Наличие культуры у муравьев: когнитивные и социальные предпосылки долголетия

Путятина Т.С.[1*], Шиловский Г.А.[1,2]**

The presence of culture in ants: cognitive and social requirements

T. S. Putyatina[1*], G.A. Shilovsky[1,2]**

[1]Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
Ленинские горы, д. 1, 119991, Москва;
[2] Институт проблем передачи информации имени А. А. Харкевича РАН, 127051 Москва,

*e-mail: tsergput@gmail.com (автор, ответственный за переписку)
** e-mail: gregory_sh@list.ru

Поступила в редакцию

На основе имеющихся литературных данных в работе анализируется современное состояние научных знаний, касающихся возможности наличия и поддержания культурных традиций, а также культуры у муравьев. Возникновение культуры у муравьев возможно при наличии развитых когнитивных способностей, распространения неврожденного поведения в социуме, а также наличия условий, способствующих перманентной передаче такого поведения из поколения в поколение. Многочисленные современные исследования показывают, что рабочие муравьи обладают развитыми когнитивными способностями, достаточными для появления у них инновационных форм поведения. Они также способны к сложным формам социального обучения, обуславливающего возможность распространения нового поведения в сообществе. Стратегия концентрации населения, заключающаяся в концентрации имеющегося количества муравьёв в доступном количестве жизнеспособных гнёзд, предоставляет принципиальную возможность распространения у муравьев неврожденным путем навыка за пределы одной семьи. Подтверждено, что муравьи способны встраиваться в функциональные группы других семей и даже со временем восстанавливать свой первоначальный статус. Хотя в настоящее время неизвестно прямых опытов, подтверждающих способность муравьев в новых условиях при смене функциональных групп передавать поведенческие навыки, известно, что гены, ответственные за формирование и

развитие поведенческих навыков у рабочих, находятся под действием положительного отбора. Если способность к передаче навыков между неродственными сообществами муравьев будет подтверждена, для возникновения культуры не останется препятствий. Наличие всего комплекса имеющихся данных позволяет с большой долей уверенности говорить о существовании культурных традиций в многолетних муравейниках и предполагать их наличие, а также наличие культуры, в более крупных надсемейных сообществах муравьев.

Ключевые слова: культурные традиции у муравьев, передача неврожденного поведения, социальные насекомые, восприятие, обучение

Based on the existing literary data, this work analyzes the current state of scientific knowledge regarding the possibility of the presence and maintenance of cultural traditions, as well as culture among ants. The emergence of culture in ants may occur in the presence of developed cognitive abilities, the dissemination of non-instinctual behavior within the society, and the existence of conditions that facilitate the continuous transmission of such behavior from generation to generation. Numerous contemporary studies demonstrate that worker ants possess advanced cognitive abilities sufficient for the emergence of innovative forms of behavior. They are also capable of complex forms of social learning, which facilitates the dissemination of new behaviors within the community. They are also capable of complex forms of social learning, which facilitates the dissemination of new behaviors within the community. The strategy of population concentration, which involves gathering the existing number of ants in a limited number of viable nests, provides a fundamental opportunity for the spread of non-instinctive skills among ants beyond a single family unit. It has been confirmed that ants are capable of integrating into the functional groups of other families and even, over time, restoring their original status. Although there are currently no known direct experiments that confirm the ability of ants to transmit behavioral skills under new conditions when changing functional groups, it is known that the genes responsible for the formation and development of such skills are subject to pronounced positive selection. If this hypothesis is confirmed, there will be no obstacles left for the theory of the origin of cultural traditions, and possibly culture in general. The presence of the entire complex of available data allows us to speak with a high degree of confidence about the existence of cultural

traditions in perennial ant colonies and to suggest their presence, as well as the presence of culture, in larger supercolonial ant communities.

Key words: cultural traditions in ants, transmission of non-innate behavior, social insects, cognition, learning

ВВЕДЕНИЕ

Социальные муравьи, пчёлы, осы и термиты относятся к числу наиболее экологически успешных групп видов. Их доминирование в большинстве наземных сред обитания объясняется социальным образом жизни, который позволяет их сообществам эксплуатировать ресурсы окружающей среды с поразительной эффективностью (Lucas, Ben-Shahar, 2021).

Во второй половине XX века было доказано, что насекомые не только прекрасно обучаются, но и способны постигать логические законы окружающего мира, то есть обладают зачатками интеллекта (Abramson et al., 1996). Закономерно, что в последние десятилетия стал активно подниматься вопрос о возможности возникновения у насекомых культурных традиций (сигнальной наследственности по Лобашеву (Лобашев, 1961)), как неврожденного способа поведения, передающегося путем социального обучения от одних особей к другим. Совокупность культурных традиций сохраняющихся в ряду поколений принято называть культурой. Особенно интересен этот вопрос в отношении муравьев, как группы с наиболее развитой социальной организацией и высокой продолжительностью жизни как самок, так и рабочих (Shilovsky et al., 2018).

