

Московская школа на Юго-Западе № 1543

Кафедра биологии

**Предпочтение направления при повороте у малых лесных
муравьёв (*Formica polyctena*)**

Отчет о научно-исследовательской работе

Работу выполнили
ученики 9 "Б" класса:

Д. Ким

А. Камелин

М. Давитадзе

Научные руководители:

Н.С. Глаголева

П.А. Волкова

Москва
2018

Введение

Латерализация – явление, при котором различные психические функции или процессы связываются с каким-либо из полушарий головного мозга. Когда-то считалось, что латерализацией обладает лишь человек и, возможно, некоторые позвоночные, так как человеческий мозг гораздо сложнее, чем мозг кого-либо из беспозвоночных, но недавние исследования показали, что латерализация, оказывающая влияние на поведение, также присутствует у большинства других позвоночных и у некоторых беспозвоночных.

К примеру, многие позвоночные лучше выполняют действия одной конечностью, чем другой, что связано с латерализацией функций головного мозга. Среди беспозвоночных также наблюдается множество случаев проявления латерализации. Например, нематода *Caenorhabditis elegans* имеет асимметрию нейронов системы обоняния и распознавания вкуса. Она по-разному воспринимает различные ионы справа и слева благодаря неравномерному распределению рецепторов, воспринимающих разные классы водорастворимых веществ (Frasnelli et al., 2013).

Асимметрия в одном из участков мозга плодовой мушки *Drosophila melanogaster* важна для формирования долговременной памяти (Pascual et al., 2004). Другой случай латерализации мозга у беспозвоночных связан с пчелами. Они имеют асимметрию антенн: в работах над видами *Trigona carbonaria*, *Trigona hockingsi* и *Austroplebeia australis* было выяснено, что если запах ощущался правым усиком, пчёлы лучше узнавали запах через час после обучения, а если левым, то через пять часов (Frasnelli et al., 2011).

В своей работе мы решили исследовать латерализацию мозга у муравьёв. Малые лесные муравьи (*Formica polyctena* Forster, 1850) — эусоциальные насекомые, относящиеся к семейству муравьи (Formicidae) отряда перепончатокрылые (Hymenoptera), обитающие в лесах умеренного пояса северной Евразии. Муравьи создают большое гнездо, где живет одна семья. В семьях есть три касты: рабочие самки, крылатые репродуктивные самки и самцы. У репродуктивных особей крылья впоследствии отпадают, что связано с их подземным образом жизни. Рабочие особи (бесплодные самки) рождаются физиологически недоразвитыми. При рождении они имеют относительно небольшое число овариол (яйцевых трубок в яичниках), и поэтому способны откладывать яйца только первые две-три недели после рождения. Из этих яиц впоследствии появляются самцы. Рабочие делятся на фуражиров (они добывают пропитание для всей семьи) и внутригнездовых особей (они находятся внутри муравейника и выполняют самые разные функции: от ухода за личинками до принятия пищи у фуражиров).

Члены колонии создают потоки пищи внутри муравейника, передавая её: фуражиры приносят пищу в своем зобике и раздают внутригнездовым рабочим, а те передают еду дальше другим муравьям. Обмен пищей и выделениями желез между насекомыми называется трофаллаксом. Муравей прикасается антеннами к мандибулам другого муравья, посылая ими сигналы, побуждающие поделится едой (Захаров, 2015).

При изучении трофаллаксиса у муравьёв *Formica rufa* исследователи обнаружили, что для обмена пищей просящие муравьи чаще дотрагивались до тех, у кого брали пищу, правой антенной (Frasnelli et al., 2012). Данные эксперименты свидетельствуют о наличии латерализации, проявляющейся у муравьёв при антенных контактах. Другие исследования латерализации мозга у муравьёв говорят о том, что двенадцать из тринадцати исследуемых подвидов муравьёв *Lasius niger* на своих дорожках держались в основном справа (Frasnelli, 2013).

Латерализация разделяется на два типа: латерализация на индивидуальном уровне (она встречается у отдельных особей популяции и не всегда является одинаковой у разных особей) и на уровне популяции (все особи популяции имеют одинаковую латерализацию). Было высказано предположение (Frasnelli et al., 2012), что латерализация на уровне популяции могла развиваться как эволюционно стабильная стратегия, так как организмам одного вида с развитой асимметрией приходилось координировать свои действия друг с другом, а значит, латерализация более характерна для общественных организмов.

