

Самоорганизация при спасении расплода у муравьев *Myrmica rubra*

Сергей Заврин

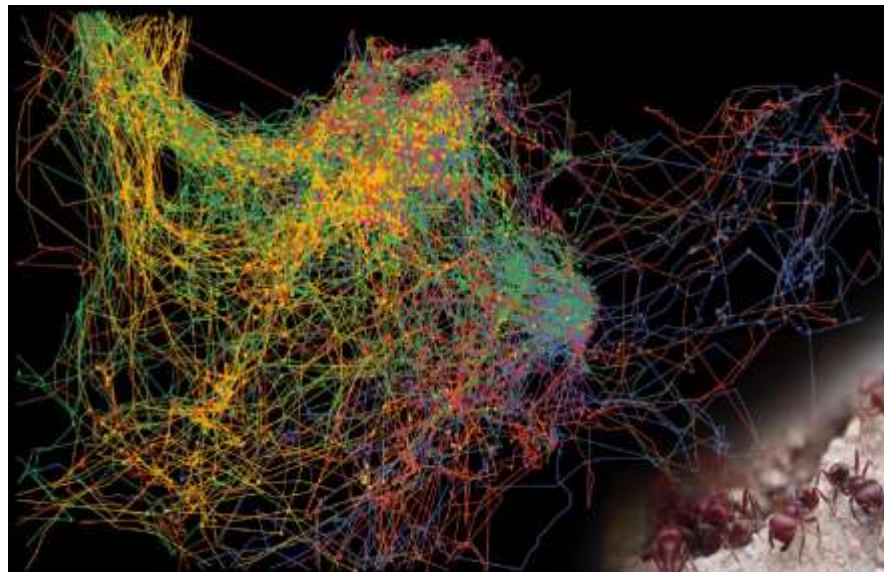
Научный руководитель: к.б.н. Софья Николаевна Пантелеева

Лаборатория поведенческой экологии сообществ
ИСиЭЖ СО РАН

Муравьиные семьи - сложные самоорганизующиеся системы



фото Н. Рассахатской
Муравейник *Formica rufa*



Фуражировочные тропы муравьев
Pogonomyrmex barbatus
(Gordon, 2016)

Цель:

исследовать коллективное поведение муравьев *M. rubra* в модельном эксперименте, имитирующем ситуацию, возникающую при нарушении гнезда и требующую «спасения» расплода.

Задачи:

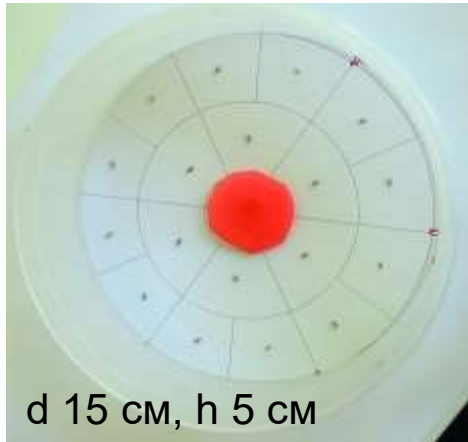
- 1) Исследовать поведение муравьев при спасении расплода в экспериментальной арене;
- 2) На основе полученных данных сформулировать и математически смоделировать оптимальный алгоритм, используемый муравьями для спасения расплода.