Муравьи – одно из наиболее прогрессивных семейств насекомых с точки зрения этологии и экологии. Они распространены по всему миру, за исключением Антарктиды, образуя 10–25% земной биомассы наземных животных (Schultz, 2000). Все виды живут многолетними семьями с наиболее высоким (эусоциальным) уровнем социальной организации. Для большинства муравьев характерен не только семейный, но и надсемейный уровень организации, т.е. объединение в одной системе нескольких обитаемых постоянных муравейников (Захаров, 2015). При огромных биологических различиях между людьми и муравьями, и те, и другие способны к формированию ультрасоциальных сообществ (Gowdy, Krall, 2016). У муравьев об этом говорит наличие сложной системы разделения труда, городов-государств и почти исключительная зависимость некоторых видов от агрокультуры (Schultz et al., 2005) и содержания тлей для своего жизнеобеспечения, что имеет параллели с

животноводством (Ivens et al., 2012). Иными словами, прослеживается конвергентная эволюция в развитии как муравьиного, так и высококультурного человеческого общества.

В настоящее время нет подтвержденных свидетельств наличия культуры у муравьев. В то же время известно о передаче из поколения в поколение огромного функционально–поведенческого комплекса, несмотря на то, что самки никак не принимают участие в его разработке.

Целью данной работы является анализ современного состояния научных данных (“State-of-Art”), касающихся обсуждения возможности наличия и поддержания культурных традиций, а также культуры у муравьев.

Возникновение культуры у муравьев возможно при наличии развитых когнитивных способностей, обеспечивающих возникновение новых форм поведения, распространения неврожденного поведения в социуме, а также условий, способствующих перманентной передаче такого поведения из поколения в поколение.

Когнитивные способности муравьев

У муравьев, как и у других социальных насекомых, на основе одной генетической программы развиваются морфологически и функционально несхожие формы (касты): репродуктивные царицы и рабочие, которые в свою очередь могут иметь свои деления на группы. У одних видов кастовая принадлежность формируется под внешним влиянием (например, она может зависеть от типа пищи и ее количества), у других она почти всецело генетически предопределена (Schwander et al., 2010; Westwick, Rittschof, 2021). Единожды появившись, кастовая система послужила в эволюции консервативной основой поведенческого разнообразия муравьев (Qiu et al., 2018). Показано, что разнообразие (и изменчивость) транскриптомов рабочих выше, чем у цариц (Qiu et al., 2022). По всей видимости, царицы более консервативны в своем развитии, а для рабочих потребовалось множество новых разных адаптаций. Таким образом, бесплодные рабочие могут изменяться полезным для вида образом в широких пределах. Более того, этот результат удивительно перекликается с упоминавшейся работой по эволюции каст у пчел. Было показано, что у пчел каста рабочих эволюционирует быстрее, чем каста цариц.

По «траекториям» транскриптомов хорошо заметно расхождение по кастам у личинок второго и третьего возраста. Если с помощью статистики продлить «траектории» различий в транскриптомах на более ранние стадии, то окажется, что уже вышедшие из яиц личинки (у

домового муравья) и личинки второго возраста (у листореза) делятся на отчетливые группы по набору работающих регуляторных элементов. Эти группы и есть будущие касты, что было доказано по экспрессии специального гена *vasa* (он кодирует фермент, участвующий в запуске мейоза у животных) в яичниках личинок. Следовательно, каста предопределена уже на этих ранних стадиях развития, хотя внешне личинки в этом возрасте практически не различаются. Интересно, что у домового муравья рабочие особи в больших гнездах избавляются от потенциальных цариц и самцов, съедая их ранних личинок и куколок; личинок рабочих они при этом не трогают. По всей видимости, муравьи умеют определять, кто разовьется из личинки (Edwards Adas,1991).

У цариц мощно работают гены, контролирующие функции яичников и развитие мышц крыльев, а у рабочих - те гены, которые связаны с нервной системой и мозгом. Действительно, семье нужны плодовитые царицы и «сообразительные» рабочие с развитыми и способными к дальнейшему усовершенствованию когнитивными функциями, а вовсе не наоборот (Qiu et al., 2022). В настоящее время известен играющий консервативную роль ген фуражировки, кодирующй цГМФ-зависимую протеинкиназу (PKG), первоначально идентифицированный как поведенчески-полиморфный ген, который управляет альтернативными стратегиями добычи пищи у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Изменения в экспрессии добычи пищи и активности киназы, как позже было показано, играют ключевую роль в разделении труда у различных видов социальных насекомых. В частности, так регулируются переходы рабочих между поведенческими задачами и специфическими поведенческими чертами, связанными с морфологическими кастами. Известно, что сигнализация PKG играет консервативную роль в нейронной пластичности сенсорных, когнитивных и двигательных функций, которые лежат в основе поведения, связанного с разделением труда, включая обучение, агрессию, реакцию на стресс, фототаксис и реакцию на феромоны (Lucas, Ben-Shahar, 2021).

Для возникновения культурных традиций необходимо наличие развитых когнитивных способностей и форм социального обучения у рабочих, то есть возможности развития не генетически предопределенных форм поведения, а тех, которые являются следствием накопленного опыта.

Изучение когнитивной деятельности у общественных насекомых имеет долгую историю (Длусский, 1967; Мазохин-Поршняков, 1989; Резникова, 2007), в ходе которой способности этих насекомых не сразу получили признание (Зорина и др., 2013). Существует

значительное количество работ, посвященных когнитивным способностям муравьев. Важно, что высокосоциальные виды муравьев оказались «гениями общения»: они могут решать сложнейшие задачи, недоступные представителям большинства видов животных (Reznikova, Ryabko, 2011; Reznikova, Iakovlev, 2008).

