

СПОСОБИ АГРЕСИВНОЇ ЗАХИСНОЇ ПОВЕДІНКИ СОЦІАЛЬНИХ КОМАХ НА ОСНОВІ ГРУПОВИХ ДІЙ

© Пальчик О.О.

Комунальний заклад «Харківська гуманітарно-педагогічна академія» Харківської обласної ради

e-mail: oksanapalchik@ukr.net

<https://doi.org/10.34142/2708-5848.2022.24.2.03>

В статті розглядається захисна поведінка соціальних комах за допомогою групових дій така як «атака», яка вимагає максимальної узгодженості дій великої кількості членів соціальної групи. Розглянуто особливості атакуючої захисної поведінки з використанням хімічних комунікаторів, жала, укусів або затискань щелепами.

Аналіз літературних даних дозволив зробити висновок, що хімічні комунікатори комах – це фізіологічно активні речовини, які виробляються секреторними залозами у відповідь на небезпеку. Маючи різну хімічну будову, міжвидову, внутрішньовидову та популяційну специфічність, спільним для них є наявність двох типів фракцій: 1 – захисна (атакуюча), до якої можна віднести клейову частину спрею термітів та мурашину кислоту захисного секрету мурах; 2 – комунікаційна (інформуюча), до якої відносяться феромони тривоги, завдяки яким можлива «атака» організованої групи комах. Ще однією важливою спільною особливістю хімічних комунікаторів є обов'язкове заспокоєння після високо рівня збудження під час «атаки». Своєчасне блокування сигналу тривоги є життєво важливим для комах і забезпечується різними шляхами: 1 – високою летючістю, відповідно, швидким зменшенням концентрації збуджуючих речовин; 2 – наявністю у вмісті хімічних комунікаторів заспокійливих речовин, які мають низьку летючість і проявляють свою активність після збудження; 3 – механічно, укриттям джерела збудження. Підсумовано, що використання жала це ефективна групова атакуюча тактика медоносних бджіл, яка має популяційні відмінності, і є генетично обумовленою. Процес жаління умовно можна поділити на комунікаційну (інформуючу) складову, яка полягає в залученні особин за допомогою феромонів сигналізації до жаління та власне захисну (атакуючу), яка полягає у використанні жала. Розглянуто атакуючу групову тактику кусання, яку використовують бджоли без жала для захисту. Відмічено, що даній атакуючій дії передують застосування пасивного захисту, а саме накопичення на кутикулі речовин рослинного походження, які відлякують комахи-хижаків, водночас, ці речовини є аломонами заспокоєння. Під час кусання бджоли застосовують комплекс захисних заходів, які умовно можна поділити на захисні (атакуючі), які полягають у використанні смолоподібних клейових речовин для знерухомлення нападника та власне кусання, тобто фізичному знешкодженні нападника, а також комунікаційні (інформуючі), які за допомогою феромонів забезпечують залучення до активного захисту максимальної кількості особин. Проведений аналіз зарубіжних літературних публікацій стосовно особливостей захисної поведінки соціальних комах типу «атака» дозволив узагальнити наукові дані з подальшим включенням їх у зміст авторського курсу «Соціальна поведінка тварин».

Ключові слова: *соціальні комахи; захисна поведінка; хімічні комунікатори; жало; кусання щелепами.*

В екології вивчення захисної поведінки фундаментальне значення має розуміння того, як окрема тварина виживає, враховуючи численні фактори небезпеки оточуючого середовища. Для комах небезпека може варіювати від вторгнення сусіда, конкуруючого за харчові ресурси, нападів на окремих особин хижаків або паразитоїдів, до нападу на всю групу чи колонію з боку інших комах або більших хребетних. Більшість тварин, у тому числі комах, використовують органи зору, нюху та слуху, щоб виявити небезпеку, повідомити про неї та проявити захисні реакції.

Захист за допомогою групових дій особливо добре розвинений у соціальних комах. Існує декілька різновидів групової захисної поведінки. Один з них, який вимагає максимальної узгодженості дій великої кількості членів соціальної групи, це «атака» з використанням хімічних комунікаторів, жала, укусів або затискань щелепами [11].

Метою статті є огляд особливостей захисної поведінки соціальних комах типу «атака» з використанням хімічних комунікаторів, жала, кусання або затискань щелепами, які вимагають узгодженості та скоординованості дій членів соціальної групи.