Объект исследования



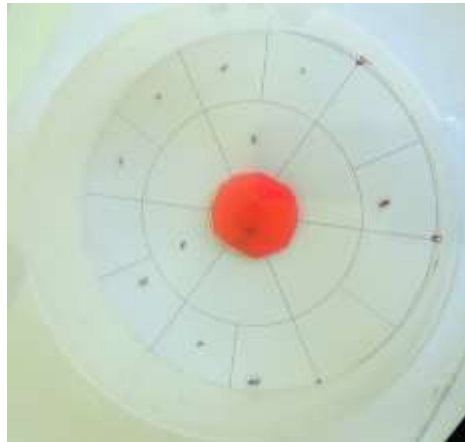
фото М. Соколова
M. rubra с расплодом

Методы исследования



d 15 см, h 5 см

Начало теста
18 личинок
5 муравьев



Промежуточный этап

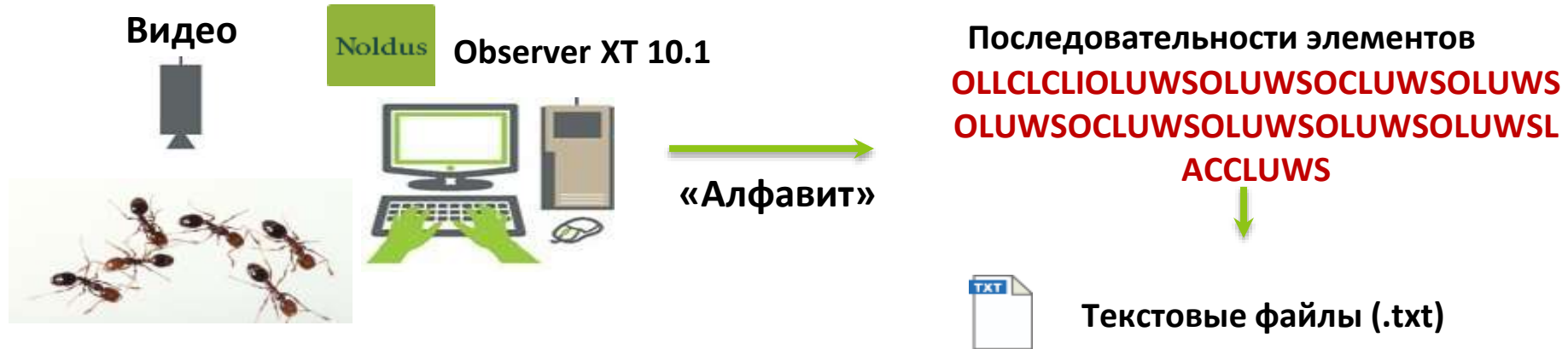


Финал

Выделенные элементы поведения

Элементы поведения	Модификации	Символ
Местонахождение:		
В укрытии	Зашел без личинки	I (in)
	Зашел с личинкой	S (save)
На арене	Без личинки в жвалах	O (out)
	С личинкой в жвалах	W (with)
Взаимодействие с личинками:		
Контакт с помощью антенн		L (larvae)
Касание брюшком		A (abdomen)
Взял личинку	Одиночную или из кучки размером n ($2 \leq n \leq 18$)	U (pick-Up)
Положил личинку	В пустую ячейку или к другим n личинкам ($1 \leq n \leq 17$)	D (set-Down)
Взаимодействия с другим муравьем:		
Контакт с другим муравьем		C (contact)

Получение поведенческих последовательностей



Анализ структуры поведенческих последовательностей



Текстовые файлы (.txt)

Вероятностный анализ

Построение матриц вероятностей перехода от одного элемента поведения к другому (Марковская цепь первого порядка).

Фрагмент матрицы вероятностей перехода между элементами поведения

Элемент поведения	O	I	U	L	...
O - На арене	0	0,785	0	0,2	...
I - В укрытии без расплода	1	0	0	0	...
U - Взял личинку	0	0,361	0,168	0,122	...
L - Контакт с личинкой	0	0,225	0,731	0,022	...
...