Было показано, что у *Formica polyctena* при попытках спасения попавших в ловушку сородичей общая стратегия, принятая наиболее активными спасателями, не ограничивалась точно направленными попытками спасения, направленными на ловушку, а состояла в частом переключении между различными подкатегориями спасательного поведения. Это подчеркивает сложность когнитивных процессов у высокосоциальных муравьев (Szczuka et al., 2024).

У муравьев большинство работ по исследованию когнитивных способностей было сделано на муравьях рода *Formica*, однако изучались и другие виды (Atsarkina et al., 2017; Iakovlev I., Reznikova, 2019; Reznikova, 2020; Kolay et al., 2020). Одна из таких работ описывает обучение у муравьев *Myrmica ruginodis* (Myrmicinae) (Гилева, Гилев, 2019). Авторы показали, что муравьи данного вида успешно усваивают навык приходить на корм, учитывая характер светового сигнала (непрерывное или прерывистое освещение). Также выяснилось, что они способны связывать появление визуальных объектов с кормлением и оптимизировать систему фуражировки.

На разных видах было показано, что муравьи обладают хорошей памятью (Dornhaus, Franks, 2008). Распределение источников муравьиной пищи, как в пространстве, так и во времени, часто варьируется в зависимости от сезона и местообитания. Если наличие источников пищи совершенно непредсказуемо, активным фуражирам приходится тратить много времени на поиск, не получая при этом никакой выгоды от обучения. Если источники пищи можно найти, используя неизменные, общеприменимые правила или стратегии, эти стратегии, вероятно, эволюционируют и становятся фиксированными, что также не способствует развитию способности к обучению. Однако в большинстве случаев местоположение источников пищи, их внешний вид и оптимальные стратегии обращения с ними хоть и варьируют от поколения к поколению, остаются в некоторой степени предсказуемыми в рамках карьеры особи, занимающейся поиском пищи. Именно такие случаи делают обучение адаптивным: особи могут изучать и запоминать локальные или текущие оптимальные места поиска или стратегии для более успешного поиска пищи. Муравьи-фуражиры запоминают как местоположение источников пищи, так и время, когда

они приносят добычу. Аналогично, муравьи-разведчики могут не только запоминать местоположение новых гнёзд, чтобы немедленно вербовать их, но и запоминать ранее найденные места, чтобы в дальнейшем избегать их (Dornhaus, Franks, 2008).

Активное распространение навыков у муравьев возможно, так как они демонстрируют различные формы социального обучения, например, широко известно обучение более опытными муравьями молодых (Резникова, 2004). В настоящее время способность общественных насекомых к ассоциативному обучению не вызывает сомнений, хотя это поведение у них обладает определенной спецификой (Резникова, 2007; Зорина и др., 2013, Карцев, 1987).

Как классические так и недавние исследования неоднократно показывали, что отдельные муравьи и другие насекомые могут проявлять большую гибкость в своём поведении, связанную с обучением. Это включает в себя не только простое запоминание последовательностей расположения стимулов, связанных с пищей, но и более сложное обучение, внимание, планирование и, возможно, использование когнитивных карт (присутствующих у медоносных пчёл). В частности, было показано, что муравьи используют сложное поведение не только на коллективном, но и индивидуальном уровне: одним из примеров является использование муравьями инструментов (Maák et al, 2020), которое до недавнего времени считалось уникальной характеристикой позвоночных. Выяснили что, как и у некоторых других видов муравьев, среди склонных к «орудийной» деятельности рабочих *Atta senilis* существуют «ударники труда», отличающиеся особой активностью в сборе пищи. Предполагают, что такие «ударники» заражают энтузиазмом остальных рабочих (Traniello, Robson, 1995; Robson, Traniello, 1999). Отдельные фуражиры могут принимать решение о поиске пищи на основе информации, полученной от сородичей. Передача информации может осуществляться посредством прямого физического взаимодействия, например, посредством антеннации, или косвенного обмена информацией, например, посредством прокладывания феромонных следов. Фуражиры также полагаются на информацию, полученную из своего внутреннего состояния или опыта (личная информация основанная на лично принятом решении той или иной особью) (Kolay et al., 2020).

Недавние исследования продемонстрировали большие затраты на обучение, и поэтому только некоторые экологические условия могут способствовать развитию когнитивных способностей. Разнообразие муравьёв предоставляет богатый ресурс для изучения связи между экологией и способностью к обучению, а также показывает, насколько многого

можно достичь с помощью мозга, который на много порядков меньше человеческого (Dornhaus, Franks, 2008).