Мы исследовали моторную латерализацию мозга, то есть связь моторных функций с каким-либо из полушарий, у муравьёв *F. polyctena*. Наблюдая, в какие стороны поворачивает в лабиринте та или иная особь, мы можем сделать вывод, имеет ли место индивидуальная латерализация или латерализация на уровне популяции. Если отдельные особи чаще поворачивают в одну сторону, но при этом выбираемая ими сторона различается у разных особей, то мы можем говорить только о латерализации на индивидуальном уровне. Если же различные особи поворачивают в одну и ту же сторону, то латерализация одинаковая у всей популяции. В других случаях о моторной латерализации говорить нельзя.

Подобные работы по изучению моторной латерализации мозга у муравьёв уже проводились (Hunt et al., 2014), но на другом виде муравьёв, а именно *Temnothorax albipennis*. Эксперименты заключались в том, что муравьи, покидая искусственно созданное гнездо, исследовали незнакомую им территорию – лабиринт, помещённый в квадратную чашку Петри такого же размера, как и гнездо. Ученые создавали необходимые условия для того, чтобы муравьи исследовали лабиринт: в первом эксперименте они разрушали исходное гнездо, а во втором делали его более освещённым. Также лабиринт изначально был менее освещён, чем гнездо. Поскольку муравьи вида *Temnothorax albipennis* предпочитают темные места, освещённость являлась важным побуждающим фактором. Экспериментаторы наблюдали за поведением муравьёв на неизвестной территории и отмечали, в какую сторону поворачивали насекомые в лабиринте. В ходе работы выяснилось, что особи данного вида чаще поворачивали в левую сторону.

Исследователи утверждают, что моторная латерализация, в данном случае поведение, при котором насекомые последовательно поворачивают в определённом направлении, является эффективным способом исследования территории и помогает быстро сделать выбор при повороте. Авторы работы полагают, что на уровне колонии следование одному и тому же пути позволяет муравьям быстро собираться в одном месте, тем самым повышая шансы отдельных особей на выживание.

Результаты нашей работы помогут расширить представление о латерализации мозга у беспозвоночных, в частности моторной латерализации мозга у разных видов муравьёв.

Цели и задачи

Цель: исследовать моторную латерализацию мозга муравьёв *F. polyctena* на индивидуальном и популяционном уровне.

Задачи:

- 1) выяснить, есть ли у муравьёв *F. polyctena* из исследуемой нами колонии предпочтение направления при повороте при исследовании незнакомой территории;
- 2) выяснить, есть ли зависимость направления, выбранного муравьём на развилке, от направления, выбранного на предыдущей развилке;
- 3) проверить, руководствуются ли муравьи направлением в сторону своего муравейника при выборе того или иного направления.

Материалы и методы

Мы проводили эксперименты с 30 июня по 5 июля 2017 г. в Нижне-Свирском государственном природном заповеднике, близ устья реки Гумбарка (Лодейнопольский район Ленинградской области). В качестве объектов для исследования мы брали муравьёв вида *Formica polyctena* (Forster, 1850) из муравейника, расположенного примерно в 150 метрах к югу от нашей лаборатории, в открытом сарае. Все выбранные нами муравьи были примерно одинакового размера и составляли в длину около 7 мм.

Все эксперименты мы проводили в лаборатории с равномерной освещённостью (450–550 люкс) с 9:00 до 11:30 и с 12:30 до 20:30 по московскому времени. В качестве неизвестной для муравьёв территории мы использовали три одинаковых Y-образных пенополиуретановых лабиринта, помещённых в накрытые крышками чашки Петри, диаметром 87 мм (рис. 1). Они имели три развилки, расходящиеся под прямым углом: сначала один ход делился на два пути, а потом разделялись два получившихся. Длина первого хода – 41,5 мм, остальных – примерно 23 мм. Мы сделали ходы чуть больше по размерам, чем сами муравьи (ширина около 5 мм, глубина 3 мм). В лабиринт вёл обрезанный кончик пипетки, представлявший собой короткий прозрачный туннель (рис. 2).

Мы поделили работу на два этапа. В ходе первого мы хотели тщательнее исследовать предпочтения в выборе стороны отдельными особями. Для этого один из экспериментаторов брал руками около муравейника муравья подходящего размера, сажал в чашку Петри и относил в лабораторию. Через 1-2 минуты тот же экспериментатор запускал муравья в один из лабиринтов, накрытый прозрачной крышкой, через туннель, другой экспериментатор держал крышку.

