

РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО И СОЦИАЛЬНОГО ОПЫТА ВО ВЗАИМОДЕЙСТВИИ МУРАВЬЕВ С ТЛЯМИ-СИМБИОНТАМИ

© 1998 г. Ж. И. Резникова, Т. А. Новгородова

Представлено академиком В.К. Шумным 16.04.97 г.

Поступило 16.04.97 г.

Одна из самых сложных и во многом загадочных форм поведения муравьев – трофобиоз с различными видами равнокрылых хоботных насекомых, в частности с тлями: в семье муравьев члены постоянной по составу функциональной группы трофобионтов ухаживают за симбионтами, охраняют их от неблагоприятных воздействий, уносят на зимовку и при этом “доят” их, собирая падь, являющуюся основным источником углеводного питания взрослых муравьев [1, 2]. До сих пор ничего не было известно о соотношении врожденных стереотипов поведения и приобретенных навыков у муравьев при взаимодействии с симбионтами. Мы впервые описали разделение труда у трофобионтов: “пастухи” заняты только уходом за тлями и получением пади, “сторожа” охраняют колонию тлей от внешних воздействий, “транзитные” муравьи передают падь в гнездо, а “разведчики” заняты поиском новых колоний. Такая специализация повышает эффективность трофобиоза: вынуждая муравьев менять роли, мы наблюдали существенные потери пади. Наличие таких “профессий” было выявлено только у самого высокосоциального из исследованных видов – *Formica polyctena* Foerst [3, 4]. Примечательно, что именно муравьи этого вида демонстрировали в наших экспериментах сложнейшие формы обучения и коммуникации, требующие умения прибавлять и отнимать небольшие числа, передавая в гнезде информацию о координатах кормушки [5]. Это делает особенно интересными вопросы о соотношении врожденных и приобретенных форм поведения при формировании трофобиоза у таких видов в имагинальном онтогенезе: узнают ли муравьи своих симбионтов при первом же контакте, обучаются ли технике “доения” тлей, какова роль индивидуального и социального опыта в разделении труда у трофобионтов?

Для того чтобы ответить на эти вопросы, мы проследили, как формируется поведение ухода за тлями у муравьев *F. polyctena*, выращенных в лаборатории вне контакта как с насекомыми-симбионтами, так и с другими муравьями. Такого рода депривационные эксперименты являются обычными в этологии (см., например, [6]), но для муравьев они разработаны нами впервые [7]. Полученные результаты позволяют предполагать, что непосредственное взаимодействие с тлями-симбионтами у муравьев основано на так называемом “врожденном узнавании” [6] и его последующей достройке, а разделение труда у трофобионтов основано на социальном опыте.

Организация экспериментов. Экспериментальные лабораторные семьи были сформированы из муравьев, только что вышедших из коконов и сразу помещенных в искусственные гнезда. Одновременно наблюдения проводились на контрольных семьях муравьев, взятых из того же муравейника, что и коконы. Опыты проводились в 1994–1996 гг. на трех экспериментальных и трех контрольных семьях численностью каждая по 2 тыс. особей. Муравьи жили в формикариях (10 × 20 см), помещенных на арены (100 × 200 см). Наблюдениям предшествовал трехнедельный период адаптации, в течение которого муравьи получали углеводную пищу в виде сахарного сиропа в открытых кормушках. Отметим, что муравьи этого вида в возрасте трех недель являются физиологически вполне зрелыми и демонстрируют способности к обучению и все разнообразие поведенческих реакций, включая трофаллаксис, т.е. обмен с другими муравьями жидкой пищей, отрыгиваемой из зобика [7].

В период наблюдений муравьям перестали давать кормушки, вместо них каждые 2–3 дня на аренах экспонировались колонии тлей *Chaitophorus albus* Mordv. на побегах осины, помещенных в сосуды с водой. Для того чтобы выяснить, сохраняют ли муравьи верность одной и той же колонии, на арену одновременно помещали 2 колонии на расстоянии 70 см одна от другой. В течение всего суточного периода активности муравьев проводилось хронометрирование их поведенческих

РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО И СОЦИАЛЬНОГО ОПЫТА

реакций (в общей сложности 60 особей в течение 130 ч), а также тестирование уровня агрессивности (подробно в [4]). За поведением муравьев наблюдали до конца их сезонной активности (25–40 дней). Все трофобионты (230 особей) были индивидуально помечены с помощью цветных нитролаков.

