

УДК 595.796:591.5

ОЦЕНКА СЛОЖНОСТИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТЕРЕОТИПОВ У МУРАВЬЕВ НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ *MYRMICA RUBRA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

© 2010 г. С. Н. Пантелеева^{1,2}, Ж. А. Данзанов^{1,2}, Ж. И. Резникова^{1,2}

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091, Россия

²Новосибирский государственный университет, Новосибирск 630090, Россия

e-mail: psofia@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2010 г.

Предложен метод оценки сложности поведенческих стереотипов муравьев, основанный на применении идей, связанных с понятием Колмогоровской сложности. Поведенческие последовательности представлены в виде “текстов”, сжимаемых архиватором KGB Archiver (v.1.2). “Алфавитом” в “текстах” служат элементы поведения (всего 10), выделенные путем анализа видеосъемки. Сравнение “успешного” и “неуспешного” охотничьего поведения у *Myrmica rubra* L. показало, что успешный законченный процесс охоты обладает меньшей сложностью, чем поведение, состоящее из отдельных фрагментов охотничьего стереотипа и не заканчивающееся поимкой добычи. По-видимому, это связано с меньшей избыточностью и лучшей предсказуемостью завершенных поведенческих стереотипов. Наименьшей сложностью характеризуются законченные охотничьи стереотипы, проявляющиеся у “наивных” (выращенных в лаборатории) муравьев, по принципу “все и сразу”. Объективная оценка сложности поможет раскрыть механизмы дискретной вариативности поведенческих стереотипов в семье муравьев.

Ключевые слова: Колмогоровская сложность, поведенческие последовательности, муравьи, охотничье поведение.

Муравьи обладают разнообразным поведением, включающим как генетически обусловленные реакции, так и основанные на индивидуальном опыте и социальном обучении. У некоторых видов муравьев с высоким уровнем когнитивной деятельности поведение каждого индивидуума может быть достаточно “сложным”. Однако, понятие “сложность поведения” носит интуитивный характер. На этом, интуитивном, уровне сложности гибкого и стереотипного поведения животных выглядит по-разному. В первом случае речь идет об уровне сложности решаемых задач и принимаемых решений, а во втором — о внутренней организации и “логике” стандартных реакций на повторяющиеся ситуации. До сих пор не предпринималось попыток достичь объективной оценки сложности хотя бы отдельных фрагментов поведения животных. Муравьи могут служить хорошей исследовательской моделью, так как их поведение разнообразно и во многом сходно с поведением общественных позвоночных (Длусский, 1984; Резникова, 2007).

В рамках данного исследования нас интересует стереотипное поведение, являющееся типичным для представителей вида. Лоренц (Lorenz, 1932) впервые выделил видоспецифические модели поведения у птиц. Понятие о видовом (видо-

типическом) стереотипе поведения было введено Промптовым (1940), также на примере птиц, обладающих богатым и выразительным поведенческим репертуаром. К настоящему времени этологическая литература включает сотни работ, основанных на описании этограмм и выполненных на широком спектре видов, как позвоночных, так и беспозвоночных. Поскольку произошло некоторое размывание и взаимопроникновение терминов и понятий, мы предлагаем, прежде чем анализировать сложность стереотипного поведения, стандартизировать понятия и приемы, применяющиеся при анализе этограмм (Резникова и др., 2009).

Для описания поведения мы, в качестве элементарной единицы, выделяем элементарные двигательные акты и позы (Tinbergen, 1951) — для краткости, “элементы поведения”. Поведенческой последовательностью мы называем произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Примером высоко изменчивой поведенческой последовательности является поисковое поведение у многих видов животных. Устойчиво повторяющиеся “цепочки” элементов поведения выделяем в качестве поведенческих стереотипов. Проявление стереотипов в контексте поведения носит вероятностный характер: от-

на выходе мы видим исходный текст. Эта “программа” и является достижимым приближением к колмогоровской минимальной программе (см., например: Ryabko et al., 2006). Известно, что степень возможного сжатия последовательности символов тесно взаимосвязана с такими ее свойствами как хаотичность и избыточность. В теории информации эти понятия иногда рассматривают в терминах предсказуемости. Так, под хаотичностью подразумевают неопределенность (непредсказуемость) появления в последовательности какого-либо символа из алфавита, а под избыточностью — меру предсказуемости появления последующего элемента, обусловленную предшествующими элементами последовательности. Случайные (непредсказуемые) последовательности символов с низкой избыточностью сжимаются хуже, чем последовательности, обладающие высокой предсказуемостью. На основании этого свойства можно судить об относительной сложности поведения, “записанного” в файлах, допускающих разные степени сжатия архиваторами.