Мы засекали время, в течение которого муравей проходил лабиринт, записывали, куда он повернул на первой и второй развилке, и особенности его поведения. Также мы следили за температурой и погодными условиями. Лабиринты стояли у южной стороны лаборатории, и мы всегда направляли их выходами к окну (т.е. направление лабиринтов всегда было южным). Таким образом мы сажали одного и того же муравья 9 раз, меняя экспериментаторов и лабиринты. После каждого раза экспериментатор протирал руки и лабиринт спиртом и около двух минут ждал, когда спирт выветрится. Чашку Петри, в которой носили муравьёв, мы протирали водой.

Второй этап был направлен на исследование большего числа муравьёв. Методика была такой же, только теперь мы запускали каждого муравья по одному разу и меняли направления лабиринтов относительно сторон света: на юг, на север, запад и восток. Эксперимент считался неудачным, если муравей задерживался в первом ходе больше 30 секунд, полз по крышке или если возвращался обратно после поворота в какую-либо сторону, не дойдя до конца лабиринта.

В итоге мы провели 117 удачных экспериментов, в которых участвовало 13 муравьёв, и всего около 350 экспериментов, в которых участвовало 42 муравья, по первой методике. По второй методике мы провели 112 удачных экспериментов (всего около 170 экспериментов), в которых участвовало 112 муравьёв.



Рис. 1. Внешний вид лабиринтов



Рис. 2. Внешний вид лабиринта с крышкой и входом

Результаты

Результаты экспериментов по первой методике (девять экспериментов с каждым муравьём)

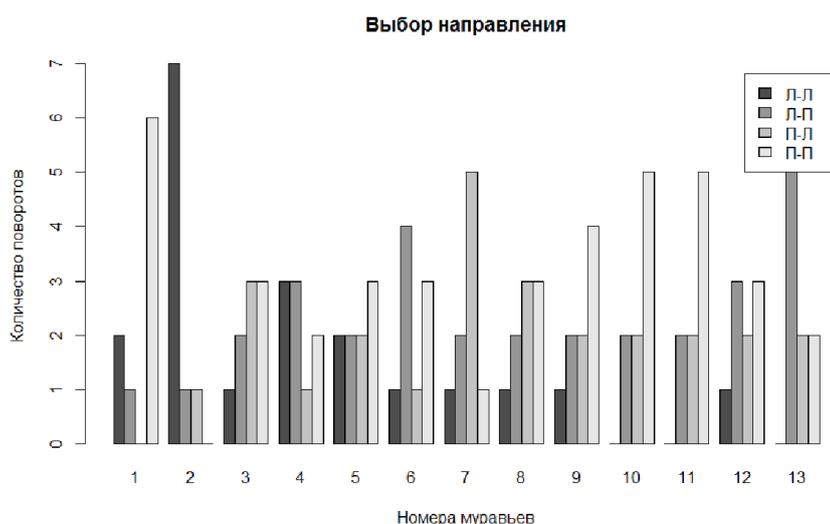


Рис. 2. Комбинации направлений первого и второго поворота для каждого муравья (п-п: первый поворот – право, второй – право; п-л: первый поворот – право, второй – лево; л-п: первый поворот – лево, второй – право; л-л: первый поворот – лево, второй – лево)

Мы построили отдельные графики для каждого из тринадцати муравьёв, на которых видна последовательность всех поворотов для каждого муравья. Они находятся в приложении.

Результаты экспериментов по второй методике (один эксперимент с каждым муравьём)