Индивидуальный опыт: учатся ли муравьи “доить” тлей? В естественных условиях поведение трофобионта в момент непосредственного контакта с тлей стереотипно и специфично: муравей поглаживает брюшко тли антеннами, которые сложены таким образом, что их окончания оказываются у самых жвал муравья. Так муравей “выпрашивает” каплю пади, сразу подхватывает ее и отправляет в зобик [1]. Сходным образом сложены антенны и во время трофаллаксы. Клофт (Kloft, [8]) сравнивал брюшко тли с головой муравья, предлагающего жидкую пищу. Поведение тлей как бы имитирует процесс трофаллаксы у муравьев и запускает стереотип, по-видимому, сходный при обмене пищей и при трофобиозе. Совсем по-другому ведет себя муравей, питаясь на открытых углеводных кормушках, а также сталкиваясь с различными предметами: он ощупывает их вытянутыми, почти прямыми антеннами, причем частота постукиваний отражает степень интереса муравья к предмету, но положение самих антенн при этом не меняется.

Во время депривационного эксперимента во всех трех семьях муравьи, впервые столкнувшись с тлями на веточках, вели себя по отношению к ним, как к любым незнакомым предметам, ощупывая их вытянутыми антеннами и не задерживаясь – до тех пор, пока муравей случайно не задел каплю пади и в процессе чистки антенн или ног вынужден был ее попробовать. После этого ключевого момента поведение муравья претерпевало существенные изменения: он переходил от постукивания тли к ее поглаживанию и выпрашиванию пади с помощью согнутых антенн. Это происходило постепенно: сначала муравей лишь слегка сгибал антенны, так что они постукивали не по спинке тли (как при нормальном трофобиозе), а по ее бокам, антенны при этом работали неслуженно. Этот этап присутствовал в поведении всех начинающих трофобионтов. После успешного контакта с первой тлей муравей начинал реагировать на разных особей тлей в колонии, останавливать их и пытаться “доить”, продлевая контакты с ними до появления капли пади. Антенны муравья действовали уже согласованно, однако в этот период ему еще не удавалось вовремя снять каплю с брюшка тли и приходилось постоянно чиститься. Окончательное формирование стереотипа поведения, характерного для трофобиоза и включающего этапы выпрашивания и ожидания капли пади, происходило в течение 60–90 мин по-

сле первого предъявления тлей пади муравьям. В дальнейшем поведение муравьев при контакте с тлями не отличалось от поведения трофобионтов из контрольной семьи.

Нам кажется, что в данном случае имеет место так называемое врожденное узнавание объектов видотипичного инстинктивного поведения [6]. При взаимодействии муравья со стимулами, исходящими от тлей, происходит достройка врожденного узнавания и интегрирование поведенческих элементов в единый поведенческий акт. По-видимому, в этот процесс вовлечены и подражательные реакции муравьев. В пользу последнего предположения говорит то, что муравьи, первыми появившиеся на колонии тлей, затрачивали значительно больше времени на проявление и достройку поведенческих реакций. Так, в 1996 г. у первых пяти особей, появившихся на колонии тлей в первые 30 мин, проявлялся интерес к тлям через 7–13 мин, реакция на тлей, встреченных вне колонии – через 8–20 мин, реакция ожидания и подхватывания капли пади – через 17–37 мин. У 6-го муравья и у 4 последующих проявление этих реакций наступало, соответственно, спустя 0.3–0.5; 1–1.2 и 1.6–2.3 мин.

Социальный опыт: как формируется разделение труда в группах трофобионтов? Наблюдения за контрольными семьями показали, что после предъявления голодным муравьям колонии тлей постоянные группы трофобионтов начинают слаженно работать уже спустя 30–60 мин со времени начала наблюдений. Группы сохраняют верность однажды выбранной колонии, не переходя на соседнюю, как это многократно наблюдалось и в естественных условиях. Разделение труда между членами профессиональных подгрупп – “пастихами”, “сторожами” и “транзитными” муравьями – практически не отличается от природной ситуации.