В данной работе, в качестве первого шага к оценке сложности стереотипов поведения у муравьев, с помощью архиваторов сравнивается “успешное” и “неуспешное” охотничье поведение у *M. rubra*. На примере этого весьма выразительного поведенческого стереотипа показано, что успешный законченный процесс охоты обладает меньшей сложностью, чем поведение, состоящее из отдельных фрагментов охотничьего стереотипа и не заканчивающееся поимкой добычи. Наименьшей сложностью характеризуются законченные охотничьи стереотипы, проявляющиеся у “наивных” (выращенных в лаборатории) муравьев по принципу “все и сразу”.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2009 г. в лабораторных условиях на трех группах муравьев *M. rubra*: членах естественной семьи, взятой из смешанного леса в окрестностях Новосибирского Академгородка, и двух групп “наивных” особей, выращенных из куколок в лаборатории и не имевших опыта охоты в природных условиях. Численность естественной лабораторной семьи составляла около 3 тыс. рабочих и около 30 самок, “наивных” групп — по 30–50 особей, содержащихся с 1–2 самками. Группы жили в формикариях на лабораторных аренах (1 × 2 м для “естественной” семьи, 80 × 50 см — для “наивных”). В семьях постоянно был расплод, и в формикарии регулярно добавлялись личинки, чтобы обеспечить фуражирам необходимую мотивацию в добывании белкового корма. Углеводную пищу муравьи получали без ограничений. Хотя две группы “наивных” муравьев содержались на отдельных аренах, данные были позднее объединены в одну выборку. Следует отметить, что все три группы отличались высокой генетической вари-

бельностью. Муравьи являлись потомками многих самок, и добавляемые куколки брались из разных семей. Муравьев и расплод брали из биотопов с высокой численностью ногохвосток — потенциальной добычи муравьев.

“Наивных” муравьев тестировали в возрасте от 3 до 12 дней. Поскольку нас интересовало охотничье поведение, для тестирования специально отбирали наиболее активных муравьев на арене. Возраст муравьев из естественной семьи был неопределенным; следует отметить, что и в этой группе для участия в опытах выбирали активных особей, выходящих на арену. Для наблюдения за процессом охоты муравьи по одному помещались в стеклянные контейнеры (5 см в диаметре и 6 см высотой), с гипсовым дном, содержащие по 30 живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus* Reuter и прозрачный пластиковый субстрат (резаные полоски), имитирующий лесную подстилку (подробно: Резникова, Пантелеева, 2003). Каждого муравья тестировали по одному разу, в течение 14–16 мин. Некоторые муравьи за это время охотились несколько раз, и для них зафиксировано по несколько протоколов охотничьего поведения. Поведение каждого муравья регистрировали при помощи видеокамеры (SONY — Digital Handycam TRV — 340E). Проводилась посекундная обработка отснятого видеоматериала (всего 6.5 часов, 26 особей) при пятикратно замедленном воспроизведении с фиксацией отдельных поз муравьев с помощью программы The Observer XT 7.0 (version: 7.0.214, Noldus Information Technology).

Для выделения элементов поведения муравьев мы использовали следующий протокол. Для брюшка (abdomen), ног (legs), головы (head), антенн (antennae), жвал (mandibles) в сочетании с текущим движением (movement) выделены типичные состояния и обозначены числовыми индексами (табл. 1). При помощи этих индексов описывали наблюдаемые элементы поведения, состоящие из блоков локомоций и поз. Всего было выделено 10 элементов поведения (табл. 2). Отметим, что ранее охотничье поведение *M. rubra* по отношению к ногохвосткам было описано на генерализованном уровне (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003). В данной работе мы выделили элементы поведения того же уровня, что использовались при описании индивидуальных различий в этограммах муравьев (Резникова, Богатырева, 1984). Здесь мы применили более формализованный подход, который позволяет стандартизовать описание поведения в целом.

