Московская школа на Юго-Западе №1543 Кафедра биологии

Предпочтения при повороте в лабиринте у муравьёв вида *Formica polyctena* (Forster, 1850)

Работу выполняли:

Тутубалина Нина Лепкова Софья Зюбина Елизавета

Научные руководители:

Глаголева Надежда Сергеевна Волкова Полина Андреевна

Введение

Муравьи – общественные насекомые, живущие в семьях. Семья муравьёв представляет собой постоянное, многолетнее, четко организованное сообщество индивидов, в состав которого входят половые особи, то есть самцы и самки, и рабочие муравьи. Основами для специализации рабочих муравьев становятся их физиологическое состояние и психические наклонности.

Функционирование каждого рабочего муравья направлено на обеспечение благополучия семьи, основа существования которой — обмен пищей. Осуществляют поиск пищи и её транспортировку к муравейнику фуражиры.

Фуражиры делятся на два типа – активные и пассивные. Активных фуражиров, или разведчиков, по численности не более 3% от общего числа фуражиров. Они исследуют на предмет пищи строго отведённые им участки территории. При обнаружении корма они производят мобилизацию на его сбор и транспортировку к муравейнику. Для этого они используют фуражиров второго типа, не имеющих привязки к конкретной территории, как и определённых функций, закреплённых за каждой особью. Пассивные фуражиры преимущественно находятся на дороге, в отличие от активных (Захаров, 2015).

Пространственное ориентирование — важная для многих животных особенность. Она давно является предметом изучения. Проведённые ранее эксперименты доказали использование муравьями различных методов пространственного ориентирования, таких как видимые ориентиры и обоняние при поиске пути к дому (Schwarz et al., 2017; Wolf, 2000).

Например, в эксперименте с муравьями вида *Acromyrmex lundii* проверялось использование подопытными видимых ориентиров. Муравья сажали на прозрачную пластинку в чашку Петри. Пластинка была окружена водой, а на одной из стенок была нарисована черная полоска. По результатам данного эксперимента муравьи чаще всего направлялись к черной полоске (рис. 1) (Endlein et al., 2018).

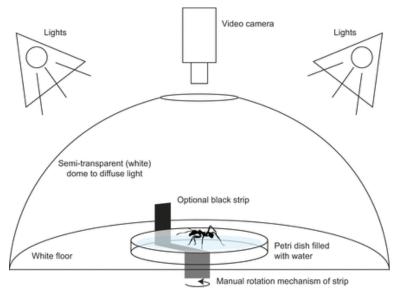


Рис.1. Эксперимент над муравьями вида *Acromyrmex lundi* (Endlein et al., 2018).

В другом эксперименте муравьи вида Lasius niger попадали в незнакомое им искусственно созданное гнездо, от которого вели две дороги. Первая напрямую вела к источнику пищи, а вторая была с резким изменением направления. По результатам данного эксперимента муравьи чаще выбирали тропу, которая напрямую приводила их к источнику пищи (рис. 2) (Bles et al., 2018).

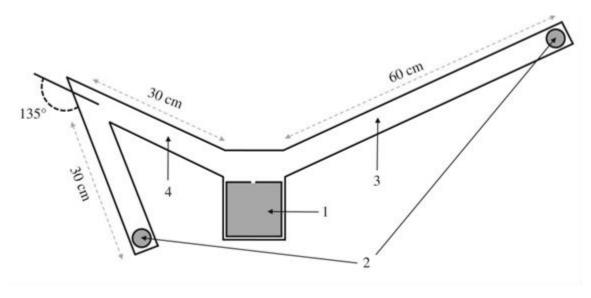


Рис.2. Эксперимент над муравьями вида *Lasius niger* (Bles et al., 2018).

1 – гнездо, 2 – источник пищи, 3 – прямая дорога, 4 – дорога со сменой направления Для выбора пути муравьи вида *Melophorus bagoti* используют в качестве ориентира Солнце, его положение и уровень освещённости (Wystrach et al., 2014). Эксперименты с муравьями вида *Solenopsis invicta* показали, что оставленный предыдущим муравьём химический след может влиять на выбор следующего муравья, предупреждая об опасности, из-за чего муравей пойдет в другую сторону. (Li et al, 2014). Химический след является важным ориентиром и у вида *Lasius niger*, дополняя память о том, куда надо идти, и уверенность в правильности маршрута (Czaczkes et al., 2011). Когда группа муравьёв вида *Paratrechina longicorni* по пути к гнезду сталкивается с препятствием, они действуют сообща и, чем дольше они находятся в затруднении, тем больше вероятность, что муравьи пойдут в направлении от гнезда, чтобы обойти препятствие (McCreery et al., 2016).

