

УДК 612:821.6; 575:599.323.591

ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ “КУЛЬТУРЫ” У ЖИВОТНЫХ: ГИПОТЕЗА РАСПРЕДЕЛЕННОГО СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ

© 2015 г. Ж. И. Резникова, С. Н. Пантелеева

Институт систематики и экологии животных СО РАН и
Новосибирский государственный университет
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
e-mail: zhanna@reznikova.net

Поступила в редакцию 27.10.2014 г.

Проявлению и становлению поведенческих традиций у разных видов животных посвящено огромное количество работ, но до сих пор остается неясным, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для популяции форм поведения. В статье представлен аналитический обзор исследований на эту тему, рассмотрены результаты исследований “культуры” у животных и проанализированы противоречия, возникающие при попытках выяснения этологических механизмов культурной преемственности. Сформулирована гипотеза “распределенного социального обучения”: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов, если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие “спящих” фрагментов программ создает у их носителей врожденную предрасположенность к совершению определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно самых простых форм социального обучения (“социальное облегчение”). Гипотеза рассмотрена на поведенческом уровне и подкреплена экспериментальными данными, полученными при исследовании сценариев развития охотничьего поведения у муравьев *Myrmica rubra* L. Она позволяет объяснить распространение поведенческих моделей в сообществах животных более простым путем, чем с помощью культурной преемственности.

“КУЛЬТУРА” И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ТРАДИЦИИ У ЖИВОТНЫХ

В основе концепции сигнальной наследственности, предложенной М.Е. Лобашёвым (1961) лежит идея о том, что между поколениями животных существует не только “материальная преемственность”, воплощенная в форме передачи признаков генетическим путем, но и “нематериальная” передача признаков поведения в форме обучения. Развитие когнитивной этологии, появление новых экспериментальных методов, способствующих раскрытию все новых возможностей интеллекта животных (Reznikova, 2007; Резникова, 2009а, 2011) вызвало новую волну интереса к передаче поведенческих признаков между поколениями животных на основе обучения. Передачу и закрепление поведенческих традиций в популяциях животных называют “второй наследственностью” (Whiten, 2005), что напрямую перекликается с концепцией сигнальной наследственности. Проявлению и становлению поведен-

ческих традиций и “культуры” у разных видов животных посвящено огромное количество работ (Reader, Laland, 2003; Резникова, 2004, 2005, 2006, 2009б; McGrew, 2004; Reznikova, 2007; Tennie et al., 2009; Lefebvre, 2013). Однако до сих пор остается неясным, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для популяции форм поведения. При попытках выяснения этологических механизмов культурной преемственности возникает немало противоречий. Прежде чем мы перейдем к их рассмотрению, следует разграничить понятия “культуры” и “поведенческих традиций” у животных.

Две ситуации вошли в учебники по этологии как классические примеры культуры у животных. Первый пример касается британских синиц, которые проклевывали крышки в бутылках, доставляемых молочниками к дверям домов, и пили сливки. Техника воровства быстро распространилась в популяции. Хайнд и Фишер (Hind, Fisher, 1951), опубликовавшие эти наблюдения, впервые пред-

ложили термин *культурная преемственность* для описания феномена передачи навыков путем подражания. Второй пример связан с “культурой мытья овощей” у японских макаков (Kawamura, 1959). Обычай отмывать бататы от грязи в морской воде распространился сначала среди молодых самок и их матерей, а спустя 10 лет ему следовали почти все члены наблюдаемой группировки. Накопление данных о распространении новых форм поведения в популяциях разных видов привело к разграничению понятий *культура* и “поведенческие традиции”. Распространение и укоренение какой-либо одной новой поведенческой модели в популяции называют *поведенческой традицией*. Принято говорить о специфических для популяции поведенческих традициях в тех случаях, когда выполняются следующие условия (Nagell et al., 1993): 1) поведенческая модель (или поведенческий стереотип) не наследуется, а приобретается в ходе обучения; 2) проявление поведенческой модели наблюдается у большого количества особей в локальной популяционной группировке; 3) она наблюдается у разных поколений; 4) она отсутствует в других популяциях того же вида. Под *культурой* у животных принято понимать целый блок поведенческих традиций, отличающих данную популяцию. Два вышеприведенных примера в рамках современной терминологии относятся не к *культуре*, а к поведенческим традициям. Количественная разница существенна, однако, суть у этих явлений одна и та же: речь идет о культурной преемственности, а основным этологическим механизмом распространения новых форм поведения является *социальное обучение*, опирающееся на опыт, приобретенный в результате наблюдений за действиями других особей (Резникова, 2004, 2006, 2009б).

Поведенческие традиции описаны у разных видов обезьян, ворон, крыс и других животных, обладающих сложной социальной и психической деятельностью. В этой области этологов ждут новые открытия. Так, у косаток недавно выявлены вокальные диалекты в социальных группировках основанные на культурной преемственности (Filatova et al., 2012; Филатова и др., 2013). Интересным примером является распространение навыка орудийной деятельности в популяции бутылконосых дельфинов, обитающих у западных берегов Австралии. Дельфины отрывают от субстрата куски губок и используют их для того, чтобы защищать, как перчаткой, чувствительный рострум, облегчая себе задачу добывания придонных животных. Наблюдения и ДНК-анализ позволили предположить, что поведенческая традиция распространяется путем социального обучения

от матерей к детям (Krützen et al., 2005; Kopps et al., 2014).

“Очаги культуры”, основанные на “сумме технологий”, были выявлены в результате многолетних исследований у шимпанзе и орангутанов: у пространственно разделенных группировок животных наблюдаются разные варианты последовательных действий, направленных на достижение определенной цели. Сообщества различаются сразу по многим поведенческим моделям, поэтому речь может идти о специфических *культурах*, если только – забегая вперед, добавим нотку скепсиса – будет доказано, что эти поведенческие модели распространяются именно путем передачи традиций из поколения в поколение с помощью подражательного обучения. Приматологи обобщили многолетние наблюдения многих авторов в семи разных местообитаниях шимпанзе в Африке и выявили 39 устойчивых поведенческих моделей (Whiten et al., 1999; McGrew, 2004). Представители разных *культур* по-разному использовали орудия для добывания пищи, у них различались ритуалы ухаживания и способы сооружения укрытий. Полевые эксперименты подтвердили значительную роль групповых поведенческих традиций в освоении новых форм поведения (Gruber et al., 2009). Шимпанзе предлагалось решить задачу добывания меда из небольших брёвен с узкими отверстиями. Способы решения этой задачи опирались на *культурные* традиции, господствующие в группах: одни обезьяны использовали для этой цели ветки и палочки, а другие – листья, оперируя ими как губками. У орангутанов исследователи изучили шесть популяций на о-вах Борнео и Суматра и выделили 24 модели поведения, которые рассматриваются как культурные варианты (Schaik et al., 2003; Schuster et al., 2008).

КАК НОВЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ УКОРЕНЯЮТСЯ В ГРУППИРОВКАХ?

В качестве основного этологического механизма укоренения поведенческих традиций в сообществах животных исследователи рассматривают использование подражания, имитации и “учительства”. Это самые сложные формы двустороннего процесса социального обучения: *имитация* – точное копирование действий или их последовательностей, ведущих к желаемой цели; *подражание* (синоним – “подражательное обучение”) – достижение той же цели путем “приблизительного” копирования; *учительство* – намеренная передача навыков от “донора” к “реципиенту”, с обязатель-

ной затратой ресурсов (усилий, времени) со стороны “донора” (Резникова, 2004, 2009б).