Поведение, которое не связано с наследственным путем, изначально должно появиться в семье в виде инноваций. Но даже они будут появляться, скорее всего, в рамках видоспецифического диапазона. Известно, что попытки обучить животных действиям, находящимся вне русла видовых стереотипов, часто приводят к непреодолимым трудностям. С развитием методов когнитивной этологии стало ясно, что представители разных видов с большей готовностью формируют ассоциативные связи между стимулами и реакциями, относящимися к жизненно важным ситуациям. К таковым стимулам относятся, в частности, сигналы своего и соседних видов, характеристики хищников, и опасных конкурентов, окраска ядовитых насекомых и растений. Феномен облегченного формирования ассоциативных связей между жизненно важными стимулами и соответствующими реакциями, назван наведенным обучением (Gould, Marler, 1987). Таким образом, процессы обучения часто управляются врожденной предрасположенностью, иными словами, обучение контролируется инстинктом. Важно, что формирование ассоциативной связи в контексте врожденной предрасположенности нередко происходит после единственного предъявления стимула (например, в случае импринтинга). Поведения по принципу «все и сразу» достаточно для того, чтобы считать такой стереотип входящим в наследственно обусловленную программу (Reznikova, Iakovlev, 2008). По состоянию на сегодняшний день, идею появления новых навыков представляется возможным изучать в русле, который лежит в диапазоне видоспецифических возможностей. Можно предположить, что и передача инновационных навыков у муравьёв происходит и видимо, возможна лишь в том диапазоне, в котором она воспроизводит "культурный код" (совокупность передаваемых о наследству социально-поведенческих навыков, поддержания сложной общественной структуры у высокосоциальных видов).

В последнее время появились поведенческие работы, использующие при обучении насекомых-демонстраторов. Так, экспериментально, с использованием демонстраторов, доказали возможность распространения инноваций через социальное обучение у таких общественных насекомых, как шмели (Alem et al., 2016). У насекомых с гораздо более простой организацией социума, таких как дрозофилы, также с помощью демонстраторов была показана возможность передачи из поколение в поколение культурной традиции спаривания с самцами определенного цвета (Danchin et al., 2018). Хотя пока подтвердить

этот результат пока не удалось (Belkina et al., 2018). Эти исследования показывают перспективность проведения подобных исследований на муравьях.

Таким образом, рабочие муравьи обладают достаточно развитыми когнитивными способностями для появления у них инновационных навыков и решения аналогов элементарных логических задач, а также способны к сложным формам социального обучения.

Перманентная передача навыка

Способность муравьев передавать информацию о новых (неврожденных) формах поведения путем социального обучения от одних особей другим в пределах семьи косвенно была известна давно. Например, у одного муравейника в течение десятков лет сохраняется одна и та же сеть дорог. Информация о ней передается через поколения путем социального обучения (Длусский, 1967; Захаров, 1972 и др.), так как муравьи являются долгоживущими насекомыми (Shilovsky et al., 2018).

Для обеспечения передачи навыка неврожденным путем требуется непрерывное (или относительно длительное) существование муравейника во времени и/или другой способ его сохранения, например за счет передачи знаний рабочими, попадающими в другие семьи.

У части видов муравьев связь между рабочими может прерываться, так как новые семьи образуются путем основания их оплодотворенными самками (или группой самок). Очевидно, что при этом происходит естественное прерывание негенетической передачи навыков между поколениями рабочих. В таких случаях социально-поведенческие навыки поддержания сложной общественной структуры являются исключительно совокупностью признаков передаваемых по наследству.

В то же время у многих видов муравьев возможно многолетнее, практически неограниченное по времени существованием социума, далеко не ограничивающиеся жизнью одной или нескольких самок. Это происходит благодаря отработанным механизмам замены рабочими размножающихся особей и способностью к социотомии, т.е. способам появления новых семей с помощью отводков (почкования), при которых не происходит прерывание контакта между рабочими особями. Социотомия характерна для рыжих лесных муравьев, аргентинского муравья *Linepithema humile*, некоторых видов из родов *Monomorium* и *Tapinoma* и д.р. (Visscher, 2007; Silverman, Brightwell, 2008; McGlynn, 2012; Holmberg et al., 2024). Возникнув, такой социум может поступательно развиваться, производя ротацию репродуктивных особей по мере необходимости. Для этих насекомых

характерно огромное разнообразие форм организации сообществ и путей их перестроения, а жизнь каждого отдельного социума протекает по уникальному, индивидуальному сценарию. Именно муравьи отнесены к номосоциальным насекомым (Захаров, 2015), у которых наблюдается полное разделение двух функциональных сфер, а семья может развиваться практически непрерывно, без периодов распада и последующего воссоздания. Существование системы у номосоциальных насекомых не прерывается вместе со смертью отдельных репродуктивных особей.

Возможность распространения форм поведения за пределы одной многолетней семьи у муравьев имеет ключевое значение для возникновения большого количества культурных традиций, т.е. культуры.

В литературе широко известны случаи трансформации муравьиных семей, происходящие в результате воин или социотомии (деления семей). Однако существует множество ситуаций, при которых семьям муравьев приходится не только делиться, но и объединяться. Как успешное воспроизводство рабочих особей, так и оплодотворение королевы являются необходимыми условиями для выживания и развития муравейников. Таким образом, муравейники должны быть достаточно большими, чтобы обеспечить оптимальные условия для размножения, что и *обеспечивает стратегия концентрации населения*. Известно, что семья муравьев оптимизирует свой функциональный состав в различных ситуациях (Dobrzanska, 1959). Это обеспечивается широко известной у муравьев стратегии концентрации населения (Захаров, 1981; Zakharov, 2011). Она заключается в комплексе адаптивных механизмов, направленных на достижение и поддержание оптимальной численности семьи для ее выживания и устойчивого развития и реализуется на протяжении всей жизни муравейников. Выражается в концентрации имеющегося количества муравьёв в доступном количестве жизнеспособных гнёзд. Более конкретно эта стратегия включает (а) слияния исходных семейных ячеек, оставленных самками-основательницами, (б) слияния мелких муравейников во время искусственных миграций муравьёв, (в) объединения более мелких социумов или их присоединения к другим муравейникам, (г) реинтеграции вторичных муравейников (фрагментантов) после экзогенной фрагментации формикариев. Объединение и привлечение дефицитных демографических ресурсов извне – наиболее эффективные и быстрые способы достижения или восстановления пороговых значений плотности. Реализуя эту стратегию, муравьи решают свои важнейшие задачи: сохранение муравейника или поселения в данный момент, а также обеспечение перспектив