Используя полученный “алфавит” из 10 элементов поведения, мы преобразовали отснятый видеоматериал в буквенную поведенческую последовательность, из которой выделяли стереотипы в отдельные текстовые файлы (с расширением txt). Началом стереотипа считался момент, когда муравей приближался к ногохвостке на достаточно близкое расстояние (сравнимое с длиной самого муравья) и начинал целенаправленно

Таблица 1. Индексы, используемые при описании элементов поведения муравьев

Части тела, движение	Состояние, позиция			
	Брюшко (<i>ab</i>)	Спокойное, выпрямленное (<i>0</i>)	Приподнятое (<i>1</i>)	Поджатое (<i>2</i>)
Ноги (<i>l</i>)	Спокойные (<i>0</i>)	Приподнято-напряженные (<i>1</i>)	Поза “сковородника”, встал на 4 ноги (<i>2</i>)	
Голова (<i>h</i>)	Спокойная (<i>0</i>)	Вытянута вперед (<i>1</i>)	Поднята (<i>2</i>)	Наклонена вниз (<i>3</i>)
Антенны (<i>a</i>)	Спокойные (<i>0</i>)	Вытянутые, прямые и напряженные (<i>1</i>)	Ощупывают (<i>2</i>)	Постукивают (<i>3</i>)
Жвалы (<i>mnd</i>)	Спокойно сомкнуты (<i>0</i>)	Приоткрыты (<i>1</i>)	Полностью открыты (<i>2</i>)	Сомкнуты в захвате (<i>3</i>)
Движение (<i>mv</i>)	Остановка (<i>0</i>)	Спокойный шаг (<i>1</i>)	Бег (<i>2</i>)	“Прерывистый” бег (<i>3</i>)
	Наскок (<i>4</i>)	Поворот (<i>5</i>)	Разворот на 180° (<i>6</i>)	

Таблица 2. Элементы поведения в охотничьих стереотипах *Myrmica rubra*

Символьное обозначение элемента	Элемент поведения	Набор индексов
W (wait)	Ожидание/остановка	ab-0,1 l-0 h-0,1 a-0 mnd-0,1,2 mv-0
S (slow walk)	Спокойный бег	ab-0 l-0 h-0 a-1 mnd-2 mv-1
R (run)	“Прерывистый” бег/преследование	ab-0 l-1 h-3 a-2 mnd-0,1 mv-3
T (turn)	Поворот	ab-0,2 l-0,1 h-0,2 a-0,1,2 mnd-0,1 mv-5
U (U-turn)	Разворот на 180°	ab-0,2 l-0,1 h-0,2 a-0,2 mnd-0 mv-6
B (belligerent posture)	Поза перед нападением	ab-3 l-2 h-2 a-1 mnd-2 mv-0
A (attack)	Наскок	ab-3 l-3 h-2 a-1 mnd-3 mv-4
C (capture)	Захват/удержание жертвы	ab-3 l-2 h-2 a-1 mnd-0 mv-0,1,2
K (kick)	Удар жалом уже зафиксированной жертвы	ab-3 l-2 h-2 a-1 mnd-0,2 mv-0
P (prey)	“Прерывистый” бег с добычей	ab-2 l-1 h-3 a-2 mnd-4 mv-3

Примечания. Обозначения индексов как в табл. 1. “Поза перед нападением” (“*B*”): муравей встает на 4 ноги, а 2 передние поднимает высоко над головой.

ее преследовать. Окончанием полного (завершенного) стереотипа считался бег с убитой добычей, т.е. переход от стереотипа охоты к стереотипу транспортировки. Если муравью не удавалось схватить ногохвостку или жертва вырывалась, и муравей терял ее из вида, начиная поиск добычи заново, мы констатировали конец незавершенного (неполного) стереотипа.

В тех случаях, когда муравей в течение продолжительного времени демонстрировал один и тот же элемент поведения (например, удержание добычи), мы разбивали этот временной отрезок на интервалы в 3 с, и каждый интервал считали одним элементом. Таким образом, повторение одного и того же символа отражает длительность соответствующего элемента поведения.

Текстовые файлы сжимались архиваторами, и проводилась сравнительная оценка степеней сжатия полных и неполных стереотипов. Под степенью сжатия мы понимаем отношение размера заархивированного файла к его исходному размеру. Это значит, что чем меньше размер заархиви-

рованного файла, тем меньше степень сжатия, или другими словами, чем лучше сжимается файл, тем меньше степень сжатия. Критерии, по которым выбирался архиватор: отсутствие потери данных при сжатии и максимальная степень сжатия файлов используемого при работе формата. По совокупности параметров мы выбрали программу KGB Archiver (v.1.2). Файлы, содержащие поведенческие стереотипы, у нас имеют малые размеры (до 1 кб). В связи с этим размеры файлов, соответствующих поведению отдельных особей, после архивации оказались больше, чем размеры до архивации, т.е. степень “сжатия” больше 100%. Поэтому мы объединили для каждой группы все завершенные стереотипы в один файл (разделяя цепочки стереотипов пробелами), а незавершенные стереотипы – в другой. Получилось 4 файла: завершенные и незавершенные стереотипы для “наивных” муравьев, и то же – для муравьев из естественной семьи. Различия в степени сжатия этих “суммарных” файлов будут отображать различия в сложности записанных в них поведенче-