Нам кажется, что авторы часто торопятся приписать высший ранг наблюдаемому поведению, тогда как вопросы о роли “сигнальной наследственности” требуют специальных исследований. Не умаляя роли *культурной* составляющей, мы хотели бы обратить внимание на то, что даже для приматов важным фактором в формировании некоторых поведенческих традиций может оказаться генетическая компонента. В этом случае нет необходимости в “когнитивном” формах социального обучения. Достаточно такой простой формы социального обучения как *социальное облегчение* (social facilitation). Ее суть в том, что проявление той или иной формы поведения облегчается в присутствии конспецификов (Резникова, 2004, 2009б).

Рассмотрим два примера, свидетельствующие о том, что некоторые ситуации “культурной преемственности” можно объяснить более простым путем. Многолетние наблюдения за тем, как отдельные популяции японских макаков используют камни, выявили у них разнообразные способы “камнепользования”, которые применяются в основном для игры (Lesa et al., 2007, 2011). В одной из популяций укоренение этой формы поведения оказалось возможным проследить с самого начала, с 1979 г., когда молодая самка впервые взяла в руки камень. Оказалось, что поведенческие модели, связанные с использованием камней, распространяются от молодых особей к их матерям и товарищам по играм, а в следующем поколении – от матерей к детям. Спустя 20 лет в этой группе умело управлялись с камнями 80% членов популяции. Казалось бы, налицо бесспорный случай укоренения поведенческой традиции, основанной на подражании. Однако одна деталь заставляет нас усомниться в ведущей роли социального обучения. Дело в том, что моторные стереотипы у макаков-“неофитов” и у обезьян, принадлежащих к географически удаленной популяции, в которой камни использовались с “незапамятных” времен, оказались неразличимы. Можно предположить, что эти моторные стереотипы обладают явно выраженной видовой спецификой и имеют наследственную основу, а проявление и распространение соответствующих моделей поведения в популяции происходит на основе социального облегчения, т.е. самой простой формы социального обучения.

Другой аргумент в пользу существенной роли наследственной предрасположенности, облегчающей усвоение и распространение определенных

стереотипов поведения, можно усмотреть, анализируя поведение в разных популяциях шимпанзе. Наблюдения приматологов выявили примеры гибели потенциально полезных инноваций вместе с их “изобретателями”. Так, шимпанзе, обитающие в национальных парках Таи и Боссу, используют для разбивания орехов камни в качестве молотков и наковален. Исследователи называют эти две группировки “щелкунчиками”. Шимпанзе Махале и Гомбе почему-то не используют таких орудий, несмотря на обилие в этих местах и камней, и твердых орехов. Гудолл (Goodall, 1970) отметила единственный для группировки Гомбе случай использования молотка и предположила, что эта техника распространится в популяции. Однако в течение последующих 28 лет “щелкунчиками” члены этой популяции так и не стали (Whiten et al., 1999). И здесь также можно, с известной долей осторожности предположить, что врожденная предрасположенность к усвоению соответствующих форм поведения в популяциях шимпанзе различна. Поэтому одни поведенческие модели сравнительно легко распространяются в группировках, а другие умирают вместе с их носителями.

Можно предположить, что поведенческие модели с большей вероятностью укореняются в тех популяциях, где “сигнальная” (по Лобашёву) наследственность обеспечена “подкреплением” в виде особей, являющихся носителями определенных врожденных поведенческих комплексов или, быть может, фрагментов таких комплексов. Это заставляет задуматься о роли не только “второй” (социальной), но и “первой” (генетической) наследственности в формировании поведенческих традиций в популяциях. Возникает новая задача: разграничить “культурную преемственность”, основанную на укоренении инноваций, и формирование поведенческих традиций на генетической основе. Это позволит решить основную проблему, возникающую при изучении *культуры* у животных: какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для группы форм поведения.

Мы предлагаем подкрепленную экспериментальными данными гипотезу *распределенного социального обучения*, которая заключается в следующем: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов может быть достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие “спящих” фрагментов программ

создает у их носителей врожденную предрасположенность к совершению определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно самых простых форм социального обучения. Мы назвали такое социальное обучение “распределенным”, поскольку речь идет, предположительно, о фрагментах поведенческих программ и о целостных программах, распределенных между разными членами популяции. Это не исключает других путей укоренения новых поведенческих моделей в популяциях, в том числе и таких, которые основаны только на социальном обучении и задействуют наиболее сложные его формы, т.е. подражание и “учительство”. В то же время наша гипотеза позволяет объяснить многие ситуации наблюдаемой культуры у животных более простым и экономичным путем – по крайней мере, с точки зрения этолога.

Мы проверяем гипотезу распределенного социального обучения на поведенческом уровне на примере исследования развития сложных стереотипов охотничьего поведения у муравьев в имагинальном онтогенезе (Reznikova, Panteleeva, 2008). Муравьи, наряду с особенностями, обусловленными эусоциальной структурой сообщества, обладают гибким поведением, во многом сходным с поведением позвоночных животных – как на индивидуальном уровне, так и на уровне взаимодействия особей в группах (Длусский, 1984). Эти насекомые демонстрируют все известные формы обучения на достаточно высоком уровне (Резникова, 2007). Ранее в полевых экспериментах была показана способность муравьев к социальному обучению в сложных ситуациях поиска пищи (Reznikova, 1982, 2001).

В качестве модели мы выбрали охотничье поведение муравьев *Myrmica rubra* L. по отношению к ногохвосткам (Collembola). Коллемболы снабжены прыгательной вилкой и могут быстро менять направление движения, являясь, таким образом, не совсем легкой для поимки добычей. В то же время они являются настолько массовыми животными, что следовало ожидать, что найдутся столь же массовые охотники на эту добычу. Ранее охота муравьев на подвижных ногохвосток долгое время рассматривалась в ряду экзотических феноменов. Специализированными охотниками на коллембол и других мелких прыгающих насекомых являются обитающие в тропиках и субтропиках муравьи трибы *Dacetini*, прежде всего, муравьи рода *Strumigenys*, обладающие специализированными захлопывающимися мандибулами – “ловушками” (Длусский, 1993). Мы впервые продемонстрировали способность к охоте на

прыгающих ногохвосток семейства Tomoceridae у массовых мелких муравьев-стратобионтов, широко распространенных в бореальной зоне (*M. rubra*, *Tetramorium caespitum* L., *Lasius niger* L.) и описали стереотипы их поведения при поимке добычи (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003). У *M. rubra* действия муравья-охотника включают обнаружение добычи, быстрый “наскок” на нее сверху, схватывание с возможным “перехватом поудобнее”, и, наконец, удар жалом. Этот стереотип мы назвали “атака наскоком”. Сравнивая охотничью активность 11 семей *M. rubra* в местообитаниях с разной численностью ногохвосток, мы выявили связь между показателями численности ногохвосток на кормовых участках семей и количеством успешных охотников в полевых экспериментальных контейнерах. Учеты добычи, приносимой муравьями в гнездо вне экспериментов, показали, что в местообитаниях с высокой численностью ногохвосток они могут полностью переключаться на эту добычу: доля коллембол в пищевых спектрах семей достигала 100%. Каким образом сложная техника охоты распространяется в популяциях муравьев? В данной работе на основе полевых и лабораторных экспериментов рассмотрены следующие гипотезы: 1) “жертва как релизер”, 2) “муравьиная культура” (распространение навыка путем подражания) и 3) распределенное социальное обучение.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Охотничье поведение *M. rubra* в естественных условиях исследовали в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка, развитие поведения по мере взросления имаго – в лабораторных экспериментах. В полевых опытах процесс охоты наблюдали в стеклянных контейнерах (диаметром 6 см, высотой 12 см), вкопанных в почву вблизи шести гнезд *M. rubra* и содержащих прозрачный субстрат (нарезанную пластиковую соломку), имитирующий для насекомых лесную подстилку и не мешающий видеосъемке. По 20 муравьев из каждого гнезда помещали в контейнер по очереди, с помощью кисточки, и фиксировали все их контакты с ногохвостками с помощью видеосъемки. Фиксировалось количество охотничьих выпадов каждого муравья по отношению к добыче. В качестве потенциальных жертв в контейнеры помещали по 30 живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus* Reuter; по мере изъятия жертв муравьями добавляли новых. Это соответствует природной ситуации в местах с высокой численностью ногохвосток. Наблюдения проводили в периоды высокой активности муравьев, с 9 до 12 и с 17 до

19 (всего 160 ч). Для того, чтобы оценить долю ногохвосток в добыче муравьев в естественных условиях, на тех же семьях в другие дни проводили учеты добычи, приносимой муравьями в гнезда, в течение семи дней (Резникова, Пантелеева, 2001). Сравнивали охотничью активность семей, расположенных на участках с различной численностью ногохвосток. Показатели численности ногохвосток получали по методу, предложенному Принцигом (Prinzig, 1997), путем одномоментного учета особей в пределах прозрачных пластинок 225 см², положенных на поверхность лесной подстилки. Вблизи каждого гнезда муравьев численность ногохвосток учитывали на четырех площадках по 10 раз на каждой и затем усредняли.