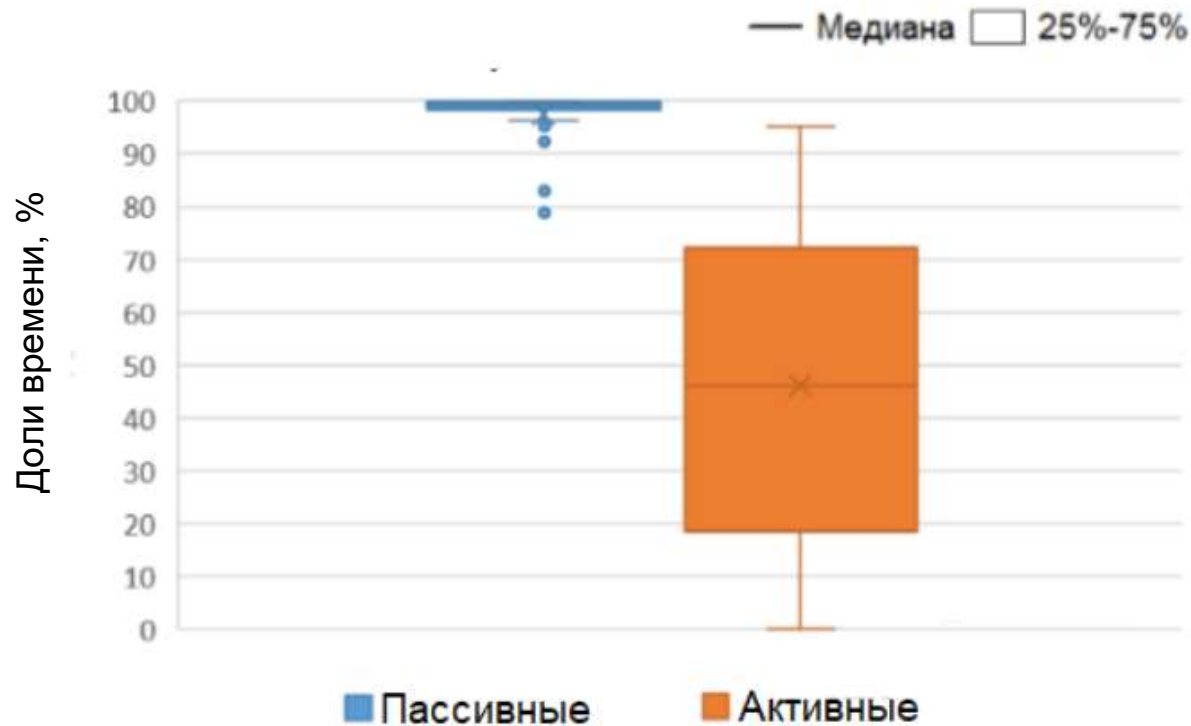
Количество экспериментов

	Количество тестов	Общее время, ч
Успешные	18	6,15
Неуспешные	2	4
Всего	20	10,15

В 90% тестов муравьи справились с задачей менее чем за 2 часа

Протестировано 100 муравьев из 3 семей *M. rubra*

Время, проведенное в укрытии пассивными и активными муравьями



Различия достоверны (U-критерий Манна - Уитни, $p < 0,05$)

Поведенческие тактики муравьев

Группа	Тактика	Описание
Пассивные	1а	Сидят в укрытии
	1б	Занесли одну личинку и сидят в укрытии
Активные	2а	Контактируют с личинками, но никогда их не поднимают
	2б	Сносят личинок в кучки, никогда не заносят их под укрытие
	2в	«Истинные спасатели», поднимают и заносят личинок под укрытие
	2г1	Муравьи, перешедшие из тактики 1а в 2в
	2г2	Муравьи, перешедшие из тактики 2а в 2в
	2г3	Муравьи, перешедшие из тактики 2б в 2в

Количественное распределение муравьев по группам и тактикам

	Группа муравьёв							
	Пассивные (n=33)		Активные (n=57)					
	Тактики муравьев		Тактики муравьев					
	1а	1б	2а	2б	2в	2г		
2г1						2г2	2г3	
Количество, особей	30	3	6	7	21	3	13	7
Доля от общего количества муравьев, %	33,3	3,3	6,7	7,8	23,3	3,3	14,4	7,8
	36,6		63,4					

Количественное распределение муравьев по группам и тактикам

	Группа муравьёв							
	Пассивные (n=33)		Активные (n=57)					
	Тактики муравьев		Тактики муравьев					
	1а	1б	2а	2б	2в	2г		
2г1						2г2	2г3	
Количество, особей	30	3	6	7	21	3	13	7
Доля от общего количества муравьев, %	33,3	3,3	6,7	7,8	23,3	3,3	14,4	7,8
	36,6		63,4					

Количественное распределение муравьев по группам и тактикам

	Группа муравьёв							
	Пассивные (n=33)		Активные (n=57)					
	Тактики муравьев		Тактики муравьев					
	1а	1б	2а	2б	2в	2г		
					2г1	2г2	2г3	
Количество, особей	30	3	6	7	21	3	13	7
Доля от общего количества муравьев, %	33,3	3,3	6,7	7,8	23,3	3,3	14,4	7,8
	36,6		63,4					

Умозрительная модель «спасения» расплода

Допущение.

Пусть основные процессы «спасения» расплода – это поиск и нахождение личинок и перенос их под укрытие.

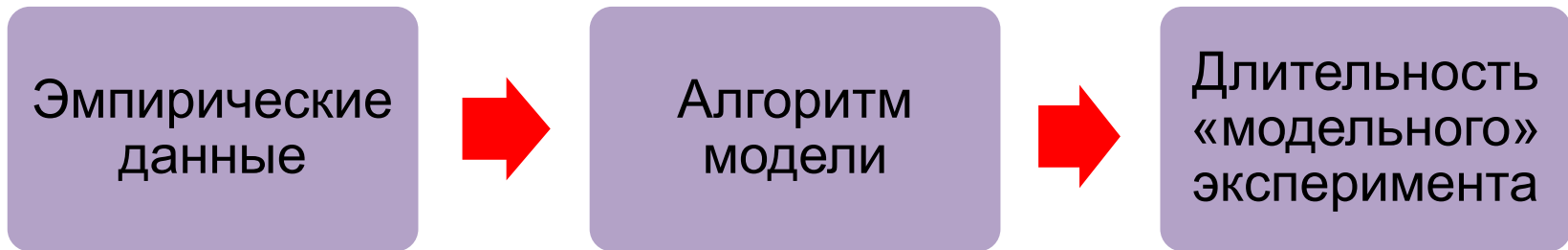
Умозрительная модель «спасения» расплода

Допущение.