своего существования в будущем. Эти задачи настолько важны для социума муравьёв, что, по-видимому, имеют приоритет над такими важнейшими характеристиками, как генетическое родство или даже видовая идентичность. Приоритет социальных основ над генетическими однозначно подтверждается наличием смешанных формикариев. Необходимым условием реализации стратегии концентрации населения является толерантность высокоразвитых социальных систем к разнообразию форм и отклонениям от нормы (Захаров, 1981).

Таким образом, события, при которых рабочие муравьи попадают в другие семьи, являются обычным явлением в жизни муравьиного социума, муравьи решают такие задачи перманентно. Возможно как длительное существование социума родственных особей, так и регулярное смешение неродственных групп рабочих, что говорит о теоретической возможности возникновения культуры.

Передача поведенческого навыка в новых условиях

Одним из ключевых моментов для широкого распространения навыка в популяции является способность муравьев, попадая в новые условия (новые семьи своего вида) передавать поведенческие навыки. Возможность протекания этих процессов связано с изучением механизмов формирования функциональных групп у муравьев и взаимодействия муравьев внутри них.

Муравьи ведут социальный образ жизни. Давно известно, что в рамках семьи они обладают развитой системой коммуникации и передачи навыков, благодаря которым передают информацию о местоположении ресурсов, появлении врагов или месте создания нового муравейника (Reznikova, Ryabko, 2011; Novgorodova, 2006; Захаров, 2015 и др.).

При этом муравьиная семья неоднородна и основной ячейкой, в которой происходят взаимодействия рабочих, являются различные функциональные группы. В семьях муравьев наблюдаются разнообразные механизмы разделения функций. Например, если особи за свою жизнь меняют исполняемые в семье роли, то это так называемый возрастной полиэтизм (наблюдаемый, например, у *Formica rufa)* (Захаров, 1972). Если выполняемые функции обусловлены морфологией тела – размером, строением, то говорят о морфологическом полиэтизме. Он развит у видов с сильным полиморфизмом рабочих особей (Захаров, 2015). У большинства видов

муравьев распределение функций и задач не связано с различиями в морфологии. В то же время, давно известно, что рабочие особи в семье имеют индивидуальные особенности, которые и определяют их склонности и роль в семье: одни в большей мере проявляют инициативу, другие склонны выполнять однообразную работу, а у некоторых рабочих муравьев проявляется особая агрессивность (Oster, Wilson, 1978). Индивидуальные качества и являются основой распределения рабочих муравьев по функциональным группам или профессиям (функциональный полиэтизм) (Oster, Wilson, 1978; Захаров, 1977, Захаров, 1991; Sumana, Sona, 2013). Функциональные группы, как группы муравьев, занятых в общине выполнением определенных функций, формируются из рабочих соответствующих полиэтических групп (Захаров, 2015).

Функциональная группа состоит из активных (тратящих большую часть времени на выполнение конкретных задач) и пассивных (проводящих большую часть времени совершенно неподвижно) фуражиров. Самые инициативные – активные фуражиры, способны решать различные задачи в сложных, необычных ситуациях, обучают других инициативных муравьев в семье и мобилизуют пассивных фуражиров (Захаров, 1972). Специфика подобного разделения такова, что новые знания способны добыть для семьи, видимо, преимущественно активные фуражиры. Далее они передают эти знания как активным фуражирам более низкого ранга, так и пассивным фуражирам.

Среди активных фуражиров, к которым относятся, в частности, разведчики, существуют иерархия. Муравьи сражаются за свое положение в иерархии путем активного соперничества особей. Муравьи, соперничающие за статус, проявляют агрессивность и вступают в прямое противоборство, устраивают «турниры», пытаются перенести друг друга в гнездо (Захаров, 1981).

Механизмы, позволяющие регулировать распределение особей в группе, переходы из группы в группу и иерархию, очень разнообразны и зависят от различных факторов – систематического положения вида, размера семьи, конкретных условий существования семьи и т.д. (Iakovlev, 2013; Fernández-López et al., 2025; Fonio et al., 2025). У доминирующих разведчиков пространственное познание и способность передавать информацию об удаленной цели резко отличается от такового у разведчиков более низкого ранга и пассивных фуражиров, что позволяет предположить индивидуальную когнитивную специализацию (Reznikova, 2020).