Хімічні комунікатори викликають швидку реакцію великої кількості особин, тобто групову дію, завдяки якій забезпечується достатня концентрація захисного секреторного субстрату, яка дозволяє знешкодити нападника, здійснивши захист соціальної групи від хижаків в цілому [15].

Використання хімічних комунікаторів характерно для термітів та мурашок, але є певні особливості, які доцільно розглянути окремо.

В групових захисних діях термітів *Nasutitermes exitiosus* (Hill, 1925) (Termitidae: Nasutitermitinae) беруть участь солдати і робочі терміти. Зброєю солдатів є секреторний спрей із лобової залози на передній частині голови, який є хімічним комунікатором. Спрей – це в'язкий обволікуючий секрет, здатний знерухомлювати мурах-хижаків. Спрей також діє як подразник, викликаючи дряпання та інші рефлексії, які, у свою чергу, спричиняють подальше поширення липкого секрету на покриві мурахи [25]. Встановлено, що подразнення викликається монотерпеноїдними компонентами секрету, такими як α -пінен і β -пінен. Дослідженнями на *Nasutitermes costalis* (Holmgren, 1910) і *Nasutitermes nigriceps* (Haldeman, 1853) доведено протигрибкову дію цих двох компонентів секреції [21]. Встановлено фізико-хімічну модель липкості спрею. Доведено, що структура окремих компонентів секрету різна в межах роду *Nasutitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae), тоді як клейова природа секрету залишається по суті незмінною [4]. За допомогою кластерного аналізу доведено, що хімічний склад спрею має популяційну специфічність. Так популяції *Nasutitermes corniger* (Motschulsky, 1855) вдалося поділити на два екотипи: група I – сезонний ліс – α -пінен, β -пінен, 2-гексанол і 3-гексанол, група II – тропічні ліси Caatinga – нижчий відсоток α -пінену, β -пінен і лімонен [16].

Випадковими місцевими ефектами дії секрету на мурах є оклюзія дихальця та блокування сенсил [25]. У неотропічного терміта *N. costalis* секреторний спрей виділяється ще грудинною залозою, що забезпечує солдатам виконання функції розвідників, досліджуючих нову місцевість та прокладаючих феромонні стежки. Роль касти

солдатів цього виду надзвичайно особлива для соціальних комах, так як є компонентом системи пошуку їжі та захисту одночасно [8; 9].

Секрет термітів-солдат є ефективним тривожним феромоном. Після того, як ціль обприскано, інші солдати сходяться до місця й розташовуються навколо неї. Солдати, приваблені до цілі тривожним феромоном, додають власний спрей лише при наявності прямої контактної стимуляції. У робочих термітів немає спеціальної зброї, але вони можуть ефективно кусати. Мурахи можуть бути розчавлені укусами або знерухомлені затисканням нижньою щелепою, що дає можливість ефективного розпилення спрею солдатами [25]. Специфічність виконання соціальних функцій в колонії має генетичну природу, що доведено дослідженнями Masaru Hojoa та ін., який виділив генні продукти, пов'язані з хімічним захистом солдат-термітів. Це білок 26 кДа з дорсальної частини голови, включаючи лобову залозу, специфічний для солдат (Ntsp1) [14].

Привабливість виділеного секрету для солдат з часом зменшується. Чистий секрет навіть через два дні викликає значну реакцію солдат. Припускають, що в природі знерухомлені секретом мурахи можуть бути вкриті фекаліями термітів та землею, що призводить до своєчасного блокування сигналу тривоги [25].

В залежності від розмірів колонії хімічні комунікатори можуть викликати різні групові реакції. У невеликих колоніях мурах *Lasius alienus* (Foerster, 1850) під впливом тривожного феромону виникає «групова паніка», коли робочі мурахи хаотично бігають [26]. Непередбачуваний безладний рух, виявляється більш ефективним, ніж організований відступ або атака [15]. Коли робочі мурахи утворюють більшу та компактнішу колонію, під впливом тривожного феромону комахи так само хаотично бігають, але більшість з них навмисне рухаються до об'єкта загрози і без вагань атакують. Цей перехід від «групової паніки» до «attack» часто спостерігається у видів перетинчатокрылих, коли колонії стають більшими [5; 26].