В лабораторных экспериментах исследовали развитие в имагинальном онтогенезе муравьев сложного стереотипа охотничьего поведения. Сравнивали поведение муравьев из контрольных (естественных) семей и “наивных” семей, состоящих из муравьев, выращенных в лаборатории из куколок. “Наивные” муравьи были изолированы от контактов с “дикими” муравьями (исключая самок, но фертильные самки *M. rubra* не демонстрируют охотничье поведение), и они не встречались с потенциальной добычей. Важно отметить, что исходные семьи были полигинными, т.е. рабочие муравьи в наших условиях были потомками не менее чем 20 самок, и они были генетически вариабельны как в контрольных, так и в “наивных” семьях. И контрольные семьи, и куколки для выращивания “наивных” рабочих брали из мест с высокой численностью ногохвосток. Это означало, что личинки муравьев до окукливания могли быть в числе прочей белковой пищи вскормлены и гемолимфой ногохвосток. В экспериментальные семьи добавлялись яйца и личинки раннего возраста для того, чтобы муравьи были достаточно мотивированы для добывания белковой пищи, необходимой им для выкармливания молоди.

Для наблюдения за процессом охоты муравьи по одному помещались в стеклянные контейнеры (5 см в диаметре и 6 см высотой) с гипсовым дном, содержащие по 30 живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus* Reuter и прозрачный пластиковый субстрат. Каждого муравья тестировали по одному разу, в течение 14–16 мин. Некоторые муравьи за это время охотились несколько раз, и для них зафиксировано по несколько протоколов охотничьего поведения. Поведение фиксировалось при помощи видеокамеры (SONY – Digital Handycam TRV–340E).

В первой серии экспериментов наблюдалась одна контрольная семья и четыре “наивные” се-

мьи; каждая из пяти семей состояла из 300 рабочих и самки с расплодом. В наивных семьях 12 индивидуально помеченных особи тестировались поочередно, в возрасте 2, 7, 14, 30 и 60 дней после выхода из куколок. Муравьи рода *Myrmica* в возрасте 30 дней считаются полностью физиологически зрелыми (Брайен, 1986). В этом возрасте они приступают к внегнездовой деятельности. Как было показано ранее многими авторами, в том числе и С.Н. Пантелеевой (2004), внегнездовые рабочие муравьи этого вида легко переключаются на разные виды работ и не разделяются по принадлежности к постоянным по составу функциональным группам. Поэтому мы тестировали случайно выбранных внегнездовых особей соответствующих возрастов. Всего было проведено 214 тестов с муравьями из контрольной семьи и 209 тестов с “наивными” муравьями (80 ч наблюдений). Для проверки гипотезы “жертва как релизер” (подробнее см. ниже), 25 “наивных” муравьев в возрасте от 30 дней до 2 мес. и 25 муравьев из контрольной семьи также помещались в контейнер с ногохвостками по одному, и при этом время пребывания в контейнере для каждого из них не ограничивалось.

Во второй серии экспериментов использовали одну контрольную семью, в которой было около 3 тыс. особей и около 30 самок, и две группы “наивных” особей, каждая по 30–50 особей, содержащихся с одной-двумя самками. Тестировали 14 муравьев из естественной семьи и 12 “наивных” особей в возрасте от 3 до 12 дней. Отметим, что в этой серии для тестирования отбирались визуально самые активные “наивные” муравьи. Проводилась посекундная обработка видеоматериала (всего 6.5 ч) при пятикратно замедленном воспроизведении с фиксацией отдельных поз муравьев с помощью программы The Observer XT 7.0 (version: 7.0.214, Noldus Information Technology). Подробно исследованы охотничьи стереотипы муравьев, в которых мы выделили 10 элементов поведения. Результаты детально изложены: (Пантелеева и др., 2010). В рамках данной работы в этой серии экспериментов нас интересует степень полноты охотничьих стереотипов муравьев в естественной семье и в наивных группах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из табл. 1, в естественных условиях, в местообитаниях, бедных коллемболами, муравьи, помещенные в контейнер, совершали в десятки раз меньше охотничьих выпадов, чем муравьи из семей, обитающих на участках с вы-

Таблица 1. Взаимодействие с ногохвостками у *Myrmica rubra* из семей, расположенных в местах с разной численностью потенциальной добычи

Номер семьи <i>M. rubra</i>	Динамическая плотность ногохвосток: число особей на площадку 225 см ² (среднее из 40 учетов ± SE)	Число атак на ногохвосток, произведенных в минуту, в контейнерах (среднее для 20 муравьев ± SE)	Доля ногохвосток в пищевом спектре семьи, %
1	0	0.35 ± 0.6	0
2	0	0.20 ± 0.3	0
3	2.10 ± 0.4	0.54 ± 0.09	17
4	6.8 ± 1.56	3.10 ± 0.53	36
5	6.8 ± 1.56	3.31 ± 0.57	80
6	8.1 ± 1.25	7.30 ± 1.33	100

сокой численностью коллембол. Большинство муравьев, сталкиваясь с ногохвостками в экспериментальных контейнерах, не проявляли к ним интереса, а те немногие, которые реагировали на потенциальную добычу, теряли интерес после неудачных бросков. Напротив, обитатели участков с высокой численностью ногохвосток совершали много выпадов, которые чаще всего завершались поимкой добычи. Это означает, что удачливых охотников значительно больше в семьях, обитающих на участках с высокой численностью потенциальной добычи. Для того чтобы представить себе, каким образом происходит распространение охотничьих навыков в семьях муравьев, мы провели лабораторные эксперименты и обсудили возникшие гипотезы.

Гипотеза “жертва как релизер” основана на наличии врожденного шаблона восприятия потенциальной добычи (образа добычи) у муравьев: стимулы, получаемые от потенциальной добычи, высвобождают генетически запрограммированные реакции муравьев, и стереотип охотничьего поведения, вначале несовершенный, впоследствии “достраивается” за счет индивидуального опыта. Подобный механизм формирования охотничьего поведения у насекомых известен еще со времен Фабра и к настоящему времени продемонстрирован на многих животных, как беспозвоночных, так и позвоночных (Резникова, 2000). Конечно, постепенное “включение” последовательности поведенческих актов на основе получаемых стимулов известно не только для охотничьего стереотипа, но и для других форм поведения животных (Зорина и др., 2013). Для муравьев по-

добный процесс был детально исследован на примере их взаимодействия с тлями – прокормителями (Резникова, Новгородова, 1998). Стереотип выпрашивания и получения капли пади включает стимулирование тли к выделению сладкой капли путем поглаживания и щекотания ее брюшка антеннами, складывание определенным образом антенн, ротовых частей и щупиков для улавливания капли без потерь. Эксперименты с “наивными” (выращенными в условиях депривации) рыжими лесными муравьями показали, что пробуждение полного стереотипа выпрашивания пади происходит у них после первого случайного контакта со сладкой каплей, выделяемой тлей. На достройку и “отлаживание” последовательности действий уходит всего 60–120 мин. Присутствие более опытных муравьев (но не “диких”, а выращенных в лаборатории в контакте с тлями) ускоряет этот процесс, по-видимому, за счет “социального облегчения”. Однако и у первых (полностью “наивных”) партий муравьев формирование целостного стереотипа все равно происходит – хотя и медленнее, но без затруднений. Сочетания врожденных шаблонов восприятия определенных стимулов с небольшой долей индивидуального опыта оказывается, таким образом, вполне достаточно для формирования одного из самых сложных в животном мире поведенческих стереотипов (Резникова, 2005).