Большинство семей общественных насекомых содержат значительное количество пассивных рабочих. Экспериментально было показано, что в семьях *Temnothorax rugatulus* (Myrmicinae) изъятие небольшого количества активных фуражиров не является критическим событием, так как потери оперативно быстро восполняются силами пассивных фуражиров и общий уровень активности семьи остается прежним. Семья способна восполнить активную группу, задействовав ранее пассивных фуражиров, за 1-2 дня. Напротив, при удалении пассивных рабочих уровень активности снижается. Группа пассивных фуражиров восполняется на протяжении нескольких недель. Пассивные рабочие особи служат резервным источником рабочей силы, который может позволить семьям быстро воспользоваться новыми ресурсами и смягчить потери активных рабочих (Charbonneau et al., 2017; Khajehnejad et al., 2023). Таким образом, потенциально хранителями, передающими поведенческий опыт неврожденным способом, могут быть как активные, так и пассивные муравьи.

Литературных данных по исследованию непосредственной передачи и сохранения навыков у муравьев в новых условиях (новых семьях) в настоящий момент не обнаружено. Изучение способности насекомых сохранять навыки или приобретенный опыт в новых условиях относится к недавним исследованиям. Такие эксперименты были проведены на пчелах *Apis mellifera,* которые обучились различать цветные образцы и выбирать тот, который подкреплялся кормом. Было показано, что при переносе кормушки в новые условия или изменении фона приобретенный опыт отчасти сохраняется (Карцев, Терехов, 2017).

В то же время преимущественно на муравьях рода *Formica* проводились работы по пересадке муравьев в новые семьи с отслеживанием трансформации функциональных групп. Одной из пионерных работ в этом отношении стала работа А.А. Захарова (Захаров, 1981), которая проводилась в лаборатории на базе в Приокско-Террасном заповеднике на муравьях *Formica rufa.* Из куколок были выведены рабочие одного возраста. Это когорта – группа, все особи которой вылупились в течение двух дней. В эксперименте использовались самки из гнезда, откуда брали и куколок. Всего участвовало 700 рабочих и восемь самок, которых разделили на две группы и поселили в гнезда с возможностью наблюдения. В группах были выявлены и помечены как доминантные муравьи, которые чаще всего выходили на арену и первыми находили пищу, так и более низкоранговые рабочие из разных других функциональных групп (Захаров, 1981). В ходе экспериментов муравьев перемещали между группами. Поведение муравьев в ответ на появление новых членов группы отличалось: одни

проявляли агрессию, в то время как другие проявляли покорность. Давно известно, что при переселении новички предлагают всем пищу, а хозяева гнезда делают агрессивные выпады; предложение пищи пересаженным рабочим рассматривается как демонстрация покорности (Lange, 1959 и др.). При перемещении в новую группу некоторые муравьи теряли свой доминантный статус. Активных фуражиров, потерявших статус, «аборигены» относили в гнездо, и те не покидали его какое-то время (Захаров, 1981). Позже некоторые из активных фуражиров отвоевывали свой статус обратно. Похожие опыты были проведены, когда семьи составляли только из фуражиров (Dobrzanska, 1959). В этих экспериментах часть фуражиров вернулась в няньки, а часть продолжила работу в качестве фуражиров. Остальные распределили между собой оставшиеся функции в семье, большинство муравьев понизилось в ранге. Если же муравьев переселялись в семьи, где предварительно убиралась часть активных фуражиров, то подсаженные активные муравьи занимали их освободившиеся места.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Муравьи живут многолетними эусоциальными сообществами по сложности достигающими ультрасоциального уровня и относятся к номосоциальным насекомым. Как классические, так и современные исследования показывают, что рабочие муравьи имеют достаточно развитые когнитивные способности для появления у них инновационных форм поведения. Результаты современных молекулярно-генетических и биоинформатических исследований говорят, о том, что гены, ответственные за развитие поведенческих навыков, включая фуражировку, находятся под действием положительного отбора, несмотря на тот факт, что сами рабочие особи в размножении не участвуют. Муравьи также способны к сложным формам социального обучения, что говорит о возможности распространения нового поведения в сообществе.

Стратегия концентрации населения значительно расширяет возможности распространения неврожденного навыка негенетическим путем, обеспечивая муравьям приоритет социальных основ над генетическими. Она же предоставляет принципиальную возможность сохранения навыка у видов, не практикующих социотомию. Уже известно, что муравьи способны встраиваться в функциональные группы других семей и даже со временем восстанавливать свой статус. В настоящее время и не известно прямых опытов, подтверждающих способность муравьев в новых условиях при смене функциональных групп

передавать поведенческие навыки. Если она будет подтверждена, для возникновения культурных традиций, а возможно и культуры не останется препятствий. Что говорит об актуальности подобного рода исследований. Наличие всего комплекса имеющихся данных позволяет с большой долей уверенности говорить о существовании культурных традиций в многолетних муравейниках и предполагать их наличие в популяциях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания 04-1-21. Регистрационный номер №121031600198-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гилева О. Б., Гилев А. В. 2019. Выработка поведенческого навыка у муравьев *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) на характер освещения гнезда. *Зоологический журнал*. **98** (1): 37–42.

Длусский Г. М. 1967. Муравьи рода Формика / отв. ред. К. В. Арнольди. – Москва: Наука,– 236 с.

Захаров А. А. 1972.Внутривидовые отношения у муравьёв / д.б.н. К. В. Арнольди. - М.: Наука, - 216 с.

Захаров А. А. 1977. Проявление иерархии у муравьев. *Экология*. **4**: 61-65.

Захаров А. А. 1981. Поведенческая организация семьи у муравьев // Чтения памяти Н. А. Холодковского: Докл. на 33 ежегодн. чтении 3 – 4 апр. 1980 г. Ленинград. С. 34-58.