В своей работе мы хотели посмотреть, от гнезда или к гнезду пойдут муравьи в незнакомой местности. Также мы хотели сравнить предпочтения в выборе у разных типов фуражиров.

Латерализация – процесс, посредством которого различные функции и процессы связываются с одной или другой половиной головного мозга. Она имеется и у человека. Во время латерализации специализация различных функций (например речи, зрения, слуха, ведущей руки) связывается либо с одним, либо с другим полушарием. Из-за этого возникает межполушарная асимметрия, и одно полушарие может доминировать над другим по каждой

из функций. Многие эксперименты показывают, что у муравьёв также имеется латерализация.

Было показано, что при отсутствии отличительных признаков конкретной местности муравьи вида *Acromyrmex lundii*, находившиеся в чашке Петри, поворачивали налево. Муравьи вида *Temnothorax albipennis* также чаще поворачивали налево и в незнакомом двусторонне-симметричном пространстве, и в Y-образном лабиринте с двумя идентичными поворотами (рис. 3) (Hunt et al., 2014).

Эксперименты с таким же Y-образном лабиринтом, перед входом в который муравьям вида *Acromyrmex lundii* нужно было сначала пройти спираль, закрученную вправо или влево, показали, что на выбор заметно влияло направление предыдущего поворота: муравьи предпочитали ту сторону, в которую неоднократно поворачивали до лабиринта (Endlein et al., 2018).

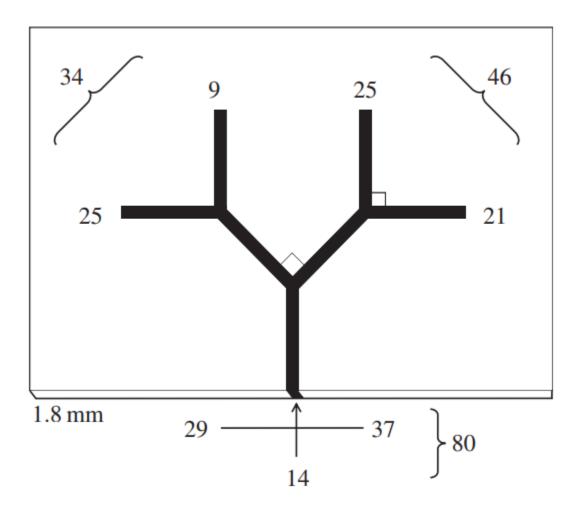


Рис. 3. Эксперимент над муравьями вида Temnothorax albipennis (Hunt et al., 2014).

Наши коллеги в позапрошлом году установили, что муравьи Formica polyctena при исследовании незнакомой местности чаще поворачивают направо. Зависимости от предыдущего поворота и положения муравейника не обнаружено (Ким, Камелин, Давитадзе, 2017).

В прошлогодней работе с *Formica polyctena* наши коллеги выяснили, что муравьи в незнакомой ситуации чаще поворачивали от гнезда при экспериментах «на гвоздях» (лабиринты находились на брусках, которые лежали на гвоздях, воткнутых в землю) на расстоянии 10,5 метра. В других случаях отличия не были статистически достоверны. Связи между временем суток и выбором направления найдено не было. Было выяснено, что в первую половину дня муравьи чаще поворачивали от гнезда, а во вторую – больше к гнезду, или же примерно равное количество поворачивало в обе стороны. Но эти отличия не являются достоверными. В своей работе авторы предположили, что при увеличении выборки можно обнаружить закономерность для каждого часа. Удалось найти зависимость выбора от экспериментатора, но статистически достоверной она была только в одном случае из трёх. Явных закономерностей обнаружено не было. Следующим экспериментаторам было предложено учитывать направление движения муравья до проведения эксперимента (Таубе, Брит, 2018).

В нашей работе мы учитывали направление муравья на дороге до начала эксперимента и увеличили выборку, а также поставили некоторые новые эксперименты с другими условиями, например, запускали муравьев по двое.

Цели и задачи

Цель:

Выяснить, каковы предпочтения муравьев *Formica polyctena* при выборе направления в незнакомом месте.