Пусть основные процессы «спасения» расплода – это поиск и нахождение личинок и перенос их под укрытие.

Идеальное «правило» для муравья:

«ищи личинку, если нашел – возьми и неси в безопасное место - под укрытие».



Эмпирические основы моделирования

1. Матрицы вероятностей перехода между 4 эл-тами поведения для каждой тактики:

	На арене без личинки	На арене с личинкой	В укрытии с личинкой	В укрытии без личинки
На арене без личинки	0	0,586	0	0,387
На арене с личинкой	0	0	1	0
В укрытии с личинкой	1	0	0	0
В укрытии без личинки	0,929	0	0	0

Пример: матрица вероятностей перехода для тактики 2в

Эмпирические основы моделирования

1. Матрицы вероятностей перехода между 4 эл-тами поведения для каждой тактики:

	На арене без личинки	На арене с личинкой	В укрытии с личинкой	В укрытии без личинки
На арене без личинки	0	0,586	0	0,387
На арене с личинкой	0	0	1	0
В укрытии с личинкой	1	0	0	0
В укрытии без личинки	0,929	0	0	0

Пример: матрица вероятностей перехода для тактики 2в

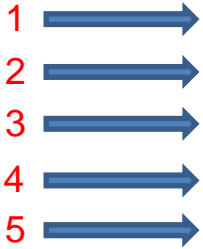
2. Количественное соотношение разных тактик.

3. Длительности элементов поведения группы «местонахождение» для каждой тактики.

4. Вычисленные тип и параметры эмпирического распределения длительностей элементов поведения группы «местонахождение» для каждой тактики.

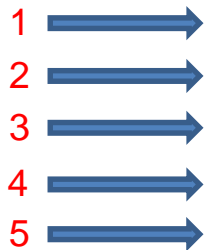
АЛГОРИТМ МОДЕЛИ

**Агенты
(n=5)**

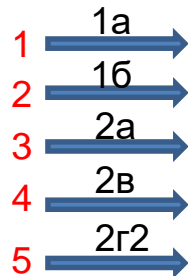


АЛГОРИТМ МОДЕЛИ

**Агенты
(n=5)**



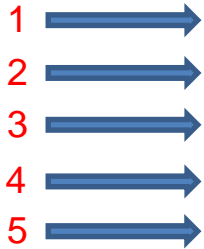
**Присвоение
тактики агентам**



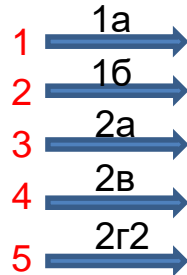
*На основе реального
распределения
тактик*

АЛГОРИТМ МОДЕЛИ

**Агенты
(n=5)**



**Присвоение
тактики агентам**



*На основе реального
распределения
тактик*

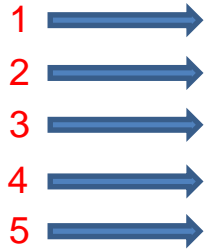
**Генерирование
последовательностей
длиной 1000 эл-тов
для каждого агента**

OIOIOWS...

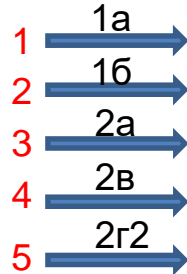
*На основе марковских
моделей*

АЛГОРИТМ МОДЕЛИ

Агенты
(n=5)



Присвоение
тактики агентам



*На основе реального
распределения
тактик*

Генерирование
последовательностей
длиной 1000 эл-тов
для каждого агента

OIOIOWS...

*На основе марковских
моделей*

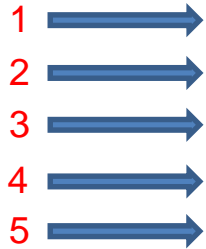
Присвоение
времени
каждому
элементу
поведения для
каждого агента

O (20) I (10) O(50) I (20)
O (109) W (209) S (215)...