Захаров А. А. 1991.Организация сообществ у муравьев / отв. ред. Г. М. Длусский. Москва: Наука, – 278 с.

Захаров А. А. 2015. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу / Отв. ред. чл.-корр. РАН Б. Р. Стриганова. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, – 404 с.

Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. 2013. Основы этологии и генетики поведения. – 3-е изд. – Москва: Изд-во МГУ,– 323 с.

Карцев В.М., Семенова С.А., Мазохин-Поршняков Г.А. 1987. Независимость приобретения насекомыми индивидуального навыка при разных мотивациях поведения. *Зоологический журнал*. **66** (6): 860-867.

Карцев В.М., Терехов Я.А. 2017. Распознавание пчелами *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) знакомых цветных образцов на новом фоне и на новом месте. *Зоологический журнал*.

96 (8): 926-936.

Лобашев М.Е. 1961. Сигнальная наследственность. Сб. иссл. по генетике, Л. С., 3-11.

Мазохин-Поршняков Г. А. 1989. Как оценить интеллект животных? *Природа*. 4: 18-25.

Резникова Ж.И. 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных. *Журнал общей биологии*. **65** (2): 136-152.

Резникова Ж.И. 2007. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы. *Успехи современной биологии*. **127** (2): 166–174.

Abramson Ch. I., Shuranova Zh. P., Burmistrov Yu. M. (*eds*). 1996. Russian contributions to invertebrate behavior. Praeger Publishers, 88 Post Road West, Westport, CT 06881.

Alem S., Perry C.J., Zhu X., Loukola O.J., Ingraham T., Søvik E., Chittka L. 2016. Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *PLoS Biology*. **14**(10): e1002564. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002564.

Atsarkina N.V., Panteleeva S.N., Reznikova Z.I. 2017. *Myrmica rubra* ants are more communicative when young: Do they need experience? *Journal of comparative psychology*. **131**(2): 163-173. https://doi.org/10.1037/com0000067.

Belkina E.G., Naimark E.B., Gorshkova A.A., Markov A.V. 2018. Does adaptation to different diets result in assortative mating? Ambiguous results from experiments on *Drosophila*. *Journal of evolutionary biology*. **31**(12):1803-1814. https://doi.org/10.1111/jeb.13375.

Charbonneau D., Sasaki T., Dornhaus A. 2017. Who needs 'lazy' workers? Inactive workers act as a 'reserve' labor force replacing active workers, but inactive workers are not replaced when they are removed. *PLoS One*. **12**(9): e0184074. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184074.

Danchin E., Nöbel S., Pocheville A., Dagaeff A.C., Demay L., Alphand M., Ranty-Roby S., van Renssen L., Monier M., Gazagne E., Allain M., Isabel G. 2018. Cultural flies: Conformist social learning in fruitflies predicts long-lasting mate-choice traditions. *Science*. **362** (6418): 1025-1030. https://doi.org/10.1126/science.aat1590.

Dobrzańska J. 1959. Studies on the division of labour in ants, genus *Formica*. *Acta biologiae experimentalis*. **19**: 57-81.

Dornhaus A., Franks N. R. 2008. Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae), *Myrmecological News*. **11**: 215-226.

Edwards Adas J. P. 1991. Caste regulation in the pharaoh's ant Monomorium pharaonis: recognition and cannibalism of sexual brood by workers. *Physiological entomology*. **16**: 263-271. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1991.tb00565.x

Fernández-López P., Oro D., Lloret-Cabot R., Genovart M., Garriga J., Bartumeus F. 2025. Foraging ants as liquid brains: Movement heterogeneity shapes collective efficiency. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **122**(31): e2506930122. https://doi.org/10.1073/pnas.2506930122.

Fonio E., Mersch D., Feinerman O. 2025. Ants engaged in cooperative food transport show anticipatory and nest-oriented clearing of the obstacles surrounding the food: goal-directed behavior emerging from collective cognition. *Frontiers in behavioral neuroscience*. **19**: 1533372. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2025.1533372.

Gould J. L., Marler P. 1987. Learning by Instinct. *Scientific American*. **256** (1): 74-85. https://www.jstor.org/stable/24979298

Gowdy J., Krall L. 2016. The economic origins of ultrasociality. *The Behavioral and brain sciences*. **39**: e92. https://doi.org/10.1017/S0140525X1500059X.

Holmberg I., Tolonen L., Paviala J., Pedersen J.S., Helanterä H., Viljakainen L. 2024. Positive selection has shaped the evolution of Argentine ant immune genes both in native and introduced supercolonies. *Journal of evolutionary biology*. **37**(2): 131-140. https://doi.org/10.1093/jeb/voad014.

Iakovlev I.K. 2013. Division of labor among workers in colonies of ants and other eusocial hymenopterans (Hymenoptera). *Proceedings of the Russian Entomological Society*. **84**(2): 137-150.

Ivens A.B., Kronauer D.J.C., Pen I., Weissing F.J., Boomsma J.J. 2012. Ants farm subterranean aphids mostly in single clone groups--an example of prudent husbandry for carbohydrates and proteins? *BioMed Central evolutionary biology*. **12**: 106. https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-106.