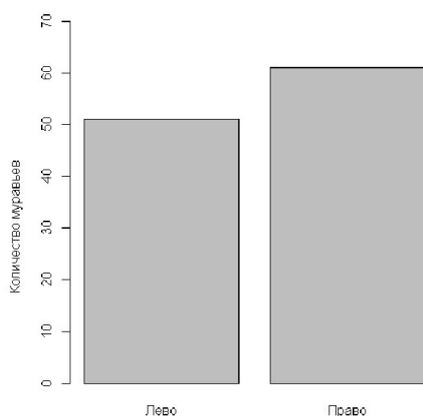


Рис. 3. Распределение выборов направлений муравьями на первой развилке

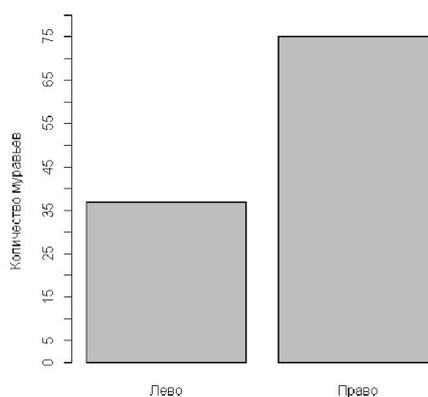


Рис. 4. Распределение выборов направлений муравьями на второй развилке

Мы выявили, что на первой развилке лабиринта муравьи чаще поворачивали направо (рис. 3), но эти различия статистически не значимы (тест пропорций: $p = 0,4$). На второй

же развилке муравьи достоверно чаще поворачивали направо (рис. 4, тест пропорций: $p = 0,0005$).

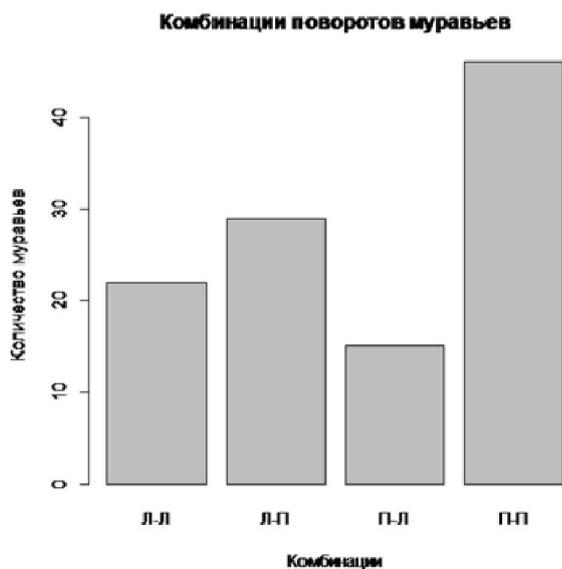


Рис. 5. Комбинации поворотов муравьев (п-п: первый поворот – право, второй – право; л-п: первый поворот – право, второй – лево; л-л: первый поворот – лево, второй – право; л-л: первый поворот – лево, второй – лево)

Чаще всего встречалась комбинация поворотов направо – направо (рис. 5), но это недостоверное различие (тест хи-квадрат: $p = 0,06$).

Влияние экспериментатора на результаты эксперимента

Экспериментаторы	Общее число экспериментов	1-я развилка ПРАВО	1-я развилка ЛЕВО	тест пропорций	2-я развилка ПРАВО	2-я развилка ЛЕВО	тест пропорций
Д. Ким	40	27	13	0,04	25	15	0,15
А. Камелин	34	12	22	0,1	21	13	0,2
М. Давитадзе	38	22	16	0,4	29	9	0,002

Таблица 1. Распределение левых и правых поворотов отдельно для каждого экспериментатора (другим шрифтом выделены достоверные отличия)

Муравьи, которых запускал Д. Ким, достоверно чаще поворачивали направо на первой развилке (таблица 1, тест пропорций: $p = 0,04$) и незначимо чаще поворачивали направо на второй развилке (таблица 1, тест пропорций: $p = 0,15$).

У А. Камелина частота выбранных муравьями направлений и на первой, и на второй развилке значимо не отличалась от 50% (первый поворот, тест пропорций: $p = 0,1$; второй поворот, тест пропорций: $p = 0,2$).

Муравьи, которых запускала М. Давитадзе, незначимо чаще выбирали правое направление на первой развилке (таблица 1, тест пропорций: $p = 0,4$), на второй же развилке они достоверно чаще поворачивали направо (таблица 1, тест пропорций: $p = 0,002$).