Задачи:

Пропустить через лабиринты на улице рядом с муравьиной дорогой некоторое количество муравьев и исследовать зависимость выбора поворота муравьев от разных факторов:

- 1) Расстояния от гнезда
- 2) Погоды
- 3) Времени запуска
- 4) Того, с дороги или не с нее был взят муравей

- 5) Направления на дороге
- 6) Положения в лабиринте (вверх ногами ли идет муравей)
- 7) Выбора другого муравья при запуске муравьев одновременно
- 8) Выбора муравья, прошедшего до этого по лабиринту, при запуске муравьев по очереди без стирания химических следов
- 9) Предпочтения муравьями правого или левого поворота (проверить наличие латерализации)

Материалы и методы

Мы проводили работу с 30 июня по 5 июля 2019 года в северо-восточной части Ленинградской области — Лодейнопольском районе, в Нижне-Свирском заповеднике,

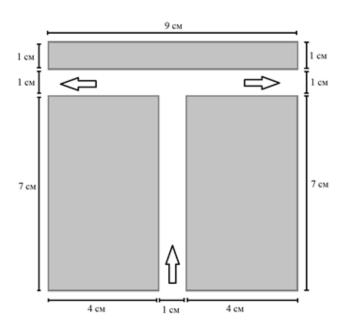


Рис. 4. Лабиринт для муравьев. Вид сверху. Стрелками показано движение муравьев.

недалеко от побережья Ладожского озера, около устья реки Гумбарка.

Мы выбрали гнездо муравьев вида *Formica polyctena*, имеющее два поднятия над землей. От гнезда тянется исследуемая дорога муравьев.

В качестве неизвестной для муравьев территории мы использовали два лабиринта из оргстекла размером 9х9 см (рис. 4). Проход, в который попадал муравей, оканчивался перпендикулярной развилкой. Лабиринт располагался входом к дороге, так, чтобы ходы после развилки были параллельны ей (рис. 5).

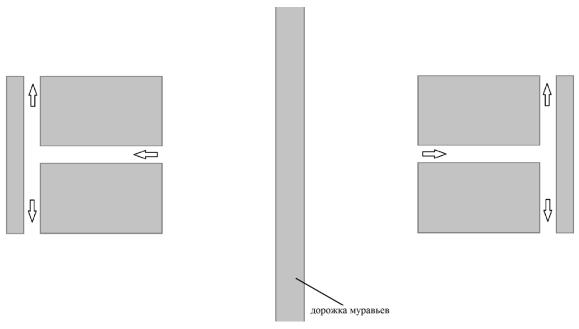


Рис. 5. Расположение лабиринта относительно муравьиной дороги.

Во время наблюдений два человека садились по разные стороны от дороги. Лабиринты располагались на брусках, которые лежали на гвоздях, вбитых в землю (рис. 6), за счет чего можно было отрегулировать наклон брусков и сделать их строго горизонтальными. Экспериментатор ловил одного муравья и сажал его в первый ход лабиринта, закрывая выход пальцем так, чтобы муравей не мог выйти из лабиринта, не пройдя развилку. На бланке записывали время, за которое муравей прошел лабиринт; направление на развилке, которое он выбрал; дату; имя экспериментатора; температуру воздуха, измеряемую с помощью ртутного термометра; то, закрыто ли солнце тучами; номер лабиринта и сторону дороги;

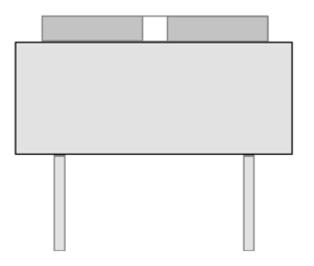


Рис. 6. Лабиринт на бруске, лежащем на гвоздях (вид сбоку, со стороны хода, в который попадает муравей).

расстояние от лабиринта до гнезда и до муравьиной дороги и время запуска муравья.

После каждого запуска муравья во все дни, кроме 5 июля, лабиринт протирали слабым раствором перманганата калия (менее 0.05 граммов на 50 мл воды). В лабиринт по очереди запускали муравьев, взятых с дороги и не с нее.

4 июля мы запускали в лабиринт двух муравьев одновременно, то есть сажали муравьев на руку и помещали в лабиринт попарно.

5 июля мы запускали муравьев по очереди, без протирания раствором перманганата калия между их запусками. Второго муравья мы помещали в лабиринт только после того, как первый вышел (табл. 1).

Дата	Расстояние до муравейника, м	Сколько муравьев	Число
		запускали в	исследованных
		лабиринт	муравьев
30.06	10	1	191
1.07	10	1	377
2.07	17	1	317
3.07	17	1	225
4.07	17	2 одновременно	268 пар
5.07	17	2 по очереди	240 пар

Табл. 1. Дата, место проведения эксперимента, количество муравьев в лабиринте и число исследованных муравьев.

Для статистической обработки данных мы использовали программы R и Excel. Из статистических тестов мы проводили тест пропорций и тест хи-квадрат.

В каждом статистическом тесте, будь то тест пропорций или тест хи-квадрат, не учитывались муравьи, не выбравшие ни одного выхода, поскольку неизвестно, какой бы путь они выбрали. В случае, когда муравьев запускали по двое, пара, в которой хоть один муравей не выбрал путь, тоже не учитывалась. Но в таблицах и на графиках эти муравьи показаны.