Khajehnejad M., García J., Meyer B. 2023. Explaining workers' inactivity in social colonies from

first principles. *Journal of the Royal Society*, Interface. **20**(198): 20220808. https://doi.org/10.1098/rsif.2022.0808.

Kolay S., Boulay R., d'Ettorre P. 2020. Regulation of ant foraging: A review of the role of information use and personality. *Frontiers in psychology*. **11**: 734. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00734.

Lange R. 1959. Zur Trennung von *Formica rufa* L. und *Formica polyctena* Först. (Hym., Formicidae). Der artspezifische Duft. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie.* **45**: 188-197.

Lucas C., Ben-Shahar Y. 2021. The *foraging* gene as a modulator of division of labour in social insects. *Journal of neurogenetics*. **35**(3): 168-178. https://doi.org/10.1080/01677063.2021.1940173.

Maák I., Roelandt G., d'Ettorre P. 2020. A small number of workers with specific personality traits perform tool use in ants. *Elife*. **9**: e61298. https://doi.org/10.7554/eLife.61298.

McGlynn T.P. 2012. The ecology of nest movement in social insects. *Annual review of entomology*. **57**: 291-308. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100708.

Novgorodova T.A. 2006. Experimental investigation of information transmission in *Formica pratensis* (Hymenoptera, Formicidae) Using "Binary Tree" Maze. *Entomological Review*. **86** (3): 287-293. https://doi.org/10.1134/S0013873806030043.

Oster, G.F. Wilson, E.O. 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton, 352.

Qiu B., Larsen R.S., Chang N.C., Wang J., Boomsma J.J., Zhang G. 2018. Towards reconstructing the ancestral brain gene-network regulating caste differentiation in ants. *Nature ecology and evolution*. **2**(11): 1782-1791. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0689-x.

Qiu B., Dai X., Li P., Larsen R.S., Li R., Price A.L., Ding G., Texada M.J., Zhang X., Zuo D., Gao Q., Jiang W., Wen T., Pontieri L., Guo C., Rewitz K., Li Q., Liu W., Boomsma J.J., Zhang G. 2022. Canalized gene expression during development mediates caste differentiation in ants. *Nature ecology and evolution*. **6** (11): 1753-1765. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01884-y.

Reznikova Z. 2020. Spatial cognition in the context of foraging styles and information transfer in ants. *Animal cognition*.; **23**(6):1143-1159. https://doi.org/10.1007/s10071-020-01423-x.

Reznikova Z, Ryabko B. 2011. Numerical competence in animals, with an insight from ants. *Behaviour*. **148**(4): 405–434. https://www.jstor.org/stable/23034327.

Reznikova Z, Iakovlev I.K. 2008. Development of aggression as a possible basis of "Professional" specialization in ants. *Doklady biological sciences: proceedings of the Academy of Sciences of the USSR, Biological sciences sections*. **418**: 56-58. https://doi.org/10.1134/S0012496608010195.

Robson S. K., Traniello J. F. A. 1999. Key individuals and the organisation of labor in ants: Key individuals and the organisation of labor in ants. in “Information processing in social insects”, Birkhäuser Basel, P. 239-259.

Schultz T.R., Mueller U.G., Currie C. R., Rehner S.A. 2005. Reciprocal illumination a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants. *Insect-Fungal Association: Ecology and Evolution*. N.Y. P. 149-190.

Schwander T., Lo N., Beekman M., Oldroyd B.P., Keller L. 2010. Nature versus nurture in social insect caste differentiation. *Trends in ecology and evolution*. **25**(5):275-282. https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.001.

Shilovsky G.A., Putyatina T.S., Ashapkin V.V., Rozina A.A., Lyubetsky V.A., Minina E.P., Bychkovskaia I.B., Markov A.V., Skulachev V.P. 2018. Ants as object of gerontological research. *Biochemistry (Moscow)*. **83**(12): 1489-1503. https://doi.org/10.1134/S0006297918120076.

Silverman J., Brightwell R.J. 2008. The Argentine ant: challenges in managing an invasive unicolonial pest. *Annual review of entomology*. **53**: 231-252. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093450.

Sumana A., Sona C. 2013. Key relocation leaders in an Indian queenless ant. *Behavioural processes*. **97**: 84-89. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.03.006.

Szczuka A., Sochacka-Marlowe A., Korczyńska J., Mazurkiewicz P.J., Symonowicz B., Kukina O., Godzińska E.J. 2024. Do they know what they are doing? Cognitive aspects of rescue behaviour directed by workers of the red wood ant *Formica polyctena* to nestmate victims

entrapped in artificial snares. *Life (Basel)*. **14**(4): 515. https://doi.org/10.3390/life14040515.

Traniello J.F.A, Robson S.K. 1995. Trail and territorial communication in social insects. In: WJ Bell, R Cardé (eds): The chemical ecology of insects, vol 2. Chapman and Hall, New York, 241–286.

Visscher P.K. 2007. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual review of entomology*. **52**: 255-275. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151025.

Westwick R.R., Rittschof C.C. 2021. Insects provide unique systems to investigate how early-life experience alters the brain and behavior. *Frontiers in behavioral neuroscience*. **15**: 660464. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.660464.

Zakharov A.A. 2011. The ants: a strategy of population concentration. *Zhurnal obshcheĭ biologii*. **72** (4): 269-283.