В экспериментальных семьях группы трофобионтов, действующие на колониях тлей, на первый взгляд не отличались от контрольных. Сходство выражалось прежде всего в том, что группы были относительно постоянны по составу и численности: в среднем на одну колонию приходилось по 14 особей (по 1 трофобионту на 3 особи тлей), и муравьи сохраняли верность однажды выбранным колониям, не переходя с одной на другую. Однако характер взаимодействия муравьев между собой и распределение функций между ними в экспериментальных семьях существенно отличались от контрольных. Разделение труда в группах муравьев, лишенных социального опыта, не выражено. Речь может идти не о представителях разных “профессий”, а о трофобионтах с некими усредненными характеристиками. Как отмечалось выше, непосредственное взаимодействие таких трофобионтов с тлями не отличается от

естественной ситуации. Однако в целом картина их поведения на колонии тлей иная. По сравнению с “пастухами” из контрольных семей, они значительно пассивнее – около 60% их бюджета времени занимает “отдых”, т.е. пассивное положение на ветке, тогда как у “пастухов” этот элемент поведения занимает лишь около 8% и не менее 70% времени уходит на непосредственные контакты с тлями. Кроме того, в отличие от “пастухов”, эти муравьи не реагируют на миграции тлей и не пытаются вернуть их в свою колонию. Сравнение со “сторожами” показывает, что уровень агрессивности у последних в контрольных семьях в 4 раза выше, чем у трофобионтов из экспериментальных семей. Особенно явно выражены отличия, касающиеся взаимодействия муравьев между собой. В отличие от контрольных, муравьи из экспериментальных групп держатся в отдалении друг от друга и не вступают в контакты. Процесс распределения пади, полученной от тлей, в таких группах явно затруднен. Функции “транзитных” муравьев здесь не выражены, т.е. нет особей, специализирующихся на транспортировке пади и активно курсирующих между гнездом и колонией тлей. Вместо “транзитных”, здесь есть постоянная по составу группа из 5–12 муравьев, которые держатся рядом с колонией и пассивно ожидают, когда трофобионты предложат им падь. Получив ее, они не сразу идут в гнездо, а предлагают пищу муравьям, встреченным на арене. Кроме них, падь получают от трофобионтов и муравьи, которые, по-видимому проголодавшись, приходят на колонию тлей (для естественной ситуации это нехарактерно). При этом, если в контрольных семьях трофобионты сами активно предлагают забрать у них падь, то в экспериментальных семьях они вообще не реагируют на муравьев, появляющихся на колонии, и отдают падь

только после энергичного “выпрашивания”. Такая картина поведения на колониях тлей сохраняется до конца сезонной активности муравьев, – заметим, что для многих трофобионтов это совпадает с естественным сроком жизни. По-видимому, формирование тонких механизмов взаимодействия и разделения труда у высоко социальных видов муравьев, к которым принадлежит *F. polyctena*, требует специфического социального опыта и не может сформироваться только под действием индивидуальных навыков. Поскольку феномен запечатления для данного вида известен [9], не исключено, что отсутствие контактов со “старшими” муравьями до истечения определенного чувствительного периода имагинального онтогенеза не позволяет сформироваться профессиональной специализации трофобионтов.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант 96–04–50155).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мордвилко А.К.* // Природа. 1936. № 4. С. 44–55.
2. *Гринфельд Э.К.* // Вестн. ЛГУ. 1961. № 15. С. 73–84.
3. *Новгородова Т.А., Резникова Ж.И.* // Сиб. эколог. журн. 1996. № 3/4. С. 239–245.
4. *Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.* // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. В. 2.
5. *Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.* // ДАН. 1995. Т. 343. № 3. С. 420–422.
6. *Фабри К.Э.* Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1976. 287 с.
7. *Резникова Ж.И., Васильева Л.Л.* Тез. VII Всесоюз. симп. Муравьи и защита леса. Новосибирск, 1987. С. 189–194.
8. *Kloft W.* // Entomophaga. 1960. Н. 5. № 1. С. 43–54.
9. *Jaisoon P.* // Behaviour. 1975. V. 52. № 1/2. P. 1–37.