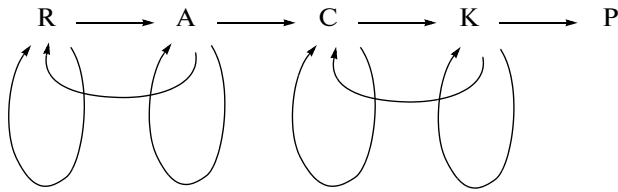


Схема завершеного стереотипа. Обозначения — см. текст.

ских последовательностей. Следует отметить, что размеры объединенных файлов с полными и неполными стереотипами должны быть примерно одинаковыми, так как, если размеры файлов существенно различаются, то, при прочих равных условиях, длинные файлы сжимаются лучше. Поэтому при организации расчетов мы применили метод сжатия данных к файлам одинаковой длины. Для приведения полученных файлов к одинаковой длине мы ориентировались по меньшему из четырех файлов, приводя к его размеру остальные три файла. Таким образом было потеряно минимальное количество данных. При сокращении из файла исключались стереотипы целиком, а не их части, т.е. итоговый файл составляли только целые стереотипы (как полные, так и неполные). В каждом файле были представлены по возможности все особи из первоначальных выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди 14 протестированных муравьев из естественной семьи 7 особей демонстрировали как полные, так и неполные охотничьи стереотипы, 3 — только неполные, 1 — только полные, и 3 не проявляли охотничьего поведения. Всего для этой группы запротоколировано 19 завершенных и 20 незавершенных охотничьих стереотипов (табл. 3). Среди 12 “наивных” муравьев 5 особей демонстрировали как полные, так и неполные охотничьи стереотипы, 2 — только неполные, 1 — только полные, и 4 не проявляли охотничьего поведения. Всего для этой группы запротоколировано 20 завершенных и 31 незавершенных охотничьих стереотипов (табл. 4).

Как в полных, так и неполных стереотипах имеются различия в частотах встречаемости конкретных элементов поведения (табл. 5). Некоторые элементы поведения являются редкими. Например, такой элемент как “поза перед падением” (В) встречался всего в 0.4 и 1.6% полных и неполных стереотипов у муравьев из естественной семьи, и не встречался у “наивных” муравьев.

Длина полных стереотипов у муравьев из естественной семьи варьировала от 6 до 22 элементов (среднее 13.42 ± 1.08), а у наивных — от 5 до 18 (среднее 8.75 ± 0.71). Длина неполных стереотипов у муравьев из естественной семьи от 4 до 14 элементов (6.55 ± 0.51), у наивных — от 3 до 17 (6.03 ± 0.57). Для членов естественной семьи в

завершенных стереотипах оказались ключевыми следующие элементы: начинался стереотип с преследования (R), далее следовали наскок (A), захват и удержание добычи (C), удар жалом (K) и прерывистый бег с добычей (P). Эти элементы следовали в следующем порядке: R-A-C-K-P. У “наивных” муравьев отмечена небольшая вариативность начала завершенных стереотипов. В 16 из 20 случаев полный стереотип начинался с преследования (R), в 1 случае — с ожидания (W) и в 3 случаях — со спокойного бега (S). Отметим, что эти 3 случая — повторяющиеся стереотипы одного муравья. В остальном ключевые элементы полных стереотипов у наивных муравьев такие же, как у членов естественной семьи. Отдельные элементы (и блоки элементов), входящие в завершённый стереотип, могут повторяться. Например, повторяются наскоки, удары жалом, а также пары элементов “преследование—наскок” и “удержание добычи—удар жалом”. Между ключевыми элементами могут быть необязательные (составляющие “шум”) — например, повороты и остановки. При этом принципиальная схема стереотипа не меняется (рис. 1).

Стоит отметить, что в 5 из 19 случаев у членов естественной семьи и в 2 из 20 у наивных муравьев полный охотничий стереотип завершился без удара жалом, и муравьи перешли к транспортировке добычи, умертвив ее сжатием челюстей. Во всех этих случаях размеры коллембол были существенно меньше среднего. Можно полагать, что муравьи, производя предварительную оценку размера добычи, используют другой стереотип, который не включает заключительный удар жалом.