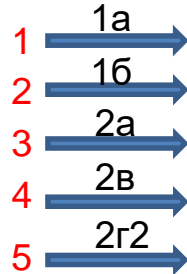
*На основе
теоретического
распределения*

АЛГОРИТМ МОДЕЛИ

Агенты
(n=5)



Присвоение
тактики агентам



*На основе реального
распределения
тактик*

Генерирование
последовательностей
длиной 1000 эл-тов
для каждого агента

OIOIOWS...

*На основе марковских
моделей*

Присвоение
времени
каждому
элементу
поведения для
каждого агента

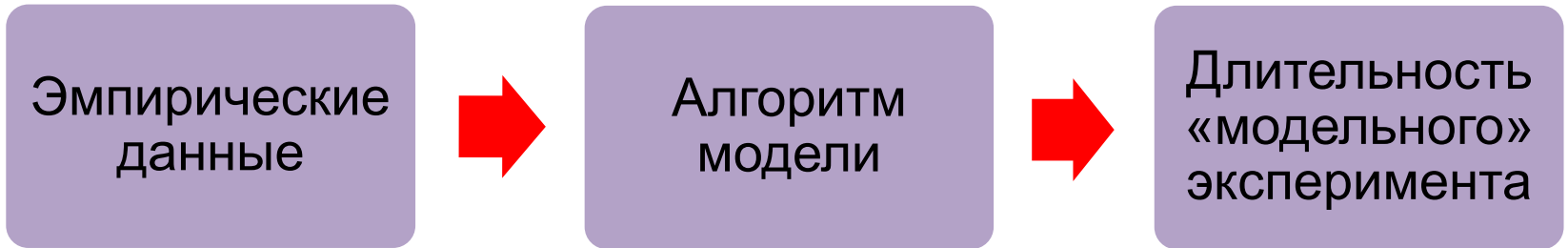
O (20) I (10) O(50) I (20)
O (109) W (209) S (215)...

*На основе
теоретического
распределения*

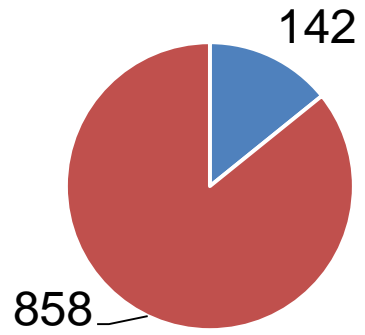
Выстраивание эл-тов
«занес под укрытие»
для всех агентов в
хронологический ряд

2S (10) 4S (20) 4S(50) 4S (70) 5S (215) ...
Конец эксперимента – спасение 18-й личинки

