

ФИЗИОЛОГИЯ

Л. Е. АРЕНС

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОВЕДЕНИЯ  
ОДИНОЧНЫХ ОС-ОДИНЕРОВ \*

(Представлено академиком Л. А. Орбели 6 XII 1949)

Фабр (10), работы которого высоко ценил И. П. Павлов, полагал, что поведение насекомых в основном инстинктивно, и лишь в незначительной доле признавал у них возможность проявления индивидуальной формы поведения. Однако Фабр, зачарованный необычайной сложностью и целесообразностью инстинктов, не допускал возможности их эволюции и тем самым стал в оппозицию к дарвинизму. В. А. Вагнер (3), будучи эволюционистом, справедливо упрекая Фабра в телеологии, впал в иную крайность — он вообще отказал беспозвоночным животным в другого рода деятельности, кроме инстинктивной.

Интересно, что оба упомянутых ученых работали в природной обстановке, тогда как акад. И. П. Павлов преимущественно работал в лабораторной обстановке, но именно он вывел нас из тупика, в который ввели нас Фабр и Вагнер: И. П. Павлов дал универсальное основное положение, которое заключается в том, что у всякого животного в течение его жизни, в целях постоянного уравнивания с беспрестанно меняющейся внешней средой, устанавливаются временные связи с ее элементами (8). Это положение, развитое в дальнейшем акад. Л. А. Орбели (7), и послужило руководящим началом для моих исследований поведения насекомых. За последние три года основными объектами моих исследований являются одиночные складчатокрылые осы-одинеры, которых прославили своими исследованиями знаменитые натуралисты Реомюр, Дюфур, Фабр (10) и некоторые другие ученые. Биологии одинеров была посвящена работа С. И. Малышева (4).

Для привлечения к гнездованию самок одинеров, на балконе здания новой лаборатории в Колтушах по бокам дверей моего рабочего кабинета были установлены экспериментальные шкафы \*\*.

На основании моих наблюдений и опытов я пришел к заключению, что поведение одинеров проявляется в двух формах: врожденной (видовой) и приобретенной (индивидуальной). Врожденная форма складывается из ряда актов, совершающихся в более или менее строгой последовательности, характерной для таксономических единиц высшего порядка. Для одиночных складчатокрылых ос (*Diploptera*, *Eumenidae*), к которым относится род одинеров (*Odynerus* Latreille), характерно, что они откладывают яйцо в пустую ячейку, прикрепляя его задним концом к стенкам ячейки, что обуславливается положением яйца в половых путях самки.

\* Из доклада на 3-й научной сессии Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова в с. Павлово (б. Колтуши) 28 июня 1948 г

\*\* Так называемые «Ульи Фабра» (5).

Среди роющих ос (*Sphécidae*) только у некоторых представителей подсемейства *Vombicipinae* имеется такой же способ откладывать яйцо в пустую ячейку. Яйцо также прикрепляется задним концом либо ко дну пустой ячейки, либо к телу первой жертвы (2, 6).

Наблюдавшиеся мною самки видов одинеров\* пользуются готовыми помещениями — различными полостями, в том числе гнездились в предложенных им мною нарезанных тростинках, которые были вставлены в передние стенки шкафов, обращенные на юг. Гнездо одинеров состоит из ряда ячеек, разделенных между собой перегородками и расположенных одна за другой в линейном порядке. Акты врожденной формы поведения нормально осуществляются в определенной последовательности. Сначала происходит выбор помещения, затем его очистка, потом сооружается донышко, затем откладывается яйцо, после чего доставляется парализованная добыча. Наполнив ячейки достаточной провизией, самка устраивает перегородку. Эта серия актов многократно повторяется. Заполнив полость тростинки ячейками, самка сооружает особо массивную затычку\*\*, после чего она приступает к избранию другой тростинки для закладки нового гнезда.

При выборе помещения, когда одинер подлетает к шкафу и отыскивает подходящую тростинку, действуют зрительные рецепторы. Когда же тростинка уже избрана, выступают на сцену обонятельные и осязательные рецепторы; самка ощупывает с помощью своих усиков избранную тростинку, тем самым устанавливая с ней более прочную связь.

Вначале, когда самка одинера занята очисткой тростинки, она, удаляясь из тростинки, делает ориентировочный полет перед нею, тем самым фиксируя с помощью зрительных рецепторов местоположение данной тростинки. Круги делаются все шире и дальше от шкафа, в котором находится тростинка. Закончив очистку тростинки, одинер совершает рейсы за землей для сооружения донышка; соорудив его, самка откладывает яйцо. При откладке яйца конец брюшка насекомого непременно должен быть направлен в глубь тростинки. Если последняя узка, то самка одинера переворачивается на срезе тростинки и заходит в нее задом. Когда тростинка достаточно широка, оса может переворачиваться внутри нее. Весь процесс откладки яйца, продолжающийся около 1 мин., мне удалось наблюдать в стеклянных трубочках, вставленных вместо тростинок. Войдя в трубочку задом, самка ложится на спину и направляет конец брюшка вверх. Брюшко начинает ритмически судорожно сокращаться, происходят как бы родовые схватки. Яйцо появляется на 20-й схватке, а на 40-й оно целиком выходит из половых путей самки и, приклеившись задним концом к верхней стенке трубочки, повисает в ее просвете на вытянувшейся в нить слизи.

В момент, когда одинер откладывает яйцо (доминанта), можно смело вынимать стеклянную трубочку и рассматривать ее на свету.

