

УДК 595.796:591.5

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ
ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ МУРАВЬЕВ

© 2005 г. Ж. И. Резникова, С. Н. Пантелеева

Представлено академиком В.К. Шумным 01.07.2004 г.

Поступило 01.07.2004 г.

Формирование в онтогенезе сложных форм поведения – одна из самых интересных и наименее изученных биологических проблем, находящаяся в сфере постоянного интереса этологов, экологов и эволюционистов. Роль индивидуального и социального опыта в сценариях хищнического поведения выявлена пока лишь для немногих видов позвоночных животных [1]. Беспозвоночные до сих пор рассматриваются большинством исследователей как исполнители видотипического репертуара поведенческих реакций, практически полностью определяемых наследуемыми, жестко фиксированными стереотипами. В последние годы к беспозвоночным стали применять тот же метод депривационных экспериментов, что и к позвоночным: выращивание “наивных” (не имеющих опыта) особей. Роль обучения при взаимодействии с потенциальной добычей оказалась весьма скромной у личинок стрекоз, пауков и некоторых других беспозвоночных [2–4]. Муравьи обладают наиболее гибким для насекомых поведением, включающим поимку подвижной добычи и даже групповую охоту, однако формирование охотничьего поведения в онтогенезе у них не изучалось. Немногие исследования выполнены на надорганизменном уровне. Так, на примере *Mutrmicaria orosiventris* продемонстрированы различия в стратегиях охоты у молодых и у зрелых семей в естественных условиях [5].

Ранее нами была описана техника индивидуальной охоты муравьев рода *Mutrmica* на прыгающих ногохвосток (*Collembola*) как на массовую добычу и выявлен фиксированный комплекс действий (ФКД) при поимке жертвы [6]. Эти результаты положены в основу оригинальной схемы экспериментального исследования онтогенетического развития реакции муравьев на потенциаль-

ную добычу. Впервые выявлен сценарий развития охотничьего поведения муравьев.

Организация экспериментов. Опыты проводили в июле–сентябре 2003 г. на *Mutrmica rubra*; этот вид принадлежит к массовым обитателям подстильно-почвенного яруса. Сравнивали охотничье поведение членов базовой семьи (около 500 рабочих и несколько самок) и четырех “наивных” семей, выращенных из куколок в отдельных лабораторных гнездах и лишенных опыта общения как со взрослыми муравьями (за исключением самок, постоянно остающихся в гнездах с расплодом), так и с потенциальными жертвами. Для того чтобы наблюдать взаимодействие муравьев с активной добычей, живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus* по 30 особей помещали в стеклянные контейнеры (диаметр 6 см, высота 12 см) с гипсовым дном, содержащие субстрат, имитирующий лесную подстилку и при этом прозрачный (“соломка” пластиковых бутылок). Муравьев помещали в контейнеры по одному, перенося их при помощи кисточки, их реакции на добычу хронометрировали, фиксировали с помощью видеосъемки, а затем

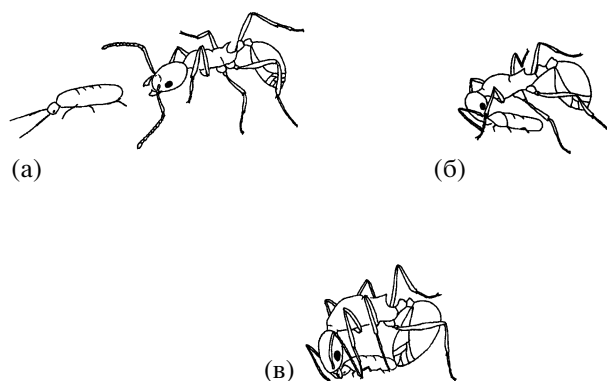


Рис. 1. Элементы комплекса фиксированных действий при охоте муравьев *Mutrmica rubra* на ногохвосток *Collembola* (прорисовка видеокадров): сближение с жертвой (а), ухватывание за передний конец тела из положения сверху (б), умерщвление с помощью жала (в).

просматривали при замедленном воспроизведении с прорисовкой кадров (рис. 1). В экспериментальной семье 123 индивидуально помеченных муравья были протестированы спустя 2, 7, 14, 30 и 60 дней после превращения куколки в имаго. Ранее показано, что к имагинальному возрасту в 30 дней муравьи демонстрируют все возможное разнообразие поведенческих реакций [1]. Сеансы тестирования длились по 15 мин (ранее [6] при исследовании естественных семей было выяснено, что муравьи ловят ногохвостку в течение первых 5 мин пребывания в контейнере). Контрольные опыты проводили на “взрослых” членах базовой семьи. Суммарное время наблюдений составило 80 ч.