Для неполных стереотипов обязательным элементом является лишь наскок. Начало неполного стереотипа может быть различным: для муравьев из естественной семьи в 15 случаях это было преследование, в 4 — ожидание и в 1 — спокойный бег; для наивных муравьев незавершенный стереотип начинался с преследования в 16 случаях, с ожидания — в 7, и со спокойного бега — в 4 случаях. После наскока захват добычи был запротоколирован в 20% неполных стереотипов для муравьев из естественной семьи и в 25% для наивных, удар жалом — соответственно в 25 и 32% случаев. Это указывает на различную степень завершенности стереотипа. Отметим, что удар жалом в неполном стереотипе указывает на признаки ФКД в составе стереотипа: даже не захватив ногохвостку жвалами, некоторые муравьи нанесли удары жалом вхолостую, заканчивая таким образом начатую цепочку действий. Прерывистый бег с добычей никогда не встречается в неполном стереотипе, так как это означало бы его завершенность.

Стоит особо остановиться на характере неполных и полных охотничьих стереотипов у отдельных наивных муравьев. В более ранних публикациях (Резникова и др., 2008; Reznikova, Panteleeva, 2008) было показано, что в семьях *M. rubra* некоторые муравьи с раннего имажинального возраста

Таблица 3. Количество запротоколированных стереотипов (*N*) и их буквенные последовательности для муравьев из естественной семьи

№ муравья	Полные стереотипы		Неполные стереотипы	
	<i>N</i>	Последовательности	<i>N</i>	Последовательности
1	2	RACACKCRUACKCKCCCCCP	3	WARURW
		RARURACKCKCKCP		RTARW
				RARTRRW
2	3	RUACCKKCWTTWCUCP	1	RTRACTTRAUTRAC
		RUACRUTURACRURCP		
		RURBRARRACKCKCCP		
3	0		1	WBBAT
4	3	RARWTTRACCKCKCKCKCKCTP	3	RARRURAAARW
		RURAAACTCKCKCKCKCCCCP		WRSA
		RACKCKCCCCP		RTRUA
5	0		1	RART
6	1	RAUURRTRACP	3	RARAK
				RUWRAW
				RARRUAR
7	4	RACKSSWSSSCCCCCCP	2	RARAK
		RACKCKCP		WCKCKR
		RACCCP		
		RURARCKCKCKCCCCP		
8	0		0	
9	2	RTRACCKCP	1	RWTAU
		RARACP		
10	0		0	
11	2	RARARRACKKCCP	3	RTARATW
		RTACKCKCP		SWATAW
				RARUARAK
12	0		0	
13	0		2	RTAAU
				RUARAW
14	2	RACWKSSKCCP	0	
		RAACCKKKCCP		
Всего	19		20	

Примечание. Обозначения элементов поведения как в табл. 2.

обладают полными врожденными стереотипами охоты на подвижную добычу, проявляемыми по принципу “все и сразу”. Мы предположили, что остальные члены семьи являются носителями неполных стереотипов, которые впоследствии могут “достраиваться” за счет индивидуального и социального опыта. Подробнее этот вопрос рассматривается в разделе “Обсуждение”. Здесь отметим, что в наших опытах отдельные особи уби-

вали одну ногохвостку за другой, не переходя к ее транспортировке, так что такой стереотип мы рассматривали как неполный. Например, муравей № 7 (табл. 4) уже при тестировании в возрасте трех дней убил 4 коллемболы подряд, бросив их на месте. В ранних полевых исследованиях мы наблюдали муравья, убившего одну за другой 9 коллембол и бросившего их в экспериментальном контейнере. Поскольку *M. rubra* охотятся в

Таблица 4. Количество запротоколированных стереотипов (*N*) и их буквенные последовательности для наивных муравьев

№ муравья	Полные стереотипы		Неполные стереотипы	
	<i>N</i>	Последовательности	<i>N</i>	Последовательности
1	0		4	STAW STAR RWARU WARW
2	0		1	WCCCCW
3	0		0	
4	3	RTRACKUCCP WTACKCCCCP RACKCP	4	RURAU RARRTAR RAUR RAUW
5	4	RTACKUP RACTTTP RTACKRTRRCCP RTRACKCP	4	RATWRAT RTRAT RTRAT WTAK
6	5	RACKCCKCP RACKCKCP RACKCCKCCCP RACKCP RACKCCP	3	WTARTUR WAKW RTACKCKCR
7	4	RUACKCP RACKCCCCCCCCCCCCCP RTATAACCUKCCCCCP RACKP	7	RTACKRU RAUR RACRU RUACKCKCR RACKKTCCCCCCCCCCR RACKCKCCR RACKRARACKUR
8	0		0	
9	1	RACKCP	0	
10	0		0	
11	0		0	
12	3	SACCCCP STACCKCP STAACKCP	8	WAW STAR STATS WUAUTS SARURW SAKS SATUTS SASU
Всего	20		31	

Примечание. Обозначения элементов поведения как в табл. 2.