По аналогии для того, чтобы проверить гипотезу о генетически запрограммированной реакции муравьев на стимулы, получаемые от добычи, мы выясняли, как формируется стереотип охоты на прыгающую добычу в имагинальном онтогенезе муравьев. Для этого сравнивали поведение *M. rubra* из контрольных и “наивных” семей. Нас интересовали механизмы распознавания муравьями объектов потенциальной охоты, а также возможное пробуждение и совершенствование охотничьего поведения у наивных особей.

Прежде всего, по совокупности наблюдений мы сравнили эффективность охоты у “наивных” муравьев и у членов контрольной семьи. Последние демонстрировали высокую эффективность: из 214 тестов 116 закончились поимкой ногохвостки уже в первые 5 мин. Было протестировано 127 муравьев, от 1 до 6 раз каждый. Из них 48 особей (37.8%) покидали контейнер, обязательно поймав добычу, 29 (22.8%) хотя бы раз поймали добычу, а посещения 50 особей (39.4%) оказались нерезультативными. Это означает, что муравьи не ловили добычу за отведенные им 15 мин. Однако, по нашим наблюдениям, большинство их контактов с ногохвостками сопровождалось “охотничь-

ими выпадами”. “Наивные” муравьи вели себя совершенно иначе. Они относились к ногохвосткам так же мирно, как и к членам своей семьи, ощупывали их и даже вступали в антеннальные контакты. Важно отметить, что тестируемые муравьи были вполне физиологически зрелыми: 27 испытаний проводилось с муравьями возраста 30 дней и 37 – с муравьями возраста 60 дней. Как уже отмечалось выше, в этом возрасте *Myrmica* занимаются внегнездовой фуражировкой, в частности, сбором белковой пищи. В наших опытах с “наивными” муравьями из 204 тестов только 7 закончились поимкой ногохвосток, тогда как в контрольной семье – 116 из 214 (различия статистически достоверны: $\chi^2 = 120$, $p < 0.01$).

В отдельном эксперименте 25 членов наивной семьи и 25 – контрольной помещались в контейнер с ногохвостками по одному на неограниченное время. При этом каждый муравей сам мог свободно вернуться в гнездо. Сравнив, сколько времени провели в контейнере с потенциальной добычей наивные муравьи и члены контрольной семьи, мы не обнаружили существенных различий. Различалось поведение членов разных семей по отношению к потенциальной добыче. “Наивные” муравьи вели себя мирно: из 25 особей 5 не контактировали с ногохвостками (хотя и проводили в контейнере до 4 минут), 16 соприкасались антеннами с ногохвостками от 1 до 7 раз, а 4 вступали в спокойные и длительные контакты с ними 9–14 раз. Члены контрольной семьи демонстрировали частые агрессивные атаки (т.е. незавершенные охотничьи выпады и “атаки наскоком”, завершаемые поимкой добычи), а также неагрессивные (“нейтральные”) контакты, которые, однако, отличались от мирных взаимодействий с ногохвостками у “наивных” муравьев: члены контрольной семьи не ощупывали коллембол, а скользящим движением антенн дотрагивались до них, временно оставляя без внимания. Если объединить все контакты, то в сумме 25 членов контрольной семьи продемонстрировали 164 агрессивных выпада (155 незавершенных и 9 завершенных атак) и 32 нейтральных контакта, а у 25 членов наивной семьи это соотношение выглядело как 0 и 104; существенные различия очевидны. В отдельных опытах мы помещали 6 муравьев из “наивной” семьи 60-дневного возраста поочередно в контейнер с ногохвостками, на 20 часов каждого. В этих случаях муравей мог выйти из контейнера только по истечении этого времени. Несмотря на сотни наблюдаемых нами контактов каждой особи с потенциальной добычей, за это время ни одна из них не продемонстрировала охотничьего поведения.

Итак, стимулы, получаемые от ногохвосток, не пробуждают охотничьего поведения у “наивных” муравьев, несмотря на то, что они вылупились в лаборатории из куколок, взятых в местообитаниях, богатых ногохвостками, и на стадии личинок, возможно, были вскормлены гемолимфой этих животных (напомним, что ногохвостки поставляют до 100% добычи муравьев и эта добыча предназначена для выкармливания молоди). Мы можем констатировать отсутствие шаблона восприятия коллембол как добычи у *M. rubra*. Это позволяет нам отвергнуть гипотезу “жертва как релизер”.

Гипотеза “поведенческой традиции” охоты на ногохвосток у муравьев предполагает, что мы имеем дело с локальной “поведенческой традицией”: в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи освоили процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами. Действительно, ранее было показано, что для части особей период формирования охотничьего стереотипа может быть столь длительным, что он окончательно складывается только на втором году жизни фуражир (Резникова, Пантелеева, 2005). Это разительно отличается от описанного выше стремительного формирования стереотипа поведения выпрашивания пади. Столь существенные различия в двух сценариях развития поведенческих стереотипов можно объяснить тем, что в первом случае речь идет об облигатном, а во втором – о факультативном поведении. В основе выпрашивания пади лежит устойчивый поведенческий стереотип, который используется всеми общественными перепончатокрылыми при обмене пищей (Kloft, 1960). Охота же на прыгающую добычу является факультативным поведением, проявляющимся у локальных популяций некоторых видов, и вполне может объясняться укоренением навыков поимки добычи на основе наблюдений за сородичами. В этом случае приходится предполагать обучение за счет подражания. Как отмечалось выше, муравьи способны к подражательному обучению, что было показано в ситуациях поиска пищи в лабиринтах (Reznikova, 1982). Все это делает гипотезу “муравьиной поведенческой традиции” вполне обсуждаемой. Причина, по которой эта гипотеза отвергается, изложена в следующем разделе.

Гипотеза распределенного социального обучения. Гипотеза *муравьиной культуры* была неожиданно для нас самих отвергнута, так как в “наивных” семьях были обнаружены “прирожденные охотники”. В первой серии экспериментов мы обнаружили в одной из “наивных” семей 7 особей из 123, которые при встрече с ногохвос-

Таблица 2. Соотношение различных элементов поведения в полных и неполных стереотипах

Элемент поведения	Доля в суммарной последовательности, %			
	стереотипы			
	полные		неполные	
	естественная семья	наивные муравьи	естественная семья	наивные муравьи
Ожидание/остановка (W)	2.1	0.6	10.5	8.6
Спокойный бег (S)	2.9	1.7	1.6	7
Прерывистый бег/преследование (R)	17.2	12	32.5	22.6
Поворот (Т)	4.1	7.4	11.4	11.3
Разворот на 180° (U)	5.3	2.3	8.1	8.6
Поза перед нападением (B)	0.4	0	1.6	0
Наскок (A)	12.7	12.6	26.7	18.3
Захват/удержание жертвы (C)	33.6	40	3.5	16.1
Удар жалом (K)	14.3	12	4.1	7.5
Прерывистый бег с добычей (P)	7.4	11.4	0	0