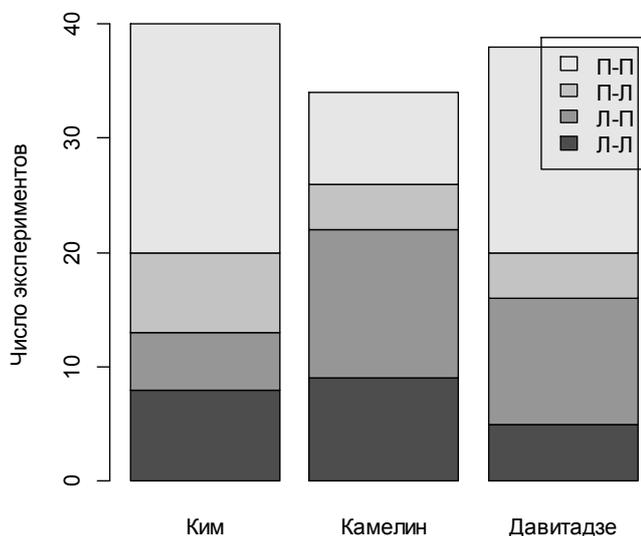


Рис. 6. Распределение комбинаций поворотов муравьёв по экспериментаторам, которые запускали их (п-п: первый поворот – право, второй – право; п-л: первый поворот – право, второй – лево; л-п: первый поворот – лево, второй – право; л-л: первый поворот – лево, второй – лево)

Первый выбор направления муравьёв ни у одного из экспериментаторов не сопряжен со вторым выбором (Рис. 6, Ким, тест хи-квадрат: $p = 0,06$; Камелин, тест хи-квадрат: $p = 0,9$; Давиатадзе, тест хи-квадрат: $p = 0,5$).

Влияние стороны света на результаты эксперимента

Направления	Общее число экспериментов	1-я развилка ПРАВО	1-я развилка ЛЕВО	тест пропорций	2-я развилка ПРАВО	2-я развилка ЛЕВО	тест пропорций
Юг	28	19	9	0,09	20	8	0,04
Запад	27	13	14	1	17	10	0,2
Восток	27	14	13	0,8	19	8	0,03
Север	30	15	15	1	19	11	0,2

Таблица 2. Распределение левых и правых поворотов отдельно для каждой из сторон света, в которые были повернуты лабиринты (другим шрифтом выделены достоверные отличия)

Когда лабиринты были повернуты на юг, муравьи достоверно чаще поворачивали направо на второй развилке (таблица 2, тест пропорций: $p = 0,04$).

Также муравьи достоверно чаще поворачивали направо на второй развилке, когда лабиринты были повернуты на восток (таблица 2, тест пропорций: $p = 0,05$).

В остальных случаях муравьи поворачивали направо или налево с частотой, достоверно не отличающейся от 50% (таблица 2).

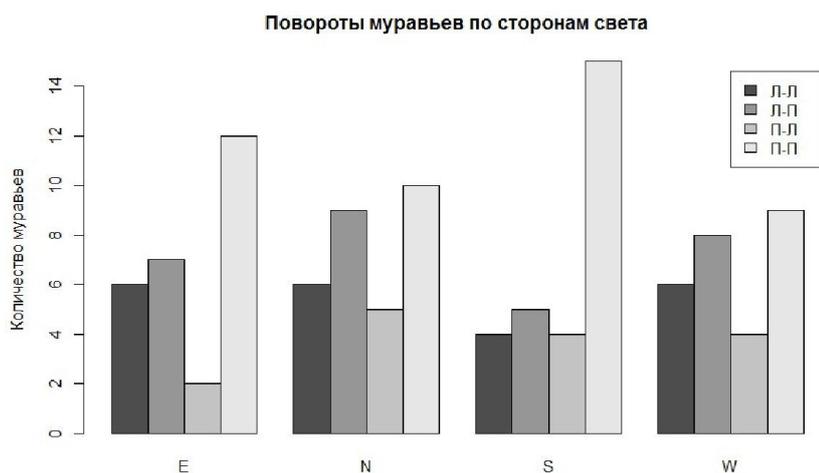


Рис. 7. Распределение комбинаций поворотов муравьев по сторонам света (п-п: первый поворот – право, второй – право; п-л: первый поворот – право, второй – лево; л-п: первый поворот – лево, второй – право; л-л: первый поворот – лево, второй – лево)

Мы выявили, что когда лабиринты были повернуты на восток и на юг, достоверно чаще встречалась комбинация поворотов право – право (рис. 7, восток, тест пропорций: $p = 0,02$; юг, тест пропорций: $p = 0,001$).

Когда лабиринты были повернуты на север и на запад, муравьи тоже чаще поворачивали направо и затем опять направо (рис. 7), но эти различия статистически не значимы (север, тест пропорций: $p = 0,4$; запад, тест пропорций: $p = 0,4$).