**ДЛИТЕЛЬНОСТЬ
ЭКСПЕРИМЕНТА**

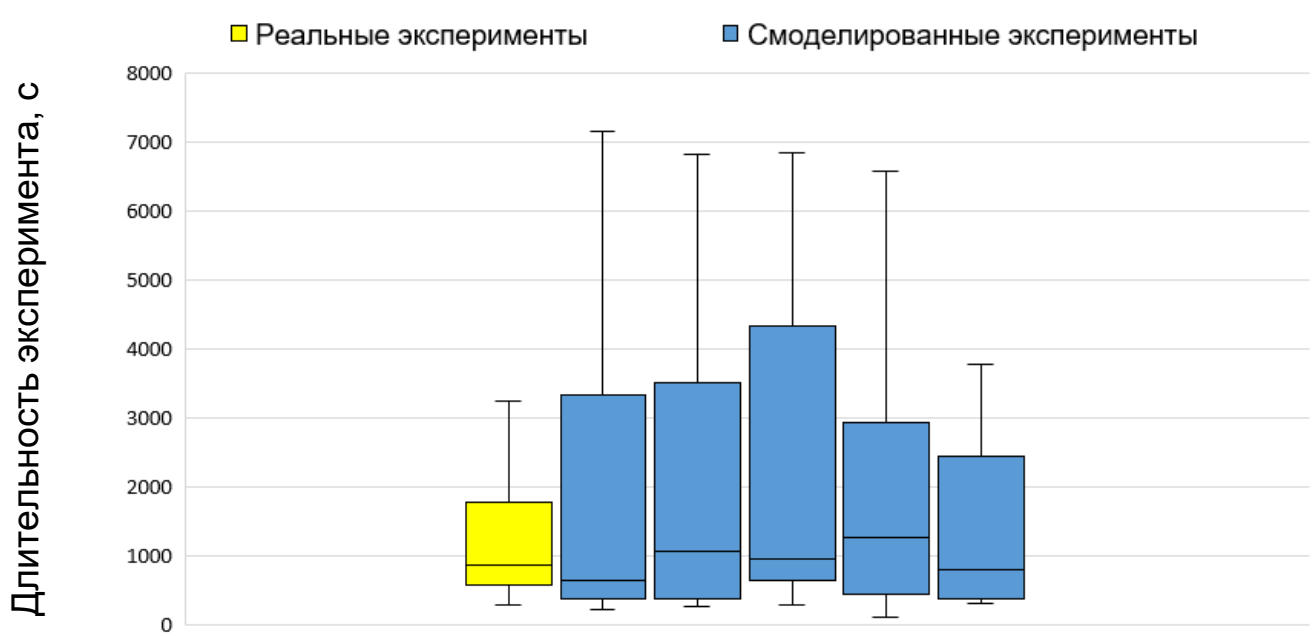


Провели 1000 модельных экспериментов и получили 5000 сгенерированных последовательностей.



■ Неуспешные ■ Успешные

Длительность 18 реальных и 18 смоделированных экспериментов



Различия не достоверны (критерий Краскела - Уоллиса)

Выводы

1. Впервые разработана экспериментальная модель процесса «спасения» расплода. Муравьи справляются с задачей в 90% случаев менее чем за 1,04 часа. Мы предполагаем, что предложенная экспериментальная ситуация воспринималась муравьями как требующая «спасения» расплода, и экспериментальная модель является удобным приближением к реальной ситуации.

Выводы

2. При спасении расплода муравьи проявляют два типа поведения. Пассивные сидят в укрытии и активно не участвуют в процессе «спасения» расплода. Активные большую часть времени проводят на арене. Были выделены две пассивные тактики (1а, 1б), одна активная тактика «спасения» (2в), три тактики, характеризующиеся переходом к активному «спасению» (2г1, 2г2, 2г3), и две активные тактики, роль которых в «спасении» не очевидна (2а, 2б).

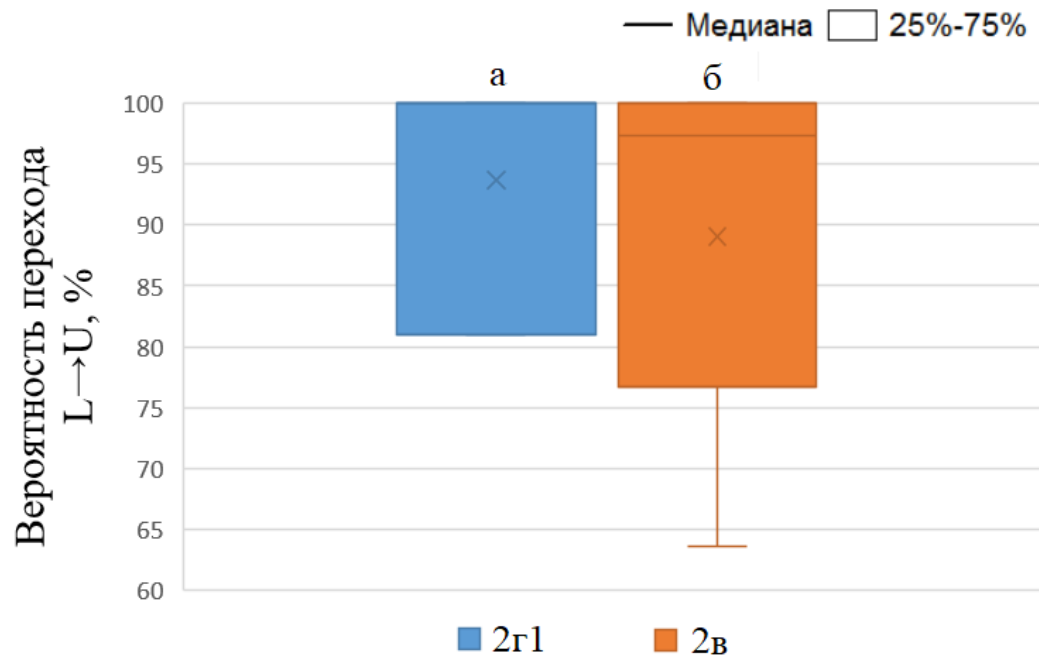
Выводы

3. Построена математическая модель «спасения» расплода. Сравнение экспериментальных данных с результатами, полученными с помощью моделирования, позволяет предполагать, что определенную роль в оптимизации «спасения» играет кластеризация личинок муравьями, для облегчения их поиска и перенесения в безопасное место.