Таблица 5. Соотношение различных элементов поведения в полных и неполных стереотипах

Элемент поведения	Доля в суммарной последовательности, %			
	Полные стереотипы		Неполные стереотипы	
	Естественная семья	Наивные муравьи	Естественная семья	Наивные муравьи
Ожидание/остановка (W)	2.1	0.6	10.5	8.6
Спокойный бег (S)	2.9	1.7	1.6	7.0
Прерывистый бег/преследование (R)	17.2	12.0	32.5	22.6
Поворот (Т)	4.1	7.4	11.4	11.3
Разворот на 180° (U)	5.3	2.3	8.1	8.6
Поза перед нападением (В)	0.4	0	1.6	0
Наскок (А)	12.7	12.6	26.7	18.3
Захват/удержание жертвы (С)	33.6	40.0	3.5	16.1
Удар жалом (К)	14.3	12.0	4.1	7.5
Прерывистый бег с добычей (Р)	7.4	11.4	0	0

Примечание. Рассматривается последовательность элементов поведения, записанная в суммарных файлах для полных и неполных стереотипов.

Таблица 6. Степени сжатия суммарных файлов с полными и неполными стереотипами

Показатель	Естественная семья		Наивные муравьи	
	Стереотипы		Стереотипы	
	полные	неполные	полные	неполные
Размер файла до сжатия, байт	147	147	147	147
Размер файла после сжатия, байт	93	103	83	100
Степень сжатия, %	63.27	70.07	56.46	68.03

одинокую, в данном случае не приходится говорить о возможном разделении функций (одни убивают, другие транспортируют). Скорее, имеет место “неполнота” стереотипа (по-видимому, временная) и “усиление” одного из элементов (в данном случае – умерщвление добычи). В полных стереотипах у отдельных “наивных” муравьев также наблюдались “сбои”. Так, в табл. 4 последовательности RACKCCCCCCCCCCCCCP и RTATACCUKCCCCCP у муравья № 7 отражают следующие действия: муравей до 40 с стоит на месте и перехватывает добычу (элемент “С”) то в одном, то в другом ее положении. Однако если исключить эти две последовательности с явно избыточными повторениями действий, то в целом рано проявляющиеся полные стереотипы у наивных муравьев производят впечатление более цельных и лаконичных, чем у членов естественных семей. Можно сказать, что такие муравьи, с ранним проявлением охотничьего стереотипа, действуют более целеустремленно, не “отвлекаясь” на действия, составляющие “шум”. Об этом говорит и сопоставление длин полных стереотипов у членов естественной и наивных групп, и анализ самих последовательностей. С помощью критерия Манна-Уитни была показана достовер-

ность различия между этими выборками, без учета упомянутых выше двух избыточных последовательностей: $U_{эмп} = 51.5$, $U_{кр} = 116.0$, $p = 0.05$. Полные стереотипы у “наивных” охотников достоверно короче, чем у членов естественных семей. В них с большей частотой встречаются ключевые элементы (90.3% для наивных и 85.2% для членов естественных семей) и с меньшей – необязательные, составляющие “шум” (9.7 и 14.4%, соответственно). Отметим, что для членов естественных семей “шумом” являлись такие элементы как “остановка/ожидание” (W), “спокойный бег” (S), “повороты” (Т) и “развороты на 180°” (U). У наивных муравьев для полных стереотипов элементы W и S не были “шумом”, а являлись началом стереотипа (в 20% случаев). Таким образом, только повороты и развороты на 180° составляли “шум” в полных стереотипах “наивных” муравьев.

Для объективной оценки различий между завершенными и незавершенными стереотипами у членов естественной и наивной группы мы оценили сложность для этих выборок. Суммарные файлы с полными и неполными стереотипами для исследованных групп муравьев имели существенно разные размеры, при этом архивирование файлов разного размера не отображает в пол-

ной мере различия в их “сложности”. Поэтому файлы были приведены к одному размеру (см. раздел “Методы”). Результаты сжатия полученных файлов одинаковой длины отражены в табл. 6. Во-первых, полные стереотипы сжимаются лучше неполных, и это справедливо как для муравьев из естественной семьи, так и для наивных. Во-вторых, как полные стереотипы, так и неполные характеризуются большей степенью сжатия для членов естественной семьи, по сравнению с “наивными”. Наименьшей степенью сжатия, т.е. наименьшей сложностью характеризуются полные охотничьи стереотипы “наивных” муравьев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поведенческие последовательности охотничьего стереотипа у *M. rubra* представлены в виде “текстов”, сжимаемых архиватором KGB Archiver (v.1.2). “Алфавитом” в “текстах” служат элементы поведения (всего 10), выделенные путем анализа видеосъемки.