Результаты

Муравьи, запущенные по одному

Сначала мы решили проверить, зависит ли от расстояния от гнезда выбор муравьев. Из муравьев, запущенных поодиночке в 10 метрах от гнезда, к гнезду повернули 41%, а от гнезда — 48% муравьев, но это различие статистически не достоверно (тест пропорций, р = 0.46). Оставшиеся 11% муравьев не выбрали ни одно направление за время наблюдения. Муравьи, запущенные в 17 метрах от гнезда, в 16% случаев не поворачивали никуда, в 46% случаев поворачивали к гнезду, а в 38% случаев — от гнезда, но это различие тоже статистически не достоверно (тест пропорций, р = 0.45) (рис. 7 и табл. 2). Здесь и далее словом «никуда» мы обозначаем муравьев, не выбравших направление за первую минуту эксперимента.

	к гнезду	никуда	от гнезда
В 10 метрах	235	62	271
В 17 метрах	248	88	206

Табл. 2. Число поворотов муравьев к и от гнезда на разном расстоянии от него

Но расстояние до гнезда и выбор поворота сопряжены между собой (тест хи-квадрат, p = 0.01): ближе к гнезду, в 10 метрах, муравьи чаще шли от гнезда, а дальше, в 17 метрах, чаще шли к гнезду (табл. 2 и рис. 7). Тест пропорций также показал, что доля муравьев, повернувших к гнезду в 10 метрах от гнезда, значимо (p = 0.01) отличается от доли муравьев, повернувших к гнезду в 17 метрах от гнезда.

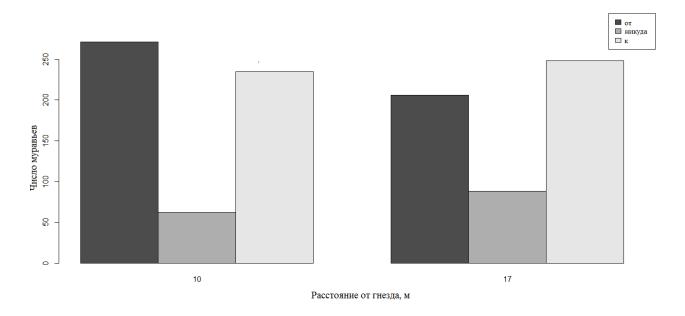


Рис. 7. Число поворотов муравьев к и от гнезда на разном расстоянии от него Правда, если рассматривать только тех муравьев, которые были запущены при солнечной погоде, сопряженность перестает быть статистически значимой (тест хи-квадрат, p=0.08) (рис 8).

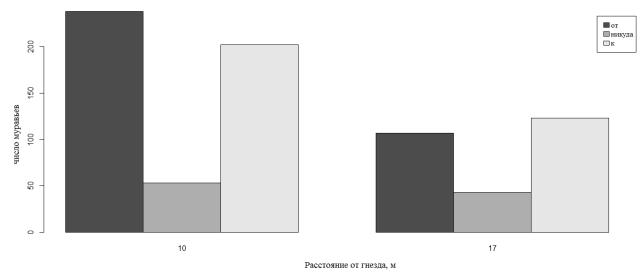


Рис. 8. Число поворотов муравьев к и от гнезда на разном расстоянии от него в солнечную погоду

Если оставить только муравьев, запущенных в пасмурную погоду, сопряженность остается статистически не значимой (тест хи-квадрат, p = 0.51) (рис. 9).

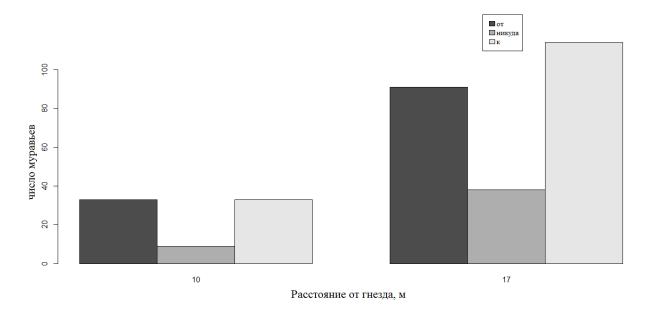


Рис. 9. Число поворотов к и от гнезда на разном расстоянии от него в пасмурную погоду

Мы также не нашли статистически значимой сопряженности между погодой и поворотом (тест хи-квадрат, p = 0.22) (табл. 3).