Коэффициенты корреляции количеств муравьев, придерживающихся разных тактик

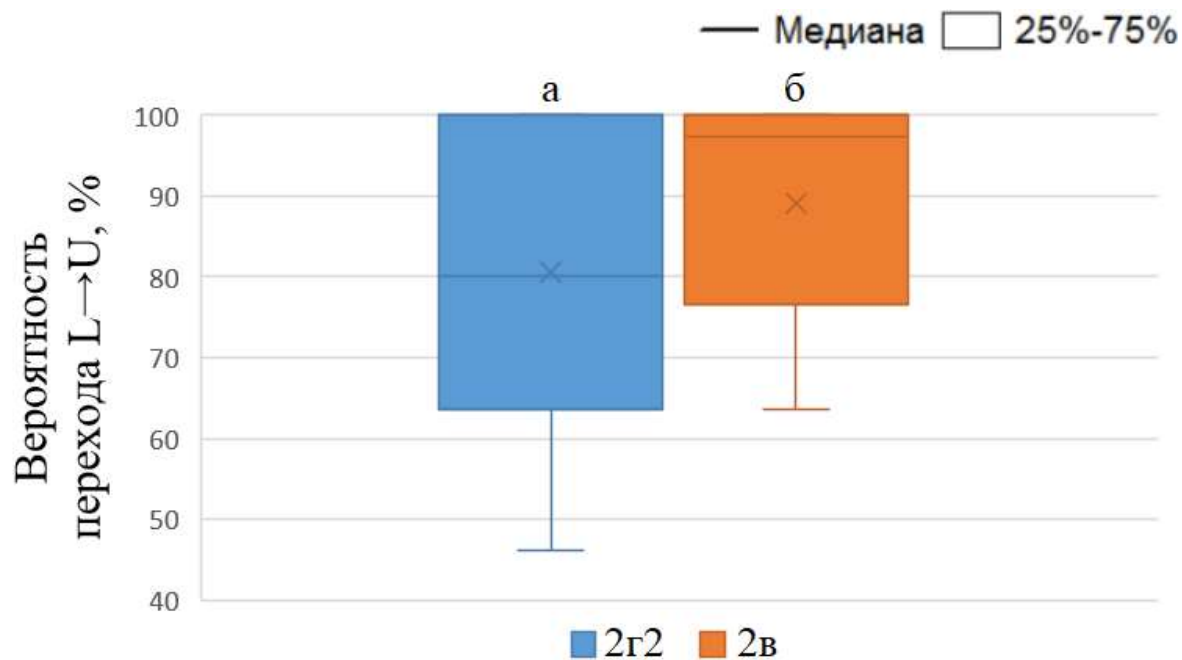
	<i>1-a</i>	<i>1-б</i>	<i>2-a</i>	<i>2-б</i>	<i>2-г-3</i>	<i>2-г-2</i>	<i>2-г-1</i>	<i>2-в</i>
1-a	1,00							
1-б	0,14	1,00						
2-a	-0,32	-0,22	1,00					
2-б	-0,26	-0,29	-0,08	1,00				
2-г-3	-0,24	-0,04	0,38	-0,15	1,00			
2-г-2	-0,48	-0,24	-0,27	0,14	-0,14	1,00		
2-г-1	0,00	0,60	-0,22	-0,29	-0,29	-0,03	1,00	
2-в	-0,28	-0,25	-0,17	-0,19	-0,32	0,05	-0,06	1,00

2г1. Из 1а в 2в.



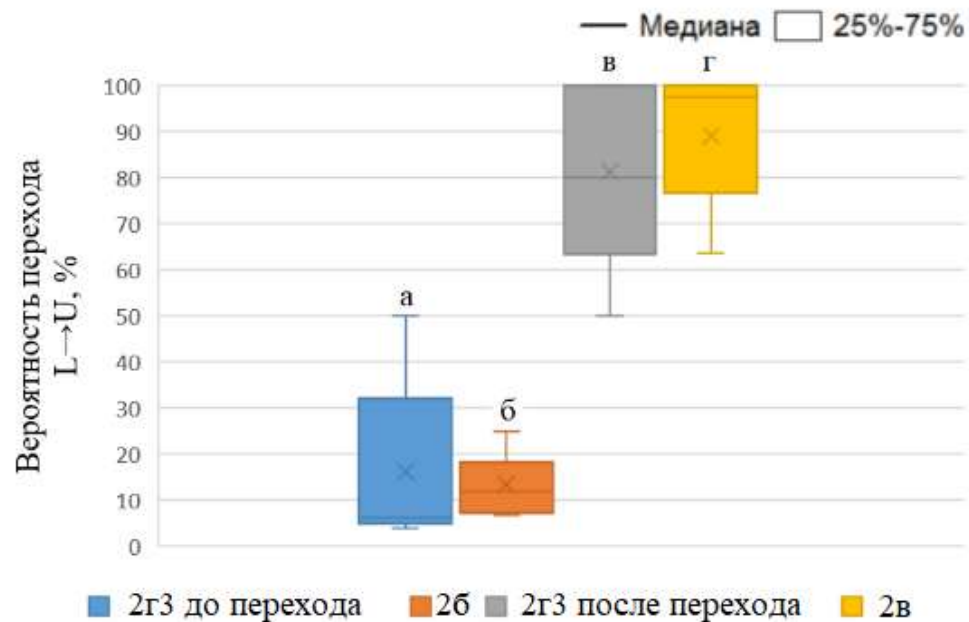
а и б достоверно не различаются (U-критерий Манна - Уитни)