Эффективность использования архиваторов была показана в самых различных областях науки, в частности, при распознавании авторства текстов (Кукушкина и др., 2001), прогнозирования (Рябко, Монарев, 2005). В биологии этот метод широко применяется для оценки близости и сложности генетических последовательностей (обзоры в: Gusev et al., 1999; Li, Vitani, 2008). Однако, единственным случаем применения идей, связанных с понятием Колмогоровской сложности, к оценке поведения животных пока остается экспериментальное исследование коммуникации муравьев, в котором показано, что время, необходимое для передачи информации от разведчика к фуражирам, зависит от сложности передаваемого “текста”, составленного из алфавита {L, R}; L – поворот налево, R – направо (Ryabko, Reznikova, 1996). К естественному поведению животных этот подход ранее не применялся.

Сравнение “успешного” и “неуспешного” охотничьего поведения у *M. rubra* показало, что успешный законченный процесс охоты обладает меньшей сложностью, чем поведение, состоящее из отдельных фрагментов охотничьего стереотипа и не заканчивающееся поимкой добычи. Это можно объяснить тем, что неполные стереотипы “более случайны”, или “менее закономерны”. В нашем случае это свидетельствует о том, что “связность”, или степень предсказуемости следующего элемента в поведенческой цепочке выше для тех данных, которые лучше сжимаются, т.е. для последовательности полных стереотипов.

Интересно отметить, что по нашим, хотя и предварительным (ввиду малого количества выборок) данным, степень сжатия файлов для наивных муравьев оказывается ниже, чем для охотников из естественных семей. Получается, что охотничье поведение “наивных” муравьев менее

случайно, более предсказуемо и упорядочено, т.е. обладает меньшей сложностью. Дополнительным аргументом в пользу этого предположения служит большая частота встречаемости некоторых ключевых элементов в последовательностях действий наивных муравьев. Кроме того, средняя длина последовательностей в завершенных стереотипах у них достоверно ниже за счет того, что завершенные стереотипы наивных муравьев более лаконичны, содержат меньше “шума”.

Для возможного объяснения наблюдаемых различий в поведении муравьев, выращенных в лаборатории и взятых из естественного местообитания, можно привлечь полученные ранее данные о сценариях развития охотничьих стереотипов у муравьев данного вида (Reznikova, Panteleva, 2008). Было экспериментально показано, что стереотип охоты на подвижных ногохвосток проявляется у небольшой части семьи *M. rubra* по принципу “все и сразу”, т.е. является врожденным. Это происходит в довольно раннем имажинальном возрасте (у отдельных особей – с семи и даже с трех дней). По-видимому, количество в семьях таких “прирожденных охотников”, т.е. носителей полного генетически обусловленного стереотипа, варьирует; в цитируемой работе их было всего около 5%. Для нас важно, что целостный стереотип проявляется лишь у немногих членов семьи; у остальных он требует многоэтапной дотройки (Резникова, Пантелеева, 2005; Резникова и др., 2008). В соответствии с целями данной работы мы отбирали для тестирования наиболее активных особей. Поэтому доля “прирожденных охотников” в наших группах не отражает их относительную численность в семьях. Можно предположить, что исследуемая нами выборка из 12 “наивных” муравьев содержала 8 “прирожденных охотников” (4 особи не охотились), а группа муравьев из естественного местообитания включала особей с разными сценариями формирования охотничьего поведения. Среди последних могли быть как “прирожденные охотники”, так и носители лишь отдельных фрагментов стереотипа, впоследствии “достроенных” на основании индивидуального и социального опыта. На основании наших данных можно высказать гипотезу о том, что у муравьев целостный врожденный охотничий стереотип, проявляемый по принципу “все и сразу”, обладает меньшей сложностью, чем тот же стереотип, “достроенный” при участии обучения. Эта гипотеза требует дальнейшей проверки.

В целом есть основания полагать, что адекватная оценка сложности поведенческих стереотипов может помочь объективно подойти к описанию внутри- и межпопуляционной вариативности по признакам наличия и степени полноты того или иного стереотипа. Объективно оценив различия в сложности поведения муравьев – “прирожденных охотников” и особей, демонстрирующих лишь фрагменты охотничьего пове-

дения, мы сможем подойти к раскрытию механизмов дискретной варибельности поведенческих стереотипов в семье муравьев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны проф. Б.Я. Рябко за консультации.