	к гнезду	никуда	от гнезда
пасмурно, дождь	11	7	8
пасмурно	147	47	124
солнечно	325	96	345

Табл. 3. Число поворотов к гнезду и от гнезда муравьев при солнечной и пасмурной погоде

Затем мы решили посмотреть сопряжённость поворота муравьев с днем проведения эксперимента. Между днем проведения эксперимента и выбором поворота муравьев есть сопряженность (тест хи-квадрат, p = 0.03) (табл. 4). 1 июля муравьи чаще шли от гнезда, а 2 и 3 июля – к гнезду. 30 июня муравьи немного чаще шли к гнезду.

	к гнезду	никуда	от гнезда
30.6	90	14	87
1.7	145	48	184
2.7	144	50	123
3.7	105	38	83

Табл. 4. Число поворотов к гнезду и от гнезда муравьев в разные дни

Для того чтобы понять, зависит ли выбор направления муравьев от времени, мы разделили время запуска муравьев на утро (с 9 до 14 часов) и вечер (с 16 до 21). Утром 43% муравьев пошло от гнезда, а 43% – к гнезду; вечером 43% пошло от гнезда, а 44% – к гнезду (табл. 5 и рис. 10). Между временем суток и поворотом муравьев сопряженности нет (тест хи-квадрат, р = 0.67). Потом мы попытались поделить время по-другому, но ни один из способов не дал значимых результатов (рис. 11).

	к гнезду	никуда	от гнезда
Утро	199	68	200
Вечер	284	82	277

Табл. 5. Число поворотов муравьев к гнезду и от гнезда в разное время суток

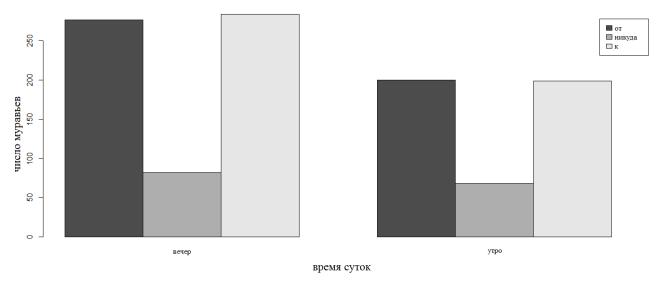


Рис. 10. Число поворотов муравьев к гнезду и от гнезда утром и вечером

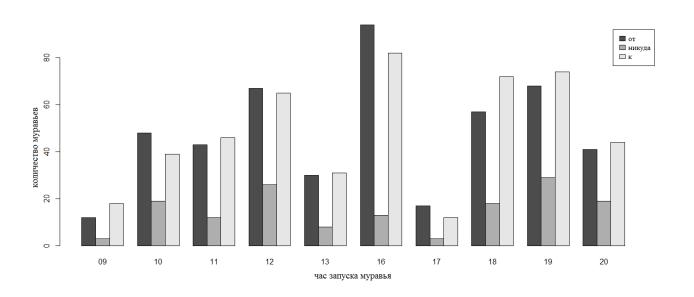


Рис. 11. Число поворотов муравьев к гнезду и от гнезда в разные часы запуска

Потом мы решили посмотреть, есть ли связь между направлением муравья на дороге и направлением в лабиринте, а также сравнить муравьев, взятых непосредственно с дороги и тех, которые были взяты около дороги (табл. 6).

	к гнезду	никуда	от гнезда
Полз от гнезда по дороге	150	28	140
Полз к гнезду по дороге	152	38	128
Не с дороги	181	84	209

Табл. 6. Число поворотов к и от гнезда муравьев, взятых с дороги и не с нее

Муравьи, шедшие по дороге от гнезда, в 44% случаев поворачивали от гнезда, а в 47% случаев – к гнезду, но это различие статистически не значимо (тест пропорций, р = 0.48).

Муравьи, шедшие по дороге к гнезду, в 40% случаев шли от гнезда, а в 48% случаев – к гнезду, но это различие статистически не значимо (тест пропорций, p = 0.46).

Между направлением на дороге и выбором направления в лабиринте нет статистически значимой сопряженности (тест хи-квадрат, p = 0.11).

Муравьи, взятые не с дороги, в 44% случаев шли от гнезда, в 38% – к гнезду. Это различие тоже статистически не значимо (тест пропорций, p = 0.54).

С помощью теста пропорций мы посмотрели, есть ли разница между долей муравьев, повернувших к гнезду, между муравьями, взятыми с дороги и не с дороги. Эта разница оказалась на грани достоверности (p = 0.05) (рис. 12).