2Г2. Из 2а в 2в.



а и б достоверно не различаются (U-критерий Манна - Уитни)

2Г3. Из 2Б в 2В.



а и б достоверно не различаются, в и г достоверно не различаются
а и в достоверно различаются,
(U-критерий Манна - Уитни, $p < 0,05$)

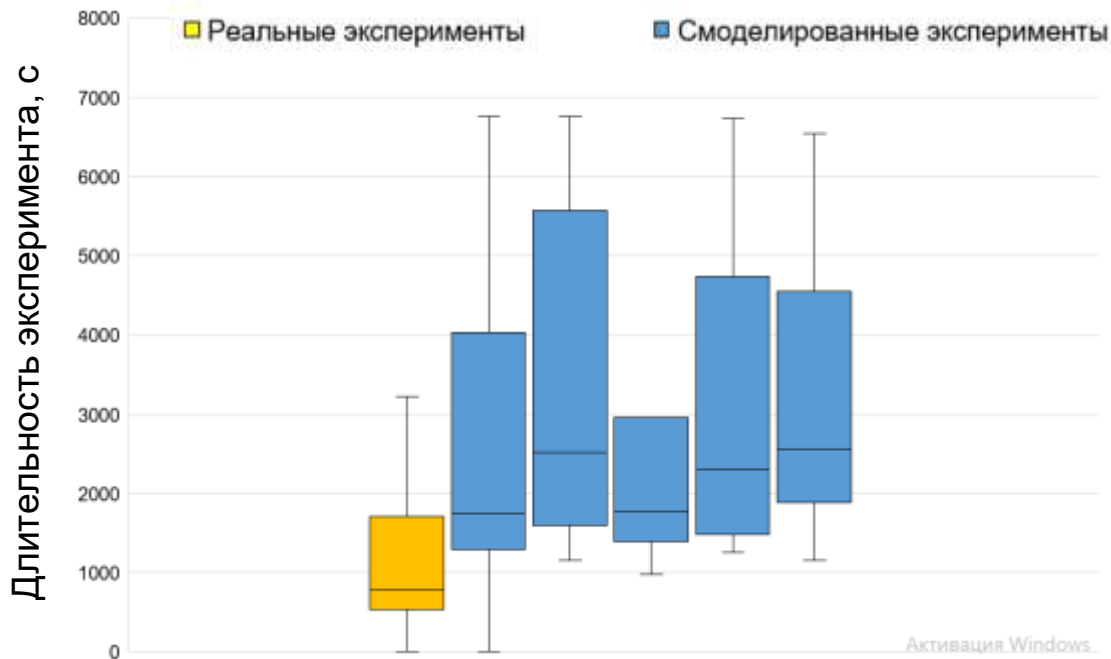
Представленность каждой тактики в экспериментах разной длительности

Эксперименты по длительности:	Доля муравьёв, %							
	Пассивные		Активные					
	Тактики		Тактики					
	1а	1б	2а	2б	2в	2г		
						2г1	2г2	2г3
Короткие(n=10)	24,4	0,0	6,7	15,6	26,7	4,4	4,4	17,8
	24,4		75,6					
Средние (n=5)	36,0	4,0	8,0	4,0	16,0	4,0	12,0	16,0
	40		60					
Длинные (n=3)	53,0	6,7	6,7	0,0	13,3	6,7	0,0	13,3
	59,7		41,3					

Критерии самоорганизации (Garnier et al., 2007)

- Кооперация
- Координация
- Разделение труда
- «Обдумывание»

Длительность 18 реальных и 18 смоделированных экспериментов с одним муравьем



Различия достоверны (критерий Краскела - Уоллиса ($p < 0,05$))