После откладки яйца одинер летит на поиски добычи (1). Один из наблюдавшихся мною видов одинеров — *Ancistrocerus antilope* — охотится за гусеницами бабочки-листовертки (*Totricidae*), другой — *Symmorphus murarius* — за личинками жука-листоеда (*Melasma*). Найдя и парализовав добычу, самка одинера прилетает с ней в свою тростинку. Самки каждого вида одинера охотятся за более или менее определенной добычей, причем степень специализации в выборе добычи может быть весьма различной. Можно предполагать, что при поисках и признании своей добычи одинеры руководствуются показаниями обонятельных рецепторов. Следующий маленький опыт, поставленный мною, может,

\* Преимущественно виды: *Ancistrocerus antilope* Panz. и *Symmorphus murarius* L. Поведение их рассматривается совокупно.

\*\* Доньшки, перегородки и затычки сооружаются из комочков земли, смоченных слюной, видимо, разбавленной водой.

как будто, служить подтверждением этого. Охотнику за личинками жуков-листоедов (*Melasoma*), которые пахнут горьким миндалем, я подложил в тростинку, где находилось его гнездо, добычу другого одинера — гусеницу бабочки-листовертки, которую я предварительно вымазал в соке личинки *Melasoma*; обманутый мною одинер принял ее как свою добычу.

Добыча, в особенности гусеницы, парализуется одинером несовершенно, и жертвы сохраняют в значительной степени свою подвижность. Нередко гусеницы выползают из тростинок. Это, конечно, усложняет и модифицирует поведение одинера. Изменчивость в поведении наблюдается также и во время транспортирования добычи и втаскивания ее в гнездо. Если добыча крупная и тяжелая, а тростинка очень узкая, то применяются весьма разнообразные приемы втаскивания добычи в тростинку. При этом играет роль и степень подвижности жертвы. После окончания снабжения провизией ячейки\* сооружается перегородка. Очень часто она бывает двойной. В этом случае первая перегородка тонкая, а вторая — толстая. Когда вся полость тростинки заполняется ячейками, делается наружная пробка. Над ее сооружением одинер очень много работает и тщательно ее отделяет. Если для доньшка нужно не менее 6 комочков земли, а для тонкой перегородки достаточно 3 комочков, то для пробки требуется около 20 комочков.

Как уже говорилось, акты врожденной формы поведения совершаются в известной более или менее строгой последовательности. Однако некоторые из них могут по той или иной причине выпадать, в чем можно усмотреть пластичность этой формы поведения. На первый взгляд представляется, что все поведение состоит лишь из крупных обособленных актов. Взглянув пристальнее, мы убеждаемся, что в «межактовых интервалах» насекомое находится не только в состоянии покоя, но совершает множество мелких актов (действий), подчас мало заметных. В этих межактовых интервалах может наиболее ярко проявляться индивидуализированная форма поведения. Следовательно, поведение насекомого нельзя рассматривать как арифметический ряд совершенно обособленных актов, так как каждый из них соединяется с другим переходами. Каждый акт можно рассматривать как результат процесса возбуждения. Данный акт как бы возникает на исчезающих следах предшествующего акта, происходит взаимное торможение между двумя смежными актами. Пользуясь этим, экспериментатор имеет возможность произвести расслоение элементов поведения одинера. Мы можем наблюдать, как установившиеся у него прежние временные связи борются с новыми.

Итак, путем вмешательства экспериментатор может добиться до известной степени преднамеренного изменения в поведении одинера. На фоне актов врожденной формы поведения на наших глазах образуются временные связи, даже без участия экспериментатора. Вообще все поведение одинеров можно уподобить как бы дифференциальному ряду малых действий, которые интегрируются в известных пунктах в крупные акты; последние, пользуясь выражением Энгельса<sup>(11)</sup>, могут быть названы узловыми точками.

Создается впечатление, что основная, врожденная форма поведения, будучи сама в известной степени пластичной, теснейшим образом связывается, переплетается с индивидуализированной формой поведения, которая является как бы дериватом и в то же время коррективом\*\* первой. Индивидуальная форма поведения, с одной стороны, выступает как фактор объединения поведения одинера как целостного организма,

\* Достаточность провизии, можно думать, определяется показаниями проприоцепторов.

\*\* Подобное высказывание в отношении поведения птиц находим у А. Н. Промптова<sup>(9)</sup>.

как индивидуума, с другой, она позволяет индивидууму достигать более совершенной адаптации к условиям внешней среды, на что указывают И. П. Павлов и Л. А. Орбели (7, 8).

Институт эволюционной физиологии и  
патологии высшей нервной деятельности  
им. И. П. Павлова

Академии медицинских наук СССР  
Колтуши, Ленинградской обл.

Поступило  
2 XI 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> Л. Е. Аренс, Естествознание в школе, № 1, 58 (1928). <sup>2</sup> Л. Е. Аренс, ДАН, 62, № 2 (1948). <sup>3</sup> В. А. Вагнер, Биологические основания сравнительной психологии (Био-психология), 1, 1910; 2, 1913. <sup>4</sup> С. И. Малышев, Тр. Русск. энтом. об-ва, 40, № 2, 1 (1911). <sup>5</sup> С. И. Малышев, Наставление к собиранию и изучению гнезд пчел и некоторых других перепончатокрылых, Зоол. муз. АН СССР, 1931. <sup>6</sup> С. И. Малышев, ДАН, 65, № 4 (1949). <sup>7</sup> Л. А. Орбели, Лекции по вопросам высшей нервной деятельности, изд. АН СССР, 1945. <sup>8</sup> И. П. Павлов, Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. <sup>9</sup> А. Н. Промптов, Изв. АН СССР, сер. биол., № 13 (1945). <sup>10</sup> Фабр, Инстинкт и нравы насекомых, 1, СПб, 1898. <sup>11</sup> Ф. Энгельс, Диалектика природы.