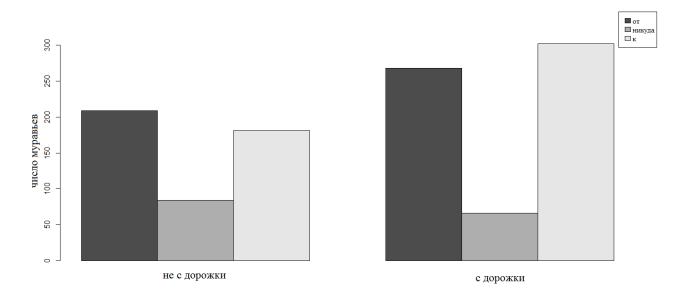


Рис. 12. Число поворотов к гнезду и от гнезда муравьев, взятых с дороги и не с нее

Для того чтобы выявить сопряженность между поворотом к гнезду и от гнезда и экспериментатором, мы провели тест хи-квадрат. Однако значимой сопряженности мы не нашли (p = 0.26) (табл. 7).

	к гнезду	никуда	от гнезда
Елизавета	160	41	135
Нина	165	56	172
Софья	158	53	170

Табл. 7. Число поворотов к гнезду и от гнезда муравьев у разных экспериментаторов

Муравьи могли идти по полу лабиринта, могли по его потолку вверх ногами, либо же часть пути проходить по полу, а часть — по потолку. Однако ни между положением тела муравья в лабиринте и поворотом к и от (тест хи-квадрат, p = 0.59) (табл. 8), ни между положением тела муравья в лабиринте и поворотом направо и налево мы не нашли статистически значимой сопряженности (тест хи-квадрат, p = 0.15) (табл. 9).

	к гнезду	никуда	от гнезда
Нормальное положение	380	122	365
Положения чередуются	41	18	39
Альтернативное положение	62	10	72

Табл. 8. Число поворотов к гнезду и от гнезда муравьев, шедших в лабиринте в разных положениях Из 1110 запущенных муравьев 496 (45%) повернули налево, а 464 (42%) повернули направо, но это различие статистически не значимо (тест пропорций, p = 0.52). Если убрать муравьев, шедших в альтернативном положении, то есть вверх ногами, различие остается статистически незначимым (тест пропорций, p = 0.53) (табл. 9).

	налево	никуда	направо
Нормальное положение	396	122	349
Положения чередуются	35	18	45
Альтернативное положение	63	10	71

Табл. 9. Число поворотов муравьев налево и направо в разных положениях

Муравьи, запущенные по двое

Когда муравьев запускали в лабиринт вдвоем одновременно, между выбором пути первого и второго муравья была статистически значимая сопряженность (тест хи-квадрат, p = 0.03) (табл. 10, рис. 13). Второй муравей чаще шел туда же, куда и первый.

	Второй муравей к	Второй муравей никуда	Второй муравей от
Первый муравей к	39	44	29
Первый муравей никуда	0	35	3
Первый муравей от	33	33	52

Табл. 10. Число поворотов к гнезду и от гнезда у первого и второго муравья в лабиринте при запуске двух муравьев одновременно

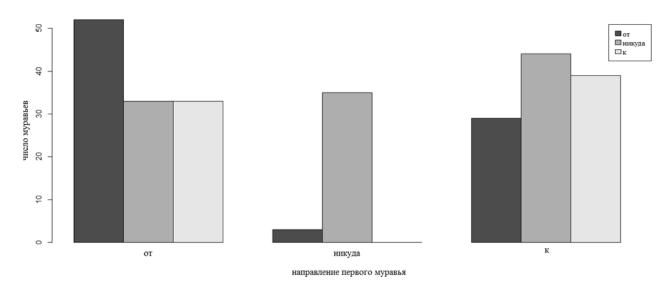


Рис. 13. Число поворотов к гнезду и от гнезда второго муравья в зависимости от поворота первого при запуске муравьев одновременно

Когда муравьев запускали в лабиринты по очереди, сопряженность между выбором первого и второго муравья не была статистически значима (тест хи-квадрат, p = 0.28) (табл. 11, рис. 14).

	Второй муравей к	Второй муравей никуда	Второй муравей от
Первый муравей к	41	31	25
Первый муравей никуда	17	27	19
Первый муравей от	30	19	29

Табл. 11. Число поворотов к гнезду и от гнезда у первого и второго муравья в лабиринте при запуске двух муравьев по очереди

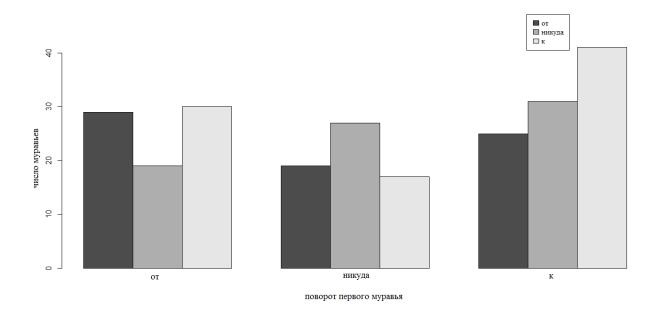


Рис. 14. Число поворотов к гнезду и от гнезда второго муравья в зависимости от поворота первого при запуске муравьев по очереди