Для анализа поведения “наивных” особей из массива тестов выбраны 209 сеансов, во время которых муравьи активно передвигались по контейнеру. В разном возрасте все активные муравьи вели себя сходным образом. Их поведение носило явно выраженный исследовательский характер, при этом наблюдались многочисленные антеннальные контакты с ногохвостками, т.е. реакция на потенциальную добычу как на особь своего вида. При совершении ногохвосткой случайных резких движений муравьи отпрыгивали в сторону. Для шести особей, помимо 15-минутных тестов, были проведены сеансы, во время которых каждый муравей оставался в контейнере с ногохвостками на сутки. Характер взаимодействия с потенциальной добычей у этих муравьев не изменился. Всего из 209 15-минутных сеансов лишь 8 закончились поимкой добычи. В контрольных опытах с членами базовой семьи из 214 тестов 116 закончились поимкой добычи, во всех же остальных случаях муравьи, сталкиваясь с потенциальными жертвами, проявляли по отношению к ним агрессивные реакции.

Особый интерес вызывают те 7 из 123 “наивных” муравьев, которые оказались способными к поимке добычи (у одной особи поимка наблюдалась дважды). Все они демонстрировали ФКД при завершающем акте поимки по принципу “сразу и полностью”, без наблюдаемых отличий от “взрослых” (рис. 1). Один муравей поймал добычу в возрасте 7 дней, остальные – при третьем тестировании, в возрасте 14 дней. Однако, в отличие от членов контрольной семьи, они не транспортировали добычу в гнездо, а оставались с ней на лабораторной арене. Муравьи, перенесенные в гнездо вместе с добычей при помощи кисточки, оставляли ногохвостку около расплода. Обнаружив убитую жертву, внутригнездовые члены “наивной” семьи переносили ее в крайнюю часть гнезда, подальше от расплода и не использовали для кормления личинок. Питание расплода в “наивных” семьях происходило, по нашим наблюдениям, за счет кормовых яиц, откладываемых взрослыми рабочими муравьями. Таким образом, охота в молодой семье

происходила “вхолостую”, добыча по назначению не использовалась.

Проявление у муравьев ФКД по принципу “сразу и полностью” при поимке столь трудноуловимого объекта охоты, как прыгающая ногохвостка, говорит о том, что специфический стереотип охотничьего поведения может проявляться как единый блок врожденных реакций. Однако проявление стереотипа в семье вариативно. Лишь у небольшой части особей (менее 10%) охотничье поведение наблюдается на ранней стадии жизни имаго. Для сравнения важно отметить, что формирование столь сложной поведенческой модели, как выпрашивание пади у тлей-симбионтов, происходит у всех “наивных” муравьев в течение 60–90 мин после первого контакта с каплей пади [7]. Для большинства же будущих “охотников” формирование в полном объеме специфического стереотипа взаимодействия с трудноуловимой добычей требует достройки врожденного поведения [8], при этом многоэтапной и многодневной. Речь идет не столько об обучении, сколько о созревании данной формы поведения. Однако можно полагать, что этот процесс происходит по мере социализации и накопления опыта. Период созревания может включать и зимовку в гнезде. Косвенный аргумент в пользу этой гипотезы получен из наблюдений, проведенных в полевых условиях, сразу после выхода *Mutinus* из гнезд после зимовки. Полевые эксперименты с контейнерами выявили столь же высокую результативность охоты перезимовавших муравьев на ногохвосток, как и в другое время года [6]. Возможно также, что в семье происходит накопление опыта муравьями, приступившими к охоте в более раннем возрасте, и распространение его среди остальных на основе так называемого “социального облегчения”, известного для позвоночных как простейшая форма социального обучения [1]: присутствие конспецификов, выполняющих стереотипный набор действий, способствует “высвобождению” блока поведенческих реакций у животных-наблюдателей. Обнаруженная нами ранее зависимость охотничьей активности муравьев по отношению к ногохвосткам от их обилия на кормовой территории [6] позволяет предположить, что частота встреч охотника и жертвы также влияет на формирование стереотипа. В целом сценарий формирования охотничьего поведения у муравьев основан на многоэтапном процессе созревания и достройки видотипического фиксированного комплекса действий, возможно, включающего элементы социального обучения.

Работа поддержана грантами РФФИ (02-04-48386), Президента РФ (НШ 1038.2003.4) и Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Резникова Ж.И. // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136–152.
2. Рязанова Г.И., Мазохин-Поршняков Г.А. // ДАН. 1994. Т. 335. № 5. С. 662–663.
3. Carducci J.P., Jakob M.E. // Animal Behaviour. 2000. V. 59. P. 39–46.
4. Morse D.V. // Animal Behaviour. 2000. V. 59. P. 943–951.
5. Kenne M., Schatz B., Feneron R., Dejean A. // Sociobiology. 2001. V. 37. P. 37–42.
6. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. // ДАН. 2001. Т. 380. № 4. С. 567–569.
7. Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // ДАН. 1998. Т. 359. № 4. С. 572–574.
8. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1976. 287 с.