Враховуючи механізм дії тривожних феромонів, їх іноді використовують для боротьби з видами шкідниками (мурашками та попелицями) у сільськогосподарських умовах, щоб відштовхнути їх від урожаю або зібрати в пастки [6]. Ефірна олія зі стебел *Aristolochia trilobata* (Linnaeus, 1753) (Aristolochiaceae) складовим компонентом якої є лімонен, який для термітів *N. corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) є компонентом тривожного феромону, виявилась високотоксичним репелентом, який може призвести до загибелі всієї колонії [24].

На відміну від термітів, хімічний комунікатор мурах у своєму складі містить значну частку мурашиної кислоти [15].

Сотні робочих особин мурахи *Formica rufa* (Linnaeus, 1761) у відповідь на вторгнення виприскують мурашину кислоту. Механізм її дії відрізняється від секреторного спрею. Ці виділення залоз мурах мають різкий відлякуючий запах та викликають опіки.

Доведено, що поведінка тривоги мурах *F. rufa* включає натупні етапи: (1) збудження та рухи антен; (2) відкриття нижніх щелеп; (3) повільні рухи до джерела запаху з відкритими мандибулами та піднятими вусиками; (4) швидкі рухи (швидкобігуча фаза пошуку ворога); (5) поведінка нападу, коли мурахи атакують; і (6) очищення антен і задньої частини черевця [1; 10].

Робочі мурахи *F. rufa* викидають проти ворога суміш мурашиної кислоти та секрету із залози Дюфура. Секрет цієї залози складається з великої кількості речовин, більшість з яких ідентифіковано як гомологічний ряд аліфатичних насичених вуглеводнів. Цікавими виявляються дослідження сили реакції-відповіді мурах, а саме, поєднання двох вуглеводнів і мурашиної кислоти вивільняє сильнішу дію, ніж один вуглеводень з мурашиною кислотою, навіть якщо два стимули містять однакову кількість молекул. Отже, вуглеводні мають комбіновану дію, і їх відносні концентрації регулюють інтенсивність і тривалість тривоги [10].

Деякі види мурах можуть використовувати суміш мурашиної кислоти зі сполуками, що виробляються в нижньощелепній

та Дюфуровій залозах. Феромони нижньощелепної залози – це переважно ациклічні монотерпенові альдегіди, які є відносно низькокиплячими сполуками, тоді як п-алкани, які утворюються в залозах Дюфура, мають більш високу температуру кипіння і можуть служити більш стійкими стимулами тривожної поведінки [18; 20].

Тривожний феромон мурахи *Camponotus obscuripes* (Mayr, 1879) (Formicinae) виробляється залозою Дюфура та отруйною залозою. Більшість компонентів залози Дюфура були насиченими вуглеводнями, п-ундекан складав понад 90%. В отруйній залозі виявлено лише мурашину кислоту. Цей вид мурах виділяє суміш цих речовин, кожна з яких має різну летючість і функцію. Було доведено, що п-пентадекан, який має найнижчу летючість серед ідентифікованих сполук, заспокоює мурах. Отже, високолеткі компоненти, швидко розповсюджуючись, викликають виражено швидко агресивну реакцію мурах. При зменшенні концентрації, внаслідок розсіювання, менш леткі компоненти заспокоюють збуджених мурах [19; 20]. Дослідження мурахи-тесяря *Camponotus modoc* (Wheeler, 1910) (Hymenoptera: Formicidae) довели, що мурахи можуть самостійно викидати вміст однієї або двох залоз (отруйної та залози Дюфура) відповідно до небезпеки, яку вони відчують [20].

Виявилось, що мурашина кислота мурашок *Camponotus aethiops* (Latreille, 1798) має внутрішньовидову специфічність, вона була сприйнятливою для особин одногнізних, викликаючи відторгнення особин з інших гнізд. Отже, цей механізм покращеного розпізнавання розкриває нову функцію тривожних феромонів [22].