Влияние лабиринта на результат эксперимента

Лабиринты	Общее число экспериментов	1-я развилка ПРАВО	1-я развилка ЛЕВО	тест пропорций	2-я развилка ПРАВО	2-я развилка ЛЕВО	тест пропорций
1	41	26	15	0,1	27	14	0,06
2	33	13	20	0,3	20	13	0,3
3	38	22	16	0,4	28	10	0,006

Таблица 3. Распределение левых и правых поворотов отдельно для каждого из трех лабиринтов (другим шрифтом выделены достоверные отличия)

В первом лабиринте муравьи достоверно чаще поворачивали направо и затем опять направо (тест пропорций: $p = 0,0002$), и связь между направлениями на поворотах присутствовала (тест хи-квадрат: $p = 0,02$).

В третьем лабиринте на второй развилке они чаще поворачивали направо (таблица 3, тест пропорций: $p = 0,006$).

Во втором лабиринте у муравьев не было никаких предпочтений.

Обсуждение

Обсуждение первой методики

По графикам (см. приложение) видно, что у некоторых муравьёв может быть предпочтение какого-либо направления, но мы не стали делать статистическую обработку данных первой методики, так как посчитали, что сделали недостаточное количество экспериментов. Чтобы данные были более достоверными, нужно было провести больше экспериментов с каждым муравьём.

Обсуждение второй методики

По результатам тестов видно, что у исследуемой нами колонии муравьёв *Formica polyctena* есть предпочтение правого направления: большинство из них (67%) на второй развилке поворачивало направо. Мы не знаем, почему у них не было предпочтений на первой развилке, но предполагаем, что выбор направления на первой развилке мог быть связан с положением муравья при запуске в лабиринт.

Когда мы рассматривали повороты муравьёв отдельно для каждого из экспериментаторов, сторон света и лабиринтов, то в некоторых случаях предпочтений не удалось обнаружить, а в остальных случаях были предпочтения правого направления. Отсутствие предпочтений в отдельных выборках, возможно, связано с недостаточным объемом выборок. Еще до начала проведения экспериментов мы предполагали, что муравьи могли бы поворачивать в сторону своего муравейника, но такой связи нами замечено не было.

В экспериментах, направленных на изучение моторной латерализации муравьёв вида *Temnothorax albipennis* (Hunt et al., 2014), примерно 63% муравьёв на второй развилке поворачивали налево. При этом на первом повороте они, так же как и в наших экспериментах, поворачивали в ту или иную сторону с примерно одинаковой частотой.

Мы не можем сказать, врождённое ли это предпочтение (то есть латерализация) или приобретённое. Если оно врождённое, то различие результатов наших экспериментов и экспериментов с муравьями вида *Temnothorax albipennis* можно объяснить тем, что в экспериментах участвовали муравьи разных видов. Если же это приобретённое предпочтение, то можно предположить, что различие связано с разным устройством муравейников этих двух колоний. То есть предпочтение вырабатывалось у муравьёв уже после их рождения для лучшего ориентирования в муравейнике и координации действий разных муравьёв.

Выводы

У муравьёв исследуемой нами колонии есть некоторое предпочтение правого направления при повороте при исследовании незнакомой территории. Выбор направления при повороте не зависит от предыдущего выбора. Кроме того, при выборе направления муравьи не руководствуются расположением муравейника.

Благодарности

Мы благодарим Н.С. Глаголеву за помощь при написании работы, в получении и обработке данных, П.А. Волкову за помощь в обработке данных и при написании работы, С.М. Глаголева за помощь в проведении экспериментов и П.Н. Петрова за помощь при написании работы. Также мы благодарим Е. Б. Федосееву за помощь в определении вида муравьёв и Д. Н. Горюнова за предоставленную рецензию. Мы также хотим выразить благодарность С.М. Глаголеву за организацию практики, директору Нижне-Свирского государственного природного заповедника С.И. Кудашкину за предоставленную возможность проводить практику в заповеднике и заместителю директора по науке Нижне-Свирского заповедника В.А. Ковалеву за всестороннюю поддержку.

Список литературы

- Frasnelli E., Iakovlev I., Reznikova Z., 2012. Asymmetry in antennal contacts during trophallaxis in ants. *Behavioural Brain Research* 232 (1): 7–12.
- Frasnelli E., Vallortigara G., Rogers L., 2011. Origins of brain asymmetry: lateralization of odour memory recall in primitive Australian stingless bees. *Behavioural Brain Research* 224 (1): 121–127.
- Frasnelli E., 2013. Brain and behavioral lateralization in invertebrates. *Frontiers in Psychology* 4: 939.
- Pascual A., Huang K.-L., Nevue J., Pr eat T., 2004. Brain asymmetry and long-term memory. *Nature* 427: 605–606.
- Захаров А.А., 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Товарищество научных изданий КМК, 404 с.
- Hunt E.R., O'Shea-Wheller T., Albery G.F., Bridger T.H., Gumn M., and Franks N.R., 2014. Ants show a leftward turning bias when exploring unknown nest sites. *Biology Letters* 10 (12): 20140945.