ткой продемонстрировали весь стереотип охотничьего поведения по принципу “все и сразу”. Стереотип у них ничем не отличался от такового у членов естественной семьи. У одного муравья полная последовательность действий проявилась дважды в очень раннем имагинальном возрасте (7 дней), у двух – по одному разу в возрасте 14 дней (т.е. также весьма рано), у остальных в 30 и 60 дней. Следует отметить, что, в отличие от муравьев из контрольной семьи, “наивные” особи оставались со своей добычей на арене, вместо того, чтобы транспортировать ее в гнездо для кормления личинок. Несмотря на проявление полного охотничьего стереотипа, сам процесс охоты проходил у этих муравьев “вхолостую”, не достигая конечной цели. Во второй серии экспериментов среди 14 протестированных муравьев из естественной семьи 7 особей демонстрировали как полные, так и неполные (не закончившиеся поимкой добычи) охотничьи стереотипы, 3 – только неполные, 1 – только полные, и 3 не проявляли охотничьего поведения. Всего для этой группы запротоколировано 19 завершенных и 20 незавершенных охотничьих стереотипов. Среди 12 “наивных” муравьев 5 особей демонстрировали как полные, так и неполные охотничьи стереотипы, 2 – только неполные, 1 – только полные, и 4 не проявляли охотничьего поведения. Всего для “наивных” особей запротоколированы 31 незавершенный и 20 завершенных охотничьих стереотипов (Пантелеева и др., 2010). Как в полных, так и неполных стереотипах имеются различия в частотах встречаемости конкретных элементов поведения (табл. 2).

Длина полных стереотипов у муравьев из естественной семьи варьировала от 6 до 22 элементов (среднее 13.42 ± 1.08), а у “наивных” – от 5 до 18 (среднее 8.75 ± 0.71). Длина неполных стереотипов у муравьев из естественной семьи от 4 до 14 элементов (среднее 6.55 ± 0.51), у “наивных” – от 3 до 17 (среднее 6.03 ± 0.57). Ключевые элементы полных стереотипов оказались одинаковыми для “наивных” муравьев и членов естественной семьи: преследование (R), наскок (A), захват и удержание добычи (C), удар жалом (K) и прерывистый бег с добычей (P). Эти элементы следовали в следующем порядке: R-A-C-K-P. Между ключевыми элементами могут быть необязательные (составляющие “шум”) – например, повороты и остановки. Для неполных стереотипов обязательным элементом является лишь наскок. Начало неполного стереотипа может быть различным: для муравьев из естественной семьи в 15 случаях это было преследование, в 4 – ожидание и в 1 – спокойный бег; для “наивных” муравьев незавершенный стереотип начинался с преследования в 16 случаях, с ожидания – в 7 и со спокойного бега – в 4 случаях. После наскока захват добычи был запротоколирован в 20% неполных стереотипов для муравьев из естественной семьи и в 25% для “наивных”, удар жалом – соответственно в 25 и 32% случаев. Это указывает на различную степень завершенности стереотипа.

С помощью критерия Манна–Уитни была показана достоверность различия между поведенческими последовательностями у “наивных” муравьев и у членов естественной семьи:

$U_{\text{ЭМП}} = 51.5$; $U_{\text{кр}} = 116.0$; $p = 0.05$. Полные стереотипы у “наивных” охотников достоверно короче, чем у членов естественных семей. В них с большей частотой встречаются ключевые элементы (90.3% для наивных и 85.2% для членов естественных семей) и с меньшей – необязательные, т.е. составляющих “шум” (9.7 и 14.4% соответственно). Анализ стереотипов с применением метода оценки колмогоровской сложности показал, что сложность их у “наивных” муравьев существенно меньше (Пантелеева и др., 2010; Ryabko et al., 2013). Все это означает, что полные стереотипы у “наивных” муравьев более лаконичны и целенаправленны, чем у членов естественных семей, т.е. мы действительно имеем дело с “прирожденными охотниками”.

Обсуждение результатов. Даже если бы мы обнаружили только одну особь, демонстрирующую весь стереотип по принципу “все и сразу”, то и в этом случае можно было бы предполагать наличие генетически зафиксированной целостной последовательности поведенческих актов. Полученные нами данные позволяют предположить, что в семье муравьев есть немногочисленные особи, обладающие как врожденной программой целостного стереотипа охотничьего поведения, так и врожденным шаблоном восприятия потенциальной добычи. У таких “прирожденных охотников” встреча с потенциальными объектами охоты служит пусковым механизмом для проявления целостного стереотипа. Остальные муравьи, по-видимому, обладают только фрагментами нужной программы. Для формирования видотипического охотничьего поведения им требуется многоэтапная достройка.

Отметим, что поскольку во второй серии экспериментов отбирали для тестирования наиболее активных особей, доля “прирожденных охотников” в наших группах не отражает их относительную численность в семьях. Можно предположить, что исследуемая выборка из 12 “наивных” муравьев содержала 8 “прирожденных охотников” (4 особи не охотились), а группа муравьев из естественного местообитания включала особей с разными сценариями формирования охотничьего поведения. Среди последних могли быть как “прирожденные охотники”, так и носители лишь отдельных фрагментов стереотипа, впоследствии “достроенных” на основании индивидуального и социального опыта.

Наши эксперименты показали, что у особей, не являющихся “прирожденными охотниками”, потенциальные объекты охоты не пробуждают реакции нападения. Однако в местообитаниях с

высокой численностью ногохвосток удачливыми охотниками являются практически все муравьи. Логично предположить, что охотничье поведение у них пробуждается на основе имеющихся, но, вероятно, неполных врожденных поведенческих программ, и это происходит, когда “прирожденные охотники” (обладатели целостного стереотипа) в их присутствии ловят коллембол. В местах, богатых потенциальной добычей, это происходит достаточно часто и, вероятно, имеет место кумулятивный эффект. Исходя из приведенных выше данных, можно полагать, что если встречи с удачливыми охотниками редки, формирование охотничьего стереотипа у муравьев может затягиваться на месяцы (т.е. почти на всю жизнь), а может так и не произойти. Для окончательного выявления роли социального обучения в процессе достройки охотничьего стереотипа у муравьев требуются специальные эксперименты, в которых особи, обладающие отдельными фрагментами охотничьего поведения, имели бы возможность наблюдать за действиями “прирожденных охотников”. Однако, как нам кажется, мы и сейчас располагаем достаточными экспериментальными данными для поддержки третьей гипотезы: “распределенное социальное обучение”. Основным экспериментальным фактом, полученным в наших исследованиях, является выявление в популяциях муравьев особей, обладающих врожденным полным охотничьим стереотипом и шаблоном восприятия потенциальной жертвы, и особей, которые, по-видимому, обладают только фрагментами этого стереотипа, недостаточными для реализации охотничьего поведения. Мы предполагаем, что на основе самой простой формы социального обучения (социальное облегчение) происходит достройка генетически детерминированных фрагментов, распределенных среди членов групп муравьев, занимающихся выполнением различных задач в семье, например ухаживанием за расплодом.

ОБЩЕЕ ОБСУЖДЕНИЕ

Ценность гипотезы распределенного социального обучения, как нам представляется, состоит в том, что она помогает объяснить некоторые из выявленных случаев укоренения “культурных традиций” в сообществах разных видов животных с привлечением не только “второй наследственности” (Whiten, 2005, 2013), но и “первой наследственности”, т.е. врожденной предрасположенности к образованию определенных ассоциативных связей.