Таким чином, аналіз даних дозволяє зробити узагальнюючий висновок, що хімічні комунікатори комах – це фізіологічно активні речовини, які виробляються секреторними залозами у відповідь на небезпеку. Маючи різну хімічну будову, міжвидову, внутрішньовидову та популяційну специфічність, спільним для них є наявність двох типів фракцій: 1 – захисна (атакуюча), до якої можна віднести клейову частину

спрею термітів та мурашину кислоту захисного секрету мурах; 2 – комунікаційна (інформуюча), до якої відносяться феромони тривоги, завдяки яким можлива «атака» організованої групи комах. Ще однією важливою спільною особливістю хімічних комунікаторів є обов'язкове заспокоєння після високо рівня збудження під час «атаки». Своєчасне блокування сигналу тривоги є життєво важливим для комах і забезпечується різними шляхами: 1 – високою летючістю, відповідно, швидким зменшенням концентрації збуджуючих речовин; 2 – наявністю у вмісті хімічних комунікаторів заспокійливих речовин, які мають низьку летючість і проявляють свою активність після збудження; 3 – механічно, укриттям джерила збудження.

Групова атакуюча захисна поведінка з використання жала характерна для медоносної бджоли *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758).

Захист гнізда відіграє важливу роль у біології еусоціальних бджіл. Останні дослідження медоносних бджіл *A. mellifera* доводять, що бджоли-охоронці грають унікальну та важливу роль у захисті колонії [17].

Бджоли-охоронці спеціалізуються на розпізнаванні особин свого гнізда на основі нюху та залученні їх за допомогою феромонів сигналізації до жалення. На жаління впливають зорові, тактильні та нюхові стимули. Картування локусів кількісних ознак і поведінкові дослідження вказують на охоронну поведінку як ключовий фактор реакції жаління. Результати реципрокних схрещувань F1 показують, що гени, успадковані від батька, мають більший вплив на реакцію жаління, ніж гени, успадковані від матері. Найбільш активний компонент тривожного феромону є ізоамілацетат, який викликає посилене дихання, налаштовуючи робочих бджіл на «атаку» [7].

Захисна поведінка колонії медоносних бджіл, незалежно від типу подразників (хімічного, фізичного, візуально-тактильного) має чотири окремі етапи: попередження, активація, залучення та кульмінація [3].

Жалячий апарат бджоли розташований на задньому кінці черевця і складається з двох отруйних залоз, резервуару для отрути та пильчастого жала. Бджолиний отрута це

густа безбарвна рідина з жовтуватим відтінком та неприємним запахом. Будова жала унеможливує висмикування, тому весь апарат при укусі відривається з кінчиком черевця і комаха гине.

Стосовно особливостей захисної поведінки цікавим виявляється поведінка африканізованої бджоли, яка є гібридом африканської бджоли *Apis mellifera scutellata* (Lepelletier, 1836) з різними породами *A. mellifera*, поширеними в Європі. Цей гібрид відрізняється надзвичайною агресивністю. Успадкована від африканської бджоли фізична сила дала африканізованим бджолам високу життєздатність, стійкість до різних погодних умов, здатність виробляти більше меду, ніж звичайні бджоли. Період розвитку від яйця до імаго в африканізованих бджіл на один день коротший, ніж у звичайних бджіл, що дає їм конкурентну перевагу в розмноженні.

Захисна поведінка африканізованих медоносних бджіл включає схильність до масової атаки, під час якої тисячі укусів можуть бути завдані одній особині-нападнику, викликаючи небезпечні для життя токсичні реакції. Більше ніж 500 укусів зазвичай смертельні. Масовий напад здійснюється на будь-яку тварину, яка з'являється в радіусі 5 м від вулика. Переслідування своїх жертв 1,5 км і більше. За це цих бджіл називають «бджоли-вбивці» [28].

У 1982 р. було встановлено, що захисна поведінка медоносних бджіл *A. mellifera* має популяційні особливості. Африканізована популяція бджоли реагувала швидше та в набагато більшій кількості, ніж європейська. Час реакції на тривожні подразники корелював із кількістю реагуючих бджіл і загальною кількістю укусів. Кількість бджіл, які реагували, значно корелювала із загальною кількістю укусів лише для африканізованої популяції [2]. Кількісні дослідження захисних реакцій показали, що африканізовані бджоли значно покращили реакцію на рух, вібрацію та феромони тривоги порівняно з північноамериканськими бджолами. Бджоли, колоній із високим рівнем захисту, вирощені в колонії з низьким рівнем захисту, мали більше шансів охороняти, ніж бджоли колоній з низьким рівнем

захисту, які переведені в колонії з високим рівнем захисту [17].