Приложение

На этих графиках отражена последовательность поворотов для каждого из тринадцати муравьёв, которых мы запускали в лабиринт девять раз подряд. На графиках сплошная линия показывает направления поворотов на первой развилке, пунктирная – направление поворотов на второй развилке. Повороту налево присвоено значение 1, повороту направо – 2.

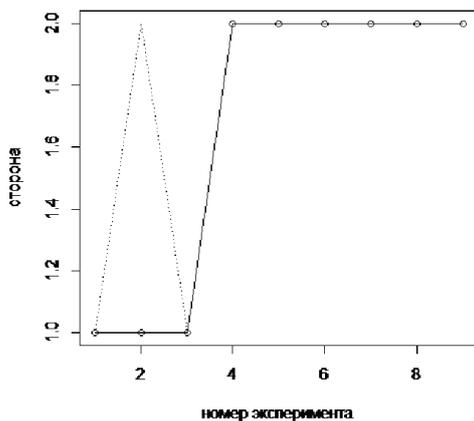


Рис. 8. Повороты первого муравья

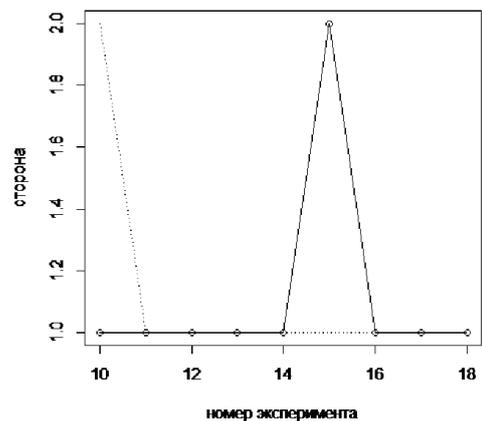


Рис. 9. Повороты второго муравья

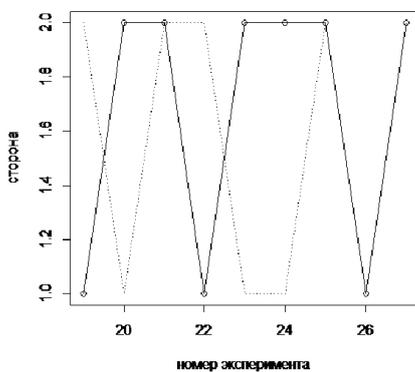


Рис. 10. Повороты третьего муравья

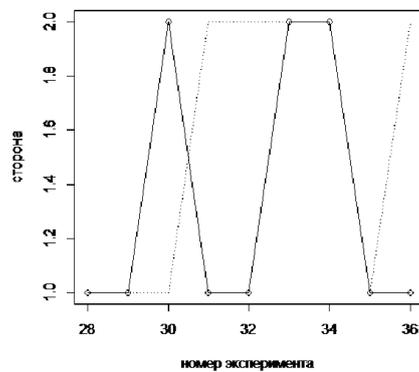


Рис. 11. Повороты четвертого муравья

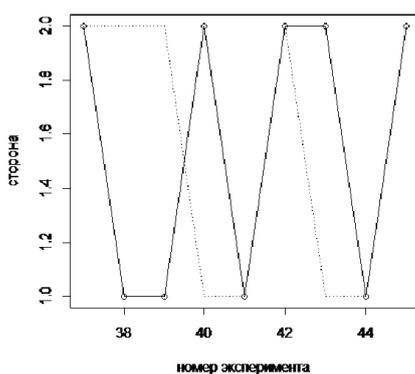


