях тлей ни разу не было отмечено переходов трофобионтов на другие колонии, за исключением тех, что находились на тех же веточках. Из семи случаев удаления колоний, расположенных на осоте, лишь в одном 3 из 5 ранее помеченных муравьев были обнаружены на новой молодой колонии тлей, также находящейся на осоте. Возможно, что постоянство состава групп связано с профессиональной специализацией муравьев-трофобионтов, обслуживающих колонию.

Специализацию муравьев исследовали с помощью сравнения индивидуальных этограмм. Оказалось, что большинство локомоций и поз неспецифично: все 10 выделенных элементов поведения были общими для всех исследованных особей (см. рис. 1). Однако по количественному соотношению долей времени, затрачиваемого на 5 основных элементов поведения (контакт с тлями; положение покоя; обследование веточек и листьев; контакт с муравьями; чистка antenn), довольно четко выделились четыре "профессии".

"Транзитные муравьи" служат для транспортировки пади в гнездо. Они приходят на колонию 7-9 раз в день и проводят там не более 12 мин. За это время они контактируют со всеми муравьями, присутствующими на колонии, и получают от них пищу. Иногда транзитные муравьи вступают в контакт с тлями, но непродолжительный (2-3 мин).

"Пастухи" и "сторожа" находятся на колонии почти весь день и всю ночь, лишь изредка спускаясь вниз. Так, "пастухи" проводят на колонии в среднем 79,9% от времени наблюдений, при этом они почти непрерывно собирают падь, ощупывая разных особей тлей поочередно. По нашим оценкам, в колонии с численностью 7-9 тлей "пастух" получает 7-9 капель пади в 1 мин. У этих муравьев низкая степень агрессивности – 1-2 балла.

"Сторожа" проводят в колонии в среднем 86,4% времени. В отличие от "пастухов" они почти не вступают в контакты с тлями. Большую часть времени они спокойно сидят рядом с колонией, быстро реагируя на любые внешние воздействия. Степень агрессивности у них 3-4 балла.

Различия в поведении представителей этих трех "профессий" проявляются также в их реакции на миграции отдельных особей тлей, покидающих колонию. Тли могут передвигаться по веткам вверх и вниз, и чаще всего они возвращаются в свою колонию, но иногда остаются в соседней колонии. В случае прихода "чужой" тли ее встречают неагgressивно, один из "хозяев" колонии тщательно ее ощупывает, и в дальнейшем к ней относятся так же, как и к остальным. Реакция же на уход тли из колонии оказалась у муравьев неоднородной: выделены 4 типа поведения: агрессивный, при котором муравей догоняет удаляющуюся тлю, ощупывает ее антеннами, совершают угрожающие выпады и ведет ее впереди себя обратно; менее агрессивный, при котором происходит то же самое, но после наскоков муравей возвращается в колонию, а тля, пройдя еще некоторое расстояние, возвращается сама; спокойный, когда, догнав тлю, муравей постукивает ее антеннами в течение 3-5 с и возвращается на свое место (тля при этом либо возвращается, либо уходит), и, наконец, безразличный, когда муравей не реагирует на уход тли. Если за 100% взять количество зафиксированных ситуаций, то для "транзитных" муравьев во всех 100% случаев (64 ситуации) характерно безразличное поведение, у "сторожей" (75 ситуаций) преобладает безразличное (47%) и спокойное (34%) поведение (т.е. они "сторожат" тлей от внешних воздействий), а у "пастухов" (89 ситуаций) – агрессивная (25%) и менее агрессивная (58%) реакции.

Группа "координаторов" очень малочислена, и они ведут себя скрытно по сравнению с остальными функционерами. Нам удалось наблюдать поведение всего 5 особей, а полные этограммы получены лишь для одного муравья. Поэтому наши представления, так же как и название этой группы, могут считаться лишь предварительными. Есть основания полагать, что эти муравьи многофункциональны. Они могут собирать падь, обследовать листья и веточки, переходить не только на соседние, но и на далеко расположенные колонии в пределах одного дерева, и могут заменять "пастухов" и "сторожей", если те покидают колонию, что чаще всего случается в периоды спада активности. Так, нам удалось наблюдать два случая, когда один и тот же "координатор" обнаруживал временно покинутую молодую колонию тлей, которую обслуживали два "пастуха" и один "сторож". Он оставался там до прихода других функционеров (12 мин в первом случае и 20 мин 20 с во втором). В течение этого времени он собирал падь. При появлении "хозяев" он совершал быстрые наскоки на муравьев (3-4 с) и затем удалялся. Поведение таких особей весьма сходно с поведением разведчиков в лабораторных семьях, и это сходство усиливается тем, что и те и другие являются мелкими по размеру особями. Можно предположить, что одна из функций этих муравьев состоит в привлечении трофобионтов к новым колониям тлей, но в природных условиях подобные ситуации трудно наблюдаются. Мы лишь однажды наблюдали ситуацию, когда "координатор" обнаружил на отдельной веточке бересклета крылатую тлю и ухаживал за ней (ощупывал, собирал падь), почти не отлучаясь. Утром следующего дня рядом с крылатой тлей появились две личинки. "Координатор" направился к ближайшей действующей колонии и вступил в antennальный контакт с одним из "пастухов", совершая попутно пробежки к новой колонии, и добился перехода этого муравья на новую колонию. После того, как он там остался, "координатор" забегал на эту веточку лишь изредка, на 20-40 с.