Гипотеза распределенного социального обучения в ее общем виде заключается в следующем: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие “спящих” фрагментов программ создает у их носителей врожденную предрасположенность к совершению определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно самой простой формы социального обучения, т.е. социального облегчения. В исследованном нами случае охотничьего поведения у *M. rubra* разные муравьи, по-видимому, обладают врожденными стереотипами поведения различной степени комплектности. Подобная же фрагментация охотничьего поведения и наличие в группах животных носителей неполного охотничьего стереотипа была нами недавно выявлена у серых крыс (Резникова и др., 2014). У муравьев те немногочисленные “прирожденные охотники”, которые являются носителями целостных стереотипов охотничьего поведения, могут сразу адекватно реагировать на стимулы, исходящие от добычи, и у них запускается последовательность действий, позволяющая поймать трудно уловимую жертву. Такие особи могут служить “катализаторами” для тех, у кого имеются только фрагменты стереотипа. Следует подчеркнуть, что в нашем экспериментальном исследовании речь идет о поведении, хотя и ограниченно распространенном в популяциях, но характерном для вида, т.е. по А.Н. Промптову (1940), о части видового, или видотипического, стереотипа.

Гипотеза распределенного социального обучения предлагает альтернативную трактовку многим ситуациям, которые, по нашему мнению, не выдерживают объяснения с точки зрения культурной передачи поведенческих традиций в популяциях. На наш взгляд, именно недостаточное разграничение видотипических стереотипов и инноваций, а также недооценка генетической составляющей в поведенческой специализации популяционных группировок приводят к противоречивым трактовкам этологических механизмов распространения новых форм поведения у животных. Рассмотрим несколько примеров.

В экспериментах было показано, что в группах взрослых шимпанзе, находящихся на полувольном содержании, новая техника добывания пищи быстро распространяется на основе подражания лидеру. Авторы использовали “искусственные

фрукты” (Резникова, 2004) – коробки, содержащие лакомство и снабженные запорами, которые можно открыть разными способами. В одной ситуации лидеры находились в составе больших групп (по 30 особей), и экспериментаторы наблюдали, как и с какой скоростью распространяется новая техника добывания пищи (Whiten et al., 2005; Bonnie et al., 2007). В другой ситуации использовали передачу навыка по цепочке (напоминающую “игру в телефон”): одна обезьяна обучала другую, та, в свою очередь, – следующую и так далее (Horner et al., 2006). Новая техника быстро распространялась в группах взрослых животных. Авторы считают, что полученные ими результаты в значительной степени опровергают наблюдения, проведенные в естественных условиях, согласно которым шимпанзе могут обучиться таким сложным формам поведения как, например, использование молота и наковальни для раскалывания орехов только в течение определенного критического периода в детстве (Biro et al., 2003). О наличии критического периода для освоения сложных поведенческих моделей свидетельствуют и опыты Л.А. Фирсова (1977) и С. Брюер (1982): шимпанзе, чье раннее детство (период запечатлевания) прошло в естественных условиях, легко осваивали и совершенствовали искусство орудийной деятельности и строительство гнезд, попав на воспитание к человеку, тогда как животные, взятые на воспитание в младенческом возрасте, были неспособны к этому. Можно полагать, что по достижении определенного возраста шимпанзе утрачивают способность усваивать некоторые ключевые поведенческие модели, составляющие картину видотипического поведения.

Почему же в обсуждаемых экспериментах (Whiten et al., 2005; Horner et al., 2006; Bonnie et al., 2007) взрослые животные с такой легкостью освоили и распространили путем подражания новую технику добывания пищи? По нашему мнению, наличие критического периода в освоении определенных видотипических стереотипов как раз и свидетельствует о значительной роли генетической компоненты в становлении этих стереотипов. Груз врожденных стереотипов довлеет над животным (Ладыгина-Котс, 1935) и не дает ему существенно отклониться в сторону во время становления определенных форм поведения, которые – как в исследуемых случаях с шимпанзе – являются результатом совместного действия врожденных поведенческих программ, запечатлевания (импринтинга), подражания и индивидуального опыта. Чем дальше от видотипического стереотипа отстоит форма поведения, которую предстоит освоить, тем легче обучаются животные, не нахо-

дящиеся в плену врожденных стереотипов. Именно такая ситуация освоения совершенно искусственного способа решения задачи и создавалась в экспериментах, описанных выше, в которых животные осваивали технику добывания пищи, далекую от естественных ситуаций (коробочка с запорами). В опытах Л.А. Фирсова (1977) шимпанзе, воспитанные с младенчества человеком, не могли, попав в естественные условия, строить гнезда и удить муравьев веточкой, но они с легкостью открывали запоры и быстро соображали, скажем, как использовать палку для того, чтобы поднять затонувшую веревку и с ее помощью подтянуть к берегу лодку. Это не значит, что, как полагали ранние бихевиористы, любое животное можно обучить чему угодно, если только у него есть соответствующие органы и нервные структуры. У представителей многих (если не большинства) видов выражена наследственно обусловленная предрасположенность к формированию определенных ассоциативных связей, некоторые ассоциативные связи могут формироваться только в определенные периоды жизни (здесь стоит вспомнить об импринтинге), а выученные последовательности действий могут со временем сдвигаться в сторону инстинктивных стереотипов поведения (Reznikova, 2007). Речь идет о поиске поведенческих индикаторов, которые позволяют выделить генетически программируемые формы поведения, которые являются составляющими видовых стереотипов. Наличие критического периода для обучения определенной последовательности действий можно рассматривать как один из таких индикаторов.

Следует отметить, что биологи легко принимают идею о том, что “агрокультура” у муравьев, выращивающих грибы (около 200 видов трибы *Attini*), складывается из поведенческих моделей, “застывших” 50 миллионов лет назад (Mueller et al., 2005), однако им трудно смириться с мыслью, что “культура молота и наковальни” у шимпанзе может быть основана не только на социальном обучении, но и на генетической предрасположенности к определенным формам поведения, которая в одних популяциях есть, а в других – нет. Между тем принципы обучения и даже когнитивные возможности во многом сходны у позвоночных и беспозвоночных животных (Мазохин-Поршняков, 1969, 1989; Длусский, 1984). Забывая об этом, исследователи часто бывают склонны распространение сложных поведенческих моделей в группировках дельфинов или антропоидов объяснять, прежде всего, становлением культурных традиций, хотя за каждой из таких традиций может скрываться генетическая предрасположенность, а, возможно, и распределенное социальное обучение.

Одним из примеров, иллюстрирующих это предположение, является специфическая поведенческая модель груминга у шимпанзе, получившая название “груминг рука об руку” (McGrew, Tutin, 1978). Пара шимпанзе принимает при груминге характерную позу, напоминающую букву А, так как животные сцепляют высоко поднятые руки, а свободными руками перебирают друг другу шерсть. Когда группа устраивается на отдых, можно видеть то и дело вздымающиеся руки животных, взаимодействующих подобным образом (Whiten, 2005). Эта поза характерна лишь для немногих популяций шимпанзе, и она вынесена на обложку книги Мак Грю “Культурные шимпанзе” (McGrew, 2004) как показательный пример традиций, передающихся исключительно *культурным путем*. Однако детальное исследование, в котором сопоставлялось поведение 90 обезьян разного возраста из 4 популяций, показало, что культурная составляющая является только одним из факторов, определяющих развитие этого поведения, наряду с предрасположенностью к наследованию определенного моторного стереотипа (Leeuwen et al., 2012).