Рис. 12. Повороты пятого муравья

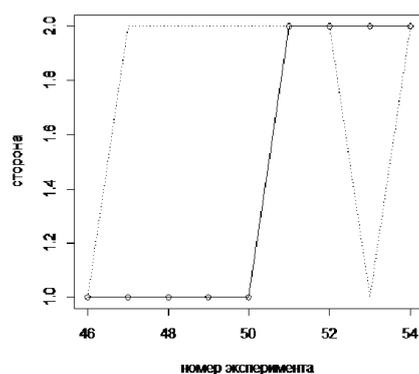


Рис. 13. Повороты шестого муравья

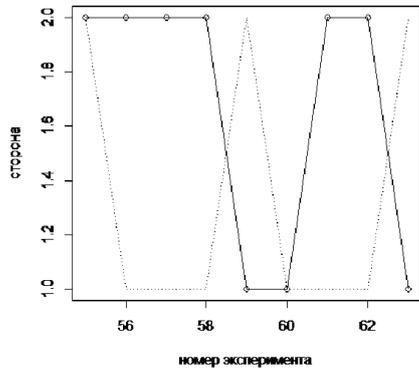


Рис. 14. Повороты седьмого муравья

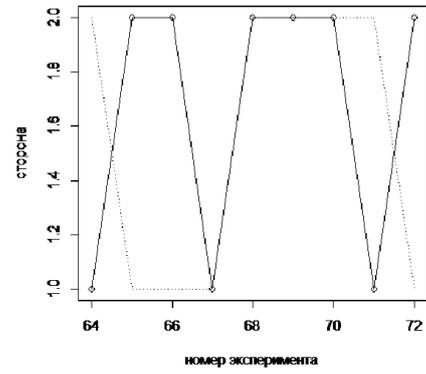


Рис. 15. Повороты восьмого муравья

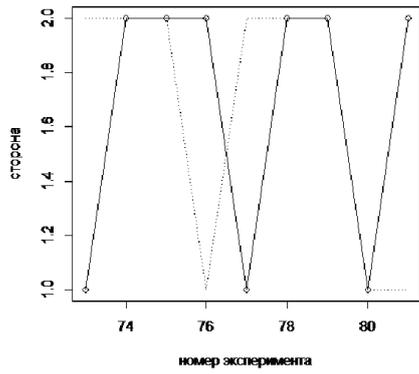


Рис. 16. Повороты девятого муравья

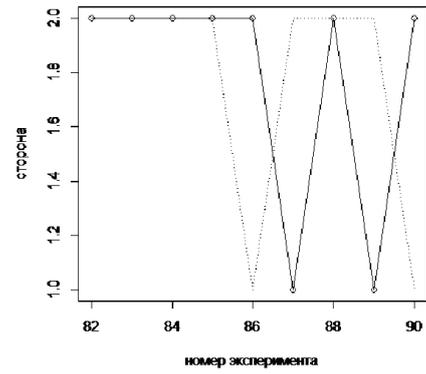


Рис. 17. Повороты десятого муравья

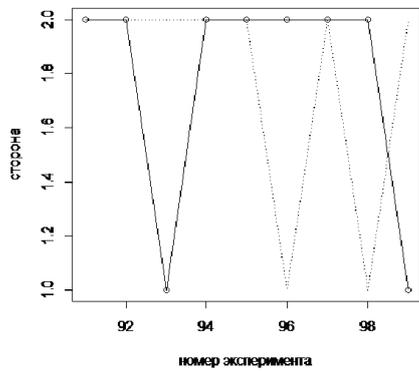


Рис. 18. Повороты одиннадцатого муравья

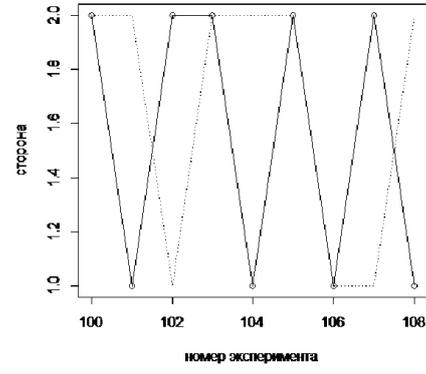


Рис. 19. Повороты двенадцатого муравья

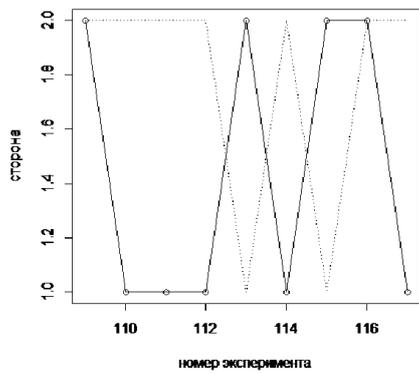


Рис. 20. Повороты тринадцатого муравья