Для того чтобы выяснить, могут ли представители разных "профессий" заменять

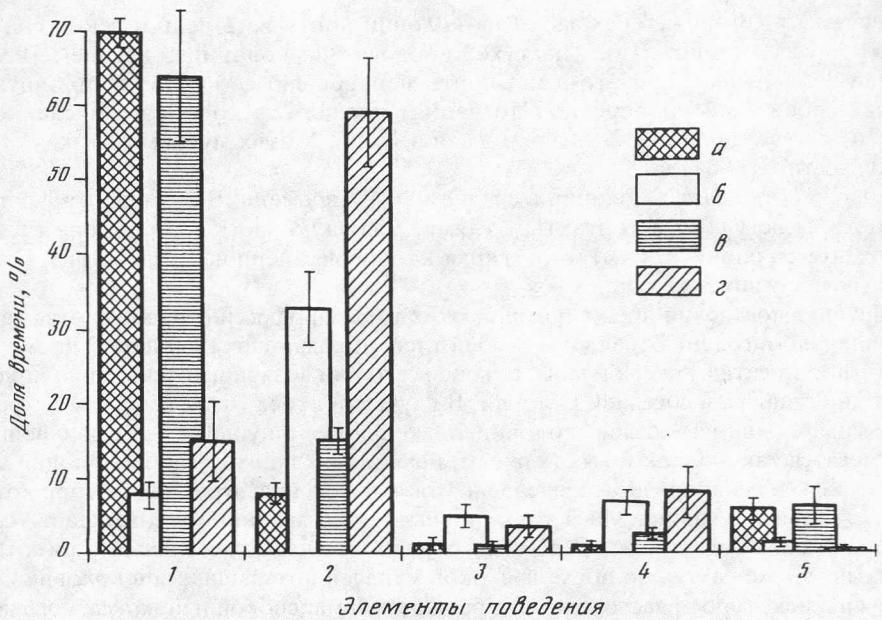


Рис. 2. Доли времени, затраченного на различные элементы поведения, у "пастухов" и "сторожей" F. polyctena. Условные обозначения: а – "пастух" в природной ситуации, в – в лаборатории; соответственно, б и г – "сторож". Элементы поведения: 1 – контакт с тлями, 2 – положение покоя, 3 – обследование веточек и листьев, 4 – контакт с муравьями, 5 – чистка антенн. Усреднение произведено для 68 "пастухов" и 44 "сторожей" в естественных условиях и для 16 и 7 особей из лабораторной семьи, соответственно

друг друга, был проведен опыт в 9 повторностях, в котором на одной колонии тлей *S. oblongus*, расположенной на березе, по очереди удаляли всех "пастухов" и всех "сторожей". Муравьи снимали с веточки и относили в сторону муравейника. На возвращение к колонии они затрачивали 30-40 мин. Спустя 5 мин после их удаления оценивали степень агрессивности оставшихся особей и проводили хронометрирование их поведения. Подсчитывали также процентное соотношение капель пади, выделенных тлями в течение 1 ч, собранных муравьями или оставшихся несобранными. Оказалось, что удаление одних функционеров всегда вызывает изменения в поведении других. В отсутствие "сторожей" все "пастухи" становились более оживленными и реактивными, показатели агрессивности у них возрастали в среднем с 1-2 до 4 баллов. В тех случаях, когда на колонии оставались только "сторожа", они сразу приступали к сбору пади, причем потери пади составляли до 40%. Степень агрессивности муравьев в этих случаях не изменялась. Подобная ситуация может быть спровоцирована также недостаточным количеством муравьев- "пастухов" на колонии. Отмечен случай, когда количество "пастухов", действующих на колонии, сократилось с 3 до 1. Потери пади составили около 5%, тогда как в обычной ситуации – не более 1%.

Сравнение поведения малых групп трофобионтов в природных и в лабораторных условиях не выявило существенных отличий. В лаборатории наблюдалась те же элементы поведения и такое же распределение ролей среди трофобионтов (рис. 2). Можно отметить лишь различия при сравнении отдельных элементов поведения, которые показывают, что для "пастухов" в лаборатории характерно более спокойное поведение и большая доля в их бюджете времени приходится на "отдых", когда они спокойно сидят рядом с колонией. Это может быть связано с изменениями в потребностях лабораторной семьи в углеводной пище.