Еще один яркий пример, когда результаты наших экспериментов на муравьях помогают предложить более простое объяснение *культурному* поведению животных, касается формирования орудийной деятельности у новокаледонских ворон *Corvus moneduloides*. В естественных условиях эти птицы достают насекомых из трещин в коре деревьев с помощью преобразованных частей растений. В лаборатории вороны демонстрируют чудеса сообразительности при решении инструментальных задач: они успешно достают корм с помощью палочек и кусков проволоки, легко преобразуя их в соответствии с заданием (Kacelnik, 2009). Они, таким образом, способны решать орудийную задачу в новой ситуации, изготавливают орудия из неприродных материалов и могут последовательно употреблять несколько орудий (Багоцкая и др., 2010). В проявлении гибкого инструментального поведения эти птицы значительно опережают детей, не достигших восьмилетнего возраста (Beck et al., 2011). Это связывают со специфическими особенностями ассоциативных зон мозга новокаледонских ворон (Mehlhorn et al., 2010). На основании столь хорошо развитых когнитивных способностей птиц исследователи полагают, что стандартизация инструментов, используемых воронами в природных популяциях, связана скорее с памятью, опытом и культурной преемственностью, чем со строгой привязанностью к наследственной программе (Hunt, Gray, 2003; Rutz, St Clair, 2012). Однако высокая специализация орудийного поведения в природе и

100% “охват” всех членов изученных популяций наводит нас на мысль о существенной роли наследственной компоненты в формировании базовых стереотипов орудийной деятельности у данного вида. В пользу этого предположения говорят результаты онтогенетических исследований. Роль наследственно закрепленных “заготовок” двигательных актов оказалась весьма существенной в формировании орудийного поведения этих птиц. Это показано в экспериментах, в которых четыре птенца с самого раннего возраста воспитывались в лаборатории (Kenward et al., 2005). Всем птенцам в одинаковом возрасте предъявили плотные листья растения, служащие воронам в естественных условиях материалом для изготовления “грабель”, с помощью которых они достают личинок насекомых из-под коры деревьев. Один птенец с первого же испытания продемонстрировал эффективную последовательность действий по принципу “все и сразу” (как и наши муравьи – охотники) и добыл личинку из щели. Впоследствии он неоднократно повторял успешные действия. Остальные птицы манипулировали с листьями, однако им требовалась длительная многодневная достройка стереотипа орудийного поведения. Эти результаты позволяют предположить, что в популяциях новокаледонских ворон имеются носители целостного стереотипа орудийного поведения, которые, возможно, служат “катализаторами” для проявления этого поведения у птиц, обладающих лишь фрагментами врожденной программы. Это не исключает когнитивной компоненты в орудийной деятельности ворон, на которой настаивают авторы продолжающихся исследований (Bluff et al., 2007), однако основой для инноваций у этого вида служит, по-видимому, видовой стереотип, имеющий явно выраженную наследственную составляющую.

Возможно, что инновации распространяются в популяциях на основе подражания или имитации (самых сложных форм социального обучения), а элементы видотипического поведения – на основе значительно более простой формы – социального облегчения. Можно предсказать, что инновации, опирающиеся на матрицу врожденных стереотипов, будут распространяться в группировках животных достаточно быстро. Видимо так происходило распространение новой техники охоты у горбатых китов, которые загоняют стаи рыб, хлопая хвостом по воде (Allen et al., 2013), а также приемов групповой охоты косаток, которые вместе поднимают волну и смыывают с льдины тюленей (Pitman, Durban, 2012). Инновации, придуманные отдельными “животными-гениями”, имеют мало шансов укорениться в группировках

животных, так как они распространяются в вязкой среде носителей видотипических стереотипов, и лишь немногие особи способны “подхватить знамя” инновации и нести его достаточно долго, так, чтобы произошла передача новой формы поведения из поколения в поколение путем сигнальной наследственности. Примерами могут служить использование копья для ловли рыбы, отмеченное у двух особей в одной из популяций орангутанов (Schuster et al., 2008), использование гориллой палки для измерения глубины водоема (Breuer et al., 2005), изобретение гориллой “лестницы” из стебля бамбука, чтобы подтянуть к себе детеныша (Grueter et al., 2013).

В целом гипотеза распределенного социального обучения позволяет объяснить распространение поведенческих моделей в сообществах животных более простым путем, чем с помощью культурной преемственности. Если в сообществе присутствуют носители целостных поведенческих стереотипов, то у носителей “спящих” фрагментов программ поведения достройка до целостной поведенческой модели может происходить за счет социального облегчения, т.е. формы социального обучения, значительно более простой, чем подражание. Достаточно, чтобы в поле зрения был исполнитель целостного стереотипа. Можно полагать, что распределенное социальное обучение подчиняется закономерности кумулятивного эффекта, и частота встреч с носителями целостного стереотипа увеличивает скорость его распространения в популяции. Таким образом, адаптивные возможности популяций могут быть расширены достаточно “экономичным” путем: животные могут не владеть *культурой*, но они и не должны быть “оборудованы” сложными поведенческими стереотипами на все случаи жизни, достаточно лишь обладать отдельными “заготовками” и способностью к самым простым формам социального обучения. Можно полагать, в итоге, что генетическая предрасположенность – лучший “учитель” для животных, по крайней мере для многих из них.

Авторы благодарны З.А. Зориной и А.В. Маркову за обсуждение рукописи на разных стадиях ее подготовки. Статья подготовлена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-14-00603).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайен М., 1986. Общественные насекомые. М.: Мир. 400 с.
 Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А., 2010. Сравнительное исследование способности врановых

- птиц к решению задачи на добывание подвешенной приманки // Журн. высш. нерв. деятельности. Т. 69. № 3. С. 321–329.
- Брюер С., 1982. Шимпанзе горы Ассерик. М.: Мир. 279 с.
- Длусский Г.М., 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука. С. 3–25.
- Длусский Г.М., 1993. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Фиджи, Тонга и Самоа и проблема формирования островных фаун // Зоол. журн. Т. 72. № 6. С. 52–65.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И., 2013. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ. 383 с.
- Ладыгина-Котс Н.Н., 1935. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М.: Изд-во АН СССР. 398 с.
- Лобаиёв М.Е., 1961. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 3–11.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1969. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. Т. 48. С. 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г.А., 1989. Как оценить интеллект животных? // Природа. № 4. С. 18–25.
- Пантелеева С.Н., 2004. Взаимодействие муравьев и ногохвосток как охотников и массовой добычи. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных. 24 с.
- Пантелеева С.Н., Данзанов Ж.А., Резникова Ж.И., 2010. Оценка сложности поведенческих стереотипов у муравьев на примере анализа охотничьего поведения *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т. 89. № 12. С. 500–509.
- Промптов А.Н., 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // ДАН СССР. Т. 27. № 2. С. 240–244.
- Резникова Ж.И., 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Резникова Ж.И., 2000. Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы). Ч. II. М.: Научный мир. 208 с.
- Резникова Ж.И., 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж.И., 2005. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 580 с.
- Резникова Ж.И., 2006. Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когнитивных возможностей животных // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 1. С. 3–32.
- Резникова Ж.И., 2007. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи соврем. биологии. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж.И., 2009а. Когнитивное поведение животных, его адаптивная функция и закономерности формирования // Вестн. НГУ. Сер. Психология. Т. 3. Вып. 2. С. 53–68.
- Резникова Ж.И., 2009б. Социальное обучение у животных // Природа. № 5. С. 3–12.
- Резникова Ж.И., 2011. Когнитивное поведение животных и его развитие в онтогенезе // Теория развития. М.: Языки славянских культур. С. 279–315.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2001. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // ДАН. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 3. № 3. С. 234–242.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2005. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // ДАН. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Левенец Я.В., 2014. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей Колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии // Журн. эксперим. психологии. Т. 7. № 3. С. 112–125.
- Филатова О.А., Гузев М.А., Федутин И.Д., Бурдин А.М., Хойт Э., 2013. Зависимость акустической сигнализации косаток (*Orcinus orca*) от типа активности и социального контекста // Зоол. журн. Т. 92. № 5. С. 612–618.
- Фирсов Л.А., 1977. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука. 162 с.
- Allen J., Weinrich M., Hoppitt W., Rendell L., 2013. Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobe-tail feeding in humpback whales // Science. V. 340. № 6131. P. 485–488.
- Beck S.R., Apperly I.A., Chappell J., Guthrie C., Cutting N., 2011. Making tools isn't child's play // Cognition. V. 119. P. 301–306.
- Biro D., Inoue-Nakamura N., Tonooka R., Yamakoshi G., Sousa C., Matsuzawa T., 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments // Animal Cognition. V. 6. P. 213–223.
- Bluff L.A., Weir A.A.S., Rutz C., Wimpenny J.H., Kacelnik A., 2007. Tool-related cognition in New