Обсуждение

Оказалось, что существует статистически значимая сопряженность между расстоянием от гнезда муравьев до лабиринта и направлением поворота муравьев (рис. 7). В 10 метрах муравьи чаще шли от гнезда, тогда как в 17 – к гнезду, и это не противоречит результатам прошлогодней работы (Таубе, Брит, 2018), в которой в 10.5 метрах от гнезда муравьи почти значимо чаще поворачивали от гнезда.

Но в дни, когда мы запускали муравьев в 10 метрах от гнезда, и в дни, когда мы запускали муравьев в 17 метрах, была разная погода, и выбор муравьев может зависеть в большей степени от нее, чем от расстояния от гнезда. 30 июня и 1 июля, когда муравьев запускали в 10 метрах от гнезда, было по большей части солнечно, только 1 июля некоторое время было пасмурно. 2 и 3 июля, когда муравьев запускали в 17 метрах от гнезда, были недолгие дожди, но 2 июля большую часть дня было солнечно, а 3 июля — пасмурно.

Поэтому мы решили посмотреть отдельно на муравьев, запущенных только в солнечную или только в пасмурную погоду. Однако если оставить муравьев, запущенных только в солнечную или только в пасмурную погоду, то сопряженность между расстоянием от гнезда и направлением поворота становится статистически не значимой (рис. 8, 9). Возможно, это связано с уменьшением размера выборки.

Мы думали, что в пасмурную погоду муравьи будут чаще идти к гнезду, а в солнечную – от гнезда. Но сопряженность между погодой и направлением (табл. 3) поворота оказалась статистически не значимой.

Различные дни запуска муравьев отличались расстоянием от гнезда до места проведения эксперимента и погодой. Поскольку сопряженность между днем запуска и поворотом муравья к гнезду или от гнезда статистически значима (табл. 4), можно предположить, что либо муравьи в разные дни ведут себя по-разному вне зависимости от внешних условий, либо их выбор зависит от совокупности признаков, которыми разные дни различаются, т. е. от расстояния от гнезда и погоды. Может быть, разные дни различались еще какими-то признаками, состояние которых мы не фиксировали.

Мы предполагали, что в разное время суток муравьи могли бы идти в разные стороны, например, утром от гнезда, а вечером возвращаться к гнезду, но, попытавшись по-разному поделить день, мы так и не нашли статистически значимой сопряженности между временем суток и направлением поворота (табл. 5, рис. 10 и 11).

Мы предполагали, что, возможно, муравьи в лабиринте будут сохранять то же направление движения, что на дороге. Но статистически значимой сопряженности между направлением на дороге и поворотом в лабиринте мы не нашли (табл. 6).

Также мы предполагали, что взятые не с дороги муравьи, которые с большей вероятностью окажутся активными фуражирами (Захаров, 2015), будут на незнакомой территории скорее поворачивать от гнезда, чтобы обследовать ее. Муравьи, взятые с дороги и, скорее всего, являющиеся пассивными фуражирами, находясь в замешательстве из-за того, что перестали получать сигналы от активных, пойдут к гнезду, к безопасности. Разница доли муравьев, повернувших к гнезду, взятых е с дороги, и доли муравьев, повернувших к гнезду, взятых не с дороги, оказалась на грани достоверности (р = 0.05, рис. 12). Муравьи не с дороги действительно чаще поворачивали от гнезда, а с дороги – к нему. Возможно, действительно существует разница в навигации между активными и пассивными фуражирами.

Т.к. в принципе возможно, что экспериментаторы каким-то образом влияли на поведение муравья в лабиринте (например, непреднамеренно запускали муравьев в лабиринт под разными углами или не очень симметрично держали руки относительно выходов из лабиринта и муравей с одной стороны видел руку экспериментатора, а с другой нет), то мы решили проверить, не зависит ли поворот муравьев от экспериментатора. Однако между экспериментатором и поворотом к гнезду и от гнезда нет статистически значимой сопряженности (табл. 7), то есть на выбор муравья не влияет, кто его запускал.

Если бы у исследуемых муравьев была бы ярко выраженная латерализация, то у муравьи заметно чаще шли бы направо или налево, но этого мы не наблюдали (табл. 9).