Есть основания думать, что глубина профессиональной специализации муравьев в группах трофобионтов связана со сложностью территориальной организации. Так, у вида с более простой структурой использования кормового участка – *Camponotus*

*saxatilis* – по нашим данным, колонии тлей обслуживаются группами, состоящими из одного муравья, совмещающего функции как пастуха, так и сторожа, и одного – трех транзитных муравьев, а у *F. cunicularia* с одиночной фуражировкой на неохраняемом кормовом участке специализация трофобионтов отсутствует [6].

В целом можно полагать, что эффективность деятельности целостной семьи высокосоциальных видов муравьев зависит в конечном итоге от индивидуальной специализации и сигнальных процессов в компактных рабочих группах.

Авторы выражают благодарность О.И. Ивановской за определение тлей и научные консультации.

Работа поддержанна Российским фондом фундаментальных исследований (проект 96-04-50155).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Длусский Г.М. // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1984. С. 3.
2. Захаров А.А. // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1981. С. 34.
3. Захаров А.А. // Успехи соврем. биологии. 1995. Т. 115. № 6. С. 459.
4. Мазохин-Поршняков Г.А. // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1974. С. 3.
5. Мазохин-Поршняков Г.А. // Природа. 1989. № 4. С. 18.
6. Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. // Сиб. экол. журн. 1996. Т. 3. № 3–4. С. 239.
7. Резникова Ж.И. // Этология насекомых и клещей. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. С. 18.
8. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 203 с.
9. Резникова Ж.И. // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. № 5. С. 1120.
10. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. Вып. 5. С. 601.
11. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1995. Т. 45. Вып. 3. С. 500.
12. Calabi P., Rosengaus R. // Interindividual behavioral variability in social insects / Ed. R.L. Jeanne. Colorado: Westview Press, 1988. P. 61.
13. Deneubourg J.-L., Goss S., Pasteels J.M., Fresneau D., Lachaud J.-P. // Experientia Supplementus. V. 54 (Behaviour in Social Insects). Basel: Birkhäuser Verlag, 1987. P. 177.
14. Franks N.R. // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1986. V. 18. № 6. P. 425.
15. Frisch K. von // Zool. Jahrb. 1923. B. 40. S. 1.
16. Gordon D.M. // Amer. Nat. 1991. V. 138. P. 371.
17. Hölldobler B., Wilson E.O. The Ants. Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1990. 732 p.
18. Lehrer M. // Naturwissenschaften. 1991. № 78. S. 274.
19. Paiva M.R., Way M.J., Cammel M. // Abstr. 7th Europ. Ecol. Congr. Budapest, 1995. P. 87.
20. Rechsteiner A. // Rev. comport. anim. 1971. V. 5. № 3. P. 145.
21. Rissing S.W. // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1995. V. 9. P. 149.
22. Rosengren R., Fortelius W. // Insectes sociaux. 1986. V. 33. № 3. P. 306.
23. Schmid-Hempel P. // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1984. V. 14. № 4. P. 263.
24. Schmid-Hempel P., Schmid-Hempel R. // Insectes sociaux. 1984. V. 31. № 4. P. 345.
25. Traniello J.F.A. // Interindividual behavioral variability in social insects / Ed. R.L. Jeanne. Colorado: Westview Press, 1988. P. 91.
26. Verron H. // Compt. rend. Acad. sci. 1974. V. 16. P. 389.
27. Waddington K.D. // Interindividual behavioral variability in social insects // Ed. R.L. Jeanne. Colorado: Westview Press, 1988. P. 385.
28. Weir J.S. // Insectes sociaux. 1958. V. 5. № 1. P. 97.
29. Wehner R., Wehner S. // Ethology Ecology and Evolution. 1989. № 2. P. 27.
30. Wheeler W.M. The social insects: Their origin and evolution. L., 1928. 378 p.

Zh.I. REZNIKOVA, T.A. NOVGORODOVA

DIVISION OF LABOUR AND EXCHANGE OF INFORMATION  
WITHIN ANT SETTLEMENTS

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of Russian  
Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

Field observations and laboratory experiments on *Formica polyctena* and *F. sanguinea* have revealed that searching and other works in the family are carried out by compact work groups based on long-term individual contacts and exchange of information. Possibilities to redistribute works between individuals are related to the complexity of the problem. Discovering ants and foragers can not exchange their roles, foragers can not transmit information. Individual abilities of discovering ants define activity of the whole ant team. Small work teams solve such problems of the family, as honeydew collection. Groups of *F. polyctena* trophobionts servicing separate aphid colonies are permanent and consist of individuals of different professional orientation. "Aphid ants" collect honeydew droplets, "watch ants" are more aggressive, they scare predators and alien ants away and protect aphids from rains. These two groups are interchangeable, but activity of "aphid ants" in the exchange is more successful. "Transporting ants" carry honeydew to the nest and are not able to fulfill other functions.