Работа поддержана РФФИ (08-04-00489-а и 10-04-10097-к) и Президиумом РАН по программе “Биоразнообразие”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г.М., 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука. С. 3–25.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И., 1999. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ. С. 383.
- Колмогоров А.Н., 1965. Три подхода к определению количества информации // Проблемы передачи информации. Т. 1. № 1. С. 3–11.
- Кукушкина О.В., Поликарпов А.А., Хмелев Д.В., 2001. Определение авторства текста с использованием буквенной и грамматической информации // Проблемы передачи информации. Т. 37. № 2. С. 96–109.
- Непомнящих В.А., 2004. Как животные решают плохо формализуемые задачи поиска // Синергетика и психология: Тексты. Вып. 3. Р. 197–209.
- Промптов А.Н., 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // ДАН СССР. Т. 27. № 2. С. 240–244.
- Резникова Ж.И., 2007. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи современ. биол. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж.И., Богатырева О.А., 1984. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке // Зоол. журн. Т. 63. № 10. С. 1494–1503.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2001. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* L. и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // Докл. Акад. наук. Т. 380. № 4. С. 567–569. — 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Успехи. современ. биол. Т. 3. № 3. С. 234–242. — 2005. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // Докл. Акад. наук. Т. 401. № 1. С. 139–141.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Данзанов Ж.А., 2009. Оценка сложности поведенческих стереотипов на примере муравьев // Материалы XIII Всерос. мир-мекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”, Нижний Новгород. С. 127–131.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Яковлев И.К., 2008. Гипотеза распределенного социального обучения и адаптивные возможности популяций: экспериментальные исследования на примере муравьев // Информ. Вестник ВОГИС. Т. 12. № 1–2. С. 97–111.
- Рябко Б.Я., Монарев В.А., 2005. Экспериментальное исследование методов прогнозирования, базирующихся на алгоритмах сжатия данных // Проблемы передачи информации. Т. 41. № 1. С. 75–78.
- Gusev V.D., Nemytikova L.A., Chuzhanova N.A., 1999. On the complexity measures of genetic sequences // Bioinformatics. V. 15. № 12. P. 994–999.
- Li M., Vytanyi P., 2008. An Introduction to Kolmogorov Complexity and Its Applications. Springer Verlag. 790 p.
- Lorenz K., 1932. Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel // J. für Ornithologie. V. 80. P. 50–98. — 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Symposium of the Society of Experimental Biology. V. 4. P. 221–68.
- Reznikova Zh., Panteleeva S., 2008. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // Acta Ethologica. V. 11. № 2. P. 73–80.
- Ryabko B., Astola J., Gammerman A., 2006. Application of Kolmogorov complexity and universal codes to identity testing and nonparametric testing of serial independence for time series // Theoretical Computer Science. V. 359. P. 440–448.
- Ryabko B., Reznikova Zh., 1996. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity To Study the Communicative System and Cognitive Capacities in Ants // Complexity. V. 2. P. 37–42.
- Tinbergen N., 1951. The Study of Instinct. L.; N. Y.: Oxford University Press. 228 p.

EVALUATION OF COMPLEXITY OF BEHAVIORAL PATTERNS IN ANTS: ANALYSIS OF HUNTING BEHAVIOR IN *MYRMICA RUBRA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) AS AN EXAMPLE

S. N. Panteleeva^{1,2}, Zh. A. Danzanov^{1,2}, Zh. I. Reznikova^{1,2}

¹Institute for Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia

²Novosibirsk State University, Novosibirsk 630090, Russia

e-mail: psofia@mail.ru

A method for the evaluation of complexity of ants' behavioral patterns based on the Kolmogorov Complexity is considered. Behavioral sequences are presented as “texts” compressed with the KGB Archiver (v.1.2). Behavioral units (a total of 10) singled out video records served as an alphabet. The comparison of “successful” and “incomplete” hunting behaviors in *Myrmica rubra* showed that successful hunting stereotype was characterized by less complexity than “incomplete” stereotypes. It was assumed that complete stereotypes had less redundancy and better predictability. The smallest complexity was revealed in complete hunting stereotypes of naive laboratory reared ants in comparison with the members of the natural colony. In perspective, quantitative evaluation of complexity of behavioral stereotypes will help to evaluate a level of the discrete variability within ant colonies.