- Caledonian crows // *Comparative Cognition & Behavior Reviews*. V. 2. P. 1–25.
- Bonnie K.E., Horner V., Whiten A., Waal F.B.M., de, 2007. Spread of arbitrary conventions among chimpanzees: a controlled experiment // *Proc. R. Soc. B*. 274. P. 367–372.
- Breuer T., Ndooundou-Hockemba M., Fishlock V., 2005. First Observation of Tool Use in Wild Gorillas // *PLoS Biol*. V. 3. P. 2014–2043.
- Filatova O.A., Deecke V.B., Ford J.K.B., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Guzeev M.A., Burdin A.M., Hoyt E., 2012. Call diversity in the North Pacific killer whale populations: implications for dialect evolution and population history // *Anim. Behaviour*. V. 83. P. 595–603.
- Goodall J., 1970. Tool using in primates and other vertebrates // *Advances in the Study of Behavior*. N.Y.: Acad. Press. V. 3. P. 195–249.
- Gruber T., Muller M.N., Strimling P., Wrangham R., Zuberbühler K., 2009. Wild chimpanzees rely on cultural knowledge to solve an experimental honey acquisition task // *Current biology*. V. 19. P. 1806–1810.
- Grueter C.C., Robbins M.M., Ndagijimana F., Stoinski T.S., 2013. Possible tool use in a mountain gorilla // *Behavioural Processes*. V. 100. P. 160–162.
- Hardus M.E., Lameria A.R., Schaik C.P., van, Wich S.A., 2009. Tool use in wild orangutans modifies sound production: a functionally deceptive innovation? // *Proc. Biol. Sci.* V. 276. № 1673. P. 3689–3694.
- Hinde R.A., Fisher J., 1951. Further observations on the opening of milk bottles by birds // *British Birds*. V. 44. P. 393–396.
- Horner V., Whiten A., Flynn E., Waal F.B.M., de, 2006. Faithful copying of foraging techniques along cultural transmission chains by chimpanzees and children // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 103. P. 13878–13883.
- Hunt G.R., Gray R.D., 2003. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows // *Proc. Royal Soc. L. B.* V. 270. P. 867–874.
- Kacelnik A., 2009. Tools for thought or thoughts for tools? // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 106. P. 10071–10072.
- Kawamura S., 1959. The process of sub-culture propagation among Japanese macaques // *Primates*. V. 2. P. 43–60.
- Kenward B., Weir A.A.S., Rutz C., Kacelnik A., 2005. Tool manufacture by naïve juvenile crows // *Nature*. V. 433. P. 121–122.
- Kloft W., 1960. Die Trophobie zwischen Waldamesien und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengewebe // *Entomophaga*. H. 5. S. 43–54.
- Kopps A.M., Ackermann C.Y., Sherwin W.B., Allen S.J., Bejder L., Krützen M., 2014. Cultural transmission of tool use combined with habitat specializations leads to fine-scale genetic structure in bottlenose dolphins // *Proc. R. Soc. B*. V. 281. DOI: 10.1098/rspb.2013.3245.
- Krützen M., Mann J., Heithaus M., Connor R., Bejder L., Sherwin B., 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins // *Proc. Natl. Acad. Sci.* V. 105. P. 8939–8943.
- Leca J.-B., Gunst N., Huffman M.A., 2007. Japanese macaque cultures: inter- and intra troop behavioral variability of stone handling patterns across 10 troops // *Behaviour*. V. 144. P. 251–281.
- Leca J.B., Gunst N., Huffman M., 2011. Complexity in object manipulation by Japanese macaques (*Macaca fuscata*): a cross-sectional analysis of manual coordination in stone handling patterns // *J. Comp. Psychol.* V. 125. № 1. P. 61–71.
- Leeuwen E.J.C., van, Cronin K.A., Haun D.B.M., Mundry R., Bodamer M.D., 2012. Neighbouring chimpanzee communities show different preferences in social grooming behaviour // *Proc. R. Soc. B*. DOI: 10.1098/rspb.2012.1543.
- Lefebvre L., 2013. Brains, innovations, tools and cultural transmission in birds, non-human primates, and fossil hominins // *Frontiers in human neuroscience*. 7. Published online 2013 Jun 6. DOI: 10.3389/fnhum.2013.00245.
- McGrew W.C., 2004. *The cultured chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 248 p.
- McGrew W.C., Tutin C.E.G., 1978. Evidence for a social custom in wild chimpanzees? // *Man*. V. 13. P. 234–51.
- Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Günthürkün O., 2010. Tool-making New Caledonian crows have large associative brain areas // *Brain, Behavior and Evolution*. V. 75. P. 63–70.
- Mueller U.G., Gerardo N., Schultz T.R., Aanen D., Six D., 2005. The evolution of agriculture in insects // *Ann. Rev. Ecol. System*. V. 36. P. 563–569.
- Nagell K., Olguin K., Tomasello M., 1993. Processes of social learning in the tool use of chimpanzees and human children // *J. Comp. Psychol.* V. 107. P. 174–186.
- Panteleeva S., Reznikova Zh., 2005. The ontogeny of complex hunting pattern in ants: impact of innate behaviour, individual and social learning // XXIX International Ethological Conference. Budapest. Hungary. P. 168.
- Panteleeva S., Reznikova Zh., 2009. An ants' way to ape: distributed social learning based on triggering dormant incomplete behavioural patterns // XXXI International Ethological Conference. Renne. France. P. 74.
- Pitman R.L., Durban J.W., 2012. Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters // *Marine Mammal Sci.* V. 28. P. 16–36.

- Prinzig A.*, 1997. Spatial and temporal use of microhabitats as a key strategy for the colonization of tree bark by *Entomobrya nivalis* L. (Collembola, Entomobriidae) // *Canopy Arthropods*. London. P. 453–476.
- Reader S.M., Laland K.N.*, 2003. *Animal innovation*. Oxford: Oxford Univ. Press. 580 p.
- Reznikova J. (Zh.)*, 1982. Interspecific communication between ants // *Behaviour*. V. 80. P. 84–95.
- Reznikova Zh.*, 2001. Interspecific and intraspecific social learning in ants // *Advances in Ethology*. Blackwell Sciences. V. 36. P. 108–109.
- Reznikova Zh.*, 2007. *Animal Intelligence. From individual to social cognition*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 488 p.
- Reznikova Zh., Panteleeva S.*, 2007. Folk culture for animals: distributed social learning // XXX International Ethological Conference. Halifax. Canada. P. 38.
- Reznikova Zh., Panteleeva S.*, 2008. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // *Acta Ethologica*. V. 11. № 2. P. 73–80.
- Rutz C., St Clair J.J.H.*, 2012. The evolutionary origins and ecology context of tool use in New Caledonian crows // *Behavioral Processes*. V. 89. P. 153–165.
- Ryabko B., Reznikova Zh., Druzyaka A., Panteleeva S.*, 2013. Using ideas of Kolmogorov complexity for studying biological texts // *Theory Computing Systems*. V. 52. P. 133–147.
- Schaik C.P., van, Ancrenaz M., Borgen G., Galdikas B., Knott C.D., Singleton I., Suzuki A., Utami S.S., Merrill M.Y.*, 2003. Orangutan cultures and the evolution of material culture // *Science*. V. 299. P. 102–105.
- Schuster G., Smits W., Ullal J.*, 2008. *Thinkers of the Jungle: The Orangutan Report – Pictures, Facts, Background*. H.F. Ullmann Publishing. 320 p.
- Tennie C., Call J., Tomasello M.*, 2009. Ratcheting up the ratchet: On the evolution