У 1993 р. дослідження захисної поведінки колоній медоносної бджоли *A. mellifera* різного генотипічного складу показали, що інтенсивна оборонна поведінка африканізованих бджіл домінує над захисною поведінкою європейських. Результати також свідчили про те, що можливо знизити обороноздатність африканізованих колоній до рівня, який не відрізняється від рівня європейських колоній лише після двох поколінь схрещування африканізованих маток з європейськими трутнями [27].

Стосовно досліджень хімічного складу бджолоїної отрути африканізованих та європейських бджіл на мишах, доведено, що летальність отрути однакова, але встановлено, що до атаки залучається більша кількість особин африканізованих бджіл, що призводить до тяжких наслідків і навіть смерті [28].

Отже, використання жала це ефективна групова атакуюча тактика медоносних бджіл, яка має популяційні відмінності, і є генетично обумовленою. Процес жаління умовно можна поділити на комунікаційну (інформуючу) складову, яка полягає в залученні особин за допомогою феромонів сигналізації до жаління та власне захисну (атакуючу), яка полягає у використанні жала.

Захисна поведінка «attack» з використанням кусання або затиску щелепами характерна для Меліпонін (бджіл без жала).

Бджоли без жала утворюють багаторічні колонії. Понад 600 видів бджіл без жала, головним чином неотропічних, живуть у тропічних широтах, впливаючи на біологію квітів, розмноження рослин, поширення мікроорганізмів і різноманітні функції екосистем [23].

П'ять видів *Trigona* (Apidae, Meliponini) на Борнео були перевірені на засоби відлякування хижаків, які потенційно сприяють захисту окремих бджіл, а також їхніх колоній. Було встановлено, що бджоли без жала мають речовини, що відлякують мурашок.

Автори припускають, що терпени рослинного походження на кутикулах бджіл сприяють стримуючому ефекту [12]. Деревинні смоли є джерелом терпенів, які служать аломонами заспокоєння та захищають від хижаків, накопичуючись на поверхні тіла бджіл [13]. Поведінковий захист двох видів *Trigona* на вході в колонію характеризувався переважно агресивними укусами, але також використовувались смолоподібні клейові речовини проти нападників. Тому бджоли без жала використовують комбінації засобів захисту, які можуть допомогти у захисті від мурах-хижаків як усередині так і поза гніздом [12; 23].

Отже, використання бджолами без жала укусів щелепами для захисту є атакуючою груповою тактикою. Даній атакуючій дії передують застосування пасивного захисту, а саме накопичення на кутикулі речовин рослинного походження, які відлякують комах-хижаків, водночас ці речовини є аломонами заспокоєння. Під час кусання бджоли застосовують комплекс захисних заходів, які умовно можна поділити на захисні (атакуючі), які полягають у використанні смолоподібних клейових речовин для знеруховлення нападника та власне кусання, тобто фізичному знешкодженню нападника, комунікаційні (інформуючі), які за допомогою феромонів забезпечують залучення до активного захисту максимальної кількості особин.

Підсумок. Проведено аналіз зарубіжних літературних публікацій стосовно особливостей захисної поведінки соціальних комах типу «атака», охарактеризовано та виділено відмінності при використанні хімічних комунікаторів, жала, кусання або затиस्कани щелепами, які вимагають узгодженості та скоординованості дій членів соціальної групи. Узагальнені наукові дані буде включено у зміст авторського курсу «Соціальна поведінка тварин» для студентів спеціальності 091 «Біологія».

Література

1. Ali M. F., Morgan, E. D. (1990) Chemical communication in insect communities: a guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 65(3): 227-247.
2. Collins A.M., Rinderer T.E., Harbo J.R., Bolten A.B. (1982) Colony defense by Africanized and European honey bees. *Science*. 218(4567): 72-74. DOI: 10.1126/science.218.4567.72
3. Collins Anita M., Kim J. Kubasek (1982) Field test of honey bee (Hymenoptera: Apidae) colony defensive behavior. *Annals of the Entomological Society of America*. 75(4): 383-387. DOI: <https://doi.org/10.1093/aesa/75.4.383>
4. Glenn D. (1979) Prestwich Interspecific variation in the defence secretions of *Nasutitermes* soldiers. *Biochemical Systematics and Ecology*. 7 (3): 211-221. DOI : [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(79\)90052-8](https://doi.org/10.1016/0305-1978(79)90052-8)
5. Han S., Chen W., Elgar M.A. (2022) An ambiguous function of an alarm pheromone in the collective displays of the Australian meat ant, *Iridomyrmex purpureus*. *Ethology*. 128: 70-76. DOI: 10.1111/eth.13241
6. Hughes W.O.H., Howse P.E., Vilela E.F., Knapp J.J., Goulson D. (2002) Field evaluation of potential of alarm pheromone compounds to enhance baits for control of grass-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Econ. Entomol.* 95: 537-543. DOI: 10.1603/0022-0493-95.3.537
7. Hunt G.J. (2007) Flight and fight: A comparative view of the neurophysiology and genetics of honey bee defensive behavior. *Journal of Insect Physiology*. 53(5): 399-410. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jinphys.2007.01.010>
8. Jailton Jorge Marques do Sacramento, Paulo Felipe Cristaldoc, Daniela Lúcio Santan, Joseane Santos Cruz, Bruna Vieira dos Santos Oliveira, Amanda Teixeira dos Santos, Ana Paula Albano Araújo. (2020) Soldiers of the termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the ability to exploit food resources. *Behavioural Processes* 181. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104272>
9. James F. A. Traniello (1981) Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. 78 (3): 1976-1979. DOI : <https://doi.org/10.1073/pnas.78.3.1976>
10. JanLöfqvist (1976) Formic acid and saturated hydrocarbons as alarm pheromones for the ant *Formica rufa*. *Journal of Insect Physiology*. 22(10): 1331-1346. DOI: [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(76\)90155-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(76)90155-4)
11. Kavitha Kannan, C. Giovanni Galizia, Morgane Nouvian. (2022) Olfactory strategies in the defensive behaviour of insects. *Insects*. 13(5): 470. DOI: 10.3390/insects13050470
12. Lehmborg Lars, Kai Dworschak, Nico Blüthgen (2008) Defensive behavior and chemical deterrence against ants in the stingless bee genus *Trigona* (Apidae, Meliponini). *Journal of Apicultural Research*. 47(1): 17-21. DOI: <https://doi.org/10.1080/00218839.2008.11101418>
13. Leonhardt Sara D., Thomas Schmitt, Nico Blüthgen (2011) Tree resin composition, collection behavior and selective filters shape chemical profiles of tropical bees (Apidae: Meliponini). *PLoS ONE*. pp.e23445. ref.59. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023445>
14. Masaru Hojoa, Mizue Morioka, Tadao Matsumo, Toru Miura (2005) Identification of soldier caste-specific protein in the frontal gland of nasute termite *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 35 (4): 347-354. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2005.01.007>
15. Matthews R.W., Matthews J.R. (2010) *Insect Behavior: 2nd Edition*: Springer. DOI: 10.1007/978-90-481-2389-6
16. Mello A.P., Azevedo N.R., Barbosa-Silva A.M., Bezerra-Gusmão M.A. (2016) Chemical composition and variability of the defensive secretion in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky, 1885) in urban area in the Brazilian semiarid region. *Entomotropica*. 31(11): 82-90.
17. Michael D. Breed, Ernesto Guzman-Novoa, Greg J. Hunt (2004) Defensive behavior of honey bees: organization, genetics, and comparisons with other bees. *Annu. Rev. Entomol.* 49:271-98. DOI: 10.1146/annurev.ento.49.061802.123155
18. Murray S. Blum, John M. Brand (1972) Social insect pheromones: their chemistry and function. *American Zoologist*. 12(3): 553-576. DOI: <https://doi.org/10.1093/icb/12.3.553>
19. Nao Fujiwara-Tsujii, Nobuhiro Yamagata, Takeshi Takeda, Makoto Mizunami, Ryohei Yamaoka (2006) Behavioral responses to the alarm pheromone of the ant *Camponotus obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Science*. 23(4): 353-358. DOI: <https://doi.org/10.2108/zsj.23.353>
20. Renyard Asim, Regine Gries, Gerhard Gries (2020) A blend of formic acid, benzoic acid, and aliphatic alkanes mediates alarm recruitment responses in western carpenter ants, *Camponotus modoc*. *Entomologia experimentalis et applicata*. 168(4): 311-321. DOI: <https://doi.org/10.1111/eea.12901>
21. Rosengaus R. B. ; Lefebvre M. L. ; Traniello J. F. A. (2000) Inhibition of fungal spore germination by *Nasutitermes*: evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions. *Journal of Chemical Ecology*. 26 (1): 21-39. DOI : <https://doi.org/10.1023/A:1005481209579>
22. Rossi Natacha, David Baracchi, Martin Giurfa, Patrizia d'Ettorre (2019) Pheromone-induced accuracy of nestmate recognition in carpenter ants: simultaneous decrease in type I and type II errors. *The American Naturalist*. 193(2). DOI: <https://doi.org/10.1086/701123>
23. Roubik David W. (2022) Stingless Bee (Apidae: Apinae: Meliponini) *Ecology. Annual Review of Entomology*. Vol. 68. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120120-103938>
24. Santos AA, Melo CR, Oliveira BMS, Santana AS, Santos ACC, Sampaio TS, Blank AF, Cristaldo PF,

Araújo APA, Bacci L (2019) Acute Toxicity and sub-lethal effects of the essential oil of *Aristolochia trilobata* and its major constituents on *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Neotropical Entomology*. 48(3): 515-521. DOI: 10.1007/s13744-018-0665-9

25. Thomas Eisner, Irmgard Kriston, Daniel J Aneshansley (1976) Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1 (1): 83-125.

26. Wilson E.O., Regnier F.E., Jr. (1971) The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. *Am. Nat.* 105: 279-289. DOI: 10.1086/282724

27. Guzmán-Novoa E., Robert E. Page Jr. Back-crossing Africanized honey bee queens to European drones reduces colony defensive behavior. *Annals of the Entomological Society of America*. 86(3): 352-355. DOI: <https://doi.org/10.1093/aesa/86.3.352>

28. Schumacher M.J., Schmidt J.O., Egen N.B. (1989) Lethality of killer'bee stings. *Nature*. Vol. 337: 413.

UDC595.7:[57.02]:591.51(045)

WAYS OF AGGRESSIVE DEFENSIVE BEHAVIOR OF SOCIAL INSECTS BASED ON GROUP ACTIONS

Palchyk O.O

The article deals with the protective behavior of social insects by means of group actions such as “attack”, which requires maximum coordination of actions of a large number of members of the social group. The features of attacking defensive behavior with the use of chemical communicators, stinging, biting or jaw clamping are considered. The analysis of literature data led to the conclusion that chemical communicators of insects are physiologically active substances produced by secretory glands in response to danger. Having different chemical structure, interspecific, intraspecific and population specificity, they have two types of fractions in common: 1 – protective (attacking), which includes the glue part of the termite spray and formic acid of the protective secretion of ants; 2 – communication (informing), which includes alarm pheromones, thanks to which an “attack” of an organized group of insects is possible. Another important common feature of chemical communicators is the mandatory calming down after a high level of excitement during the “attack”. Timely blocking of the alarm signal is vital for insects and is provided in different ways: 1 – high volatility, respectively, a rapid decrease in the concentration of excitatory substances; 2 – the presence of sedatives in the content of chemical communicators, which have low volatility and show their activity after excitation; 3 – mechanically, by covering the source of excitation. It is summarized that the use of sting is an effective group attacking tactic of honey bees, which has population differences and is genetically determined. The stinging process can be conditionally divided into a communication (informing) component, which consists in attracting individuals with the help of signaling pheromones to sting and the actual protective (attacking) component, which consists in the use of the sting. The attacking group stinging tactics used by stingless bees for protection are considered. It is noted that this attacking action is preceded by the use of passive protection, namely the accumulation of substances of plant origin on the cuticle, which repel insect predators, at the same time, these substances are allomones of calm. When biting, bees use a set of protective measures, which can be divided into protective (attacking), which consist in the use of resinous adhesive substances to immobilize the attacker and actually biting, that is, physical neutralization of the attacker, as well as communication (informing), which with the help of pheromones provide the involvement of the maximum number of individuals in active protection. The analysis of foreign literature publications on the peculiarities of defensive behavior of social insects such as “attack” allowed to summarize scientific data with their further inclusion in the content of the author’s course “Social behavior of animals”.

Key words: social insects; defensive behavior; chemical communicators; sting; biting with jaws.