Но в работе на муравьях того же вида (Ким и пр., 2017) было показано, что у них есть предпочтение правого поворота в незнакомой местности. Возможно, это связано с тем, что в той работе эксперименты проводились по-другому, с лабиринтами другой формы, с муравьями из другого муравейника и в лаборатории, а не на улице. Может быть, это связано с размером выборки, меньшей в той работе. В работе прошлого года (Таубе, Брит, 2018), как и в нашей, латерализацию не наблюдали.

Мы думали, что муравьи, запущенные в лабиринт вместе, будут коммуницировать друг с другом и искать выход вместе. Действительно, муравьи, запущенные в лабиринты по двое одновременно, статистически значимо чаще выбирали один путь (табл. 10, рис. 13).

Мы не смогли обнаружить сопряженность между поворотами первого и второго муравьев при запуске муравьев по очереди (табл. 11, рис. 14).

Выводы

Выбор поворота муравья зависит от:

- 1) Расстояния от гнезда. Дальше от гнезда муравьи чаще идут к нему, ближе к гнезду от него.
- 2) Того, с дороги ли взят муравей. Муравьи, взятые с дороги, чаще идут к гнезду, не с дороги от гнезда.
- 3) Выбора другого муравья при запуске муравьев одновременно. Муравьи чаще идут в одну и ту же сторону.

Нам не удалось выявить зависимость выбора от:

- 1) Погоды
- 2) Времени запуска
- 3) Направления на дороге
- 4) Положения муравья в лабиринте
- 5) Выбора запущенного ранее муравья при запуске муравьев по очереди

Латерализацию у муравьев мы тоже не наблюдали.

Благодарности

Мы благодарим Н. С. Глаголеву и П. А. Волкову за научное руководство, помощь в обработке данных и в написании работы, С. М. Глаголева и Е. В. Елисееву за организацию летней практики и администрацию Нижне-Свирского заповедника, в особенности В. А. Ковалева, за предоставленную возможность проводить эксперименты на территории заповедника. Также мы благодарим Е. Б. Федосееву за определение вида изучаемых муравьев и Д. Н. Горюнова за предоставленную рецензию.

Литература

- 1. Bles, Boehly, Deneubourg, Stamatios, 2018 Same length, different shapes: ants collectively choose a straight foraging path over a bent one. Biology letters 14(3), 29540566.
- 2. Czaczkes, Grüter, Jones, Ratnieks, 2011 Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. Biol Lett 7(4), 521–524.
- 3. Endlein, Sitti, 2018 Innate turning preference of leaf-cutting ants in the absence of external orientation cues. Journal of Experimental Biology 221, 177006.
- 4. Hunt, O'Shea-Wheller, Albery, Bridger, Gumn, Franks, 2014 Ants show a leftward turning bias when exploring unknown nest sites. Biology letters 10(12), 25540159.
- 5. Li, Huan, Roehner, Xu, Zeng, Di, Han, 2014 Symmetry Breaking on Density in Escaping Ants: Experiment and Alarm Pheromone Model. PLoS One 9(12), 25551611.
- 6. McCreery, Dix, Breed, Nagpal, 2016 Collective strategy for obstacle navigation during cooperative transport by ants. Journal of Experimental Biology 219: 3366-3375.
- 7. Schwarz, Wystrach, Cheng, 2017 Ants' navigation in an unfamiliar environment is influenced by their experience of a familiar rout, Chenge. Scientific Reports 7, 14161.
- 8. Wolf, Wehner 2000 Pinpointing food sources: olfactory and anemotactic orientation in desert ants, Cataglyphis fortis. Journal of Experimental Biology 203, 857-868.
- 9. Wystrach, Schwarz, Schultheiss, Baniel, Cheng, 2014 Multiple sources of celestial compass information in the Central Australian desert ant Melophorus bagoti. Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology 200(6), 591-601.
- 10. Захаров, 2015 Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Товарищество научных изданий КМК.
- 11. Ким, Камелин, Давитадзе, 2017 Предпочтение направления при повороте у малых лесных муравьёв (Formica polyctena). Электронный ресурс: http://www.bioclass.ru/files/konf18/ants.pdf.
- 12. Таубе, Брит, 2018 Предпочтения при повороте в лабиринте у муравьёв вида Formica polyctena (Forster, 1850). Электронный ресурс: http://www.bioclass.ru/files/konf18/ants.pdf.

	Расстоян	Время	Напра-	С дороги	День	Экспери	Погода	Поло-
	ие до	суток	вление	или не с	проведе-	ментато		жение
	гнезда		на	нее	Р ИН	p		тела
			дороге					
Поворот	0.01	0.67	0.11	0.05	0.03	0.26	0.22	0.59
к и от								

Табл. 12. Р-значения сопряженностей поворота муравьев к гнезду и от гнезда с разными факторами при запуске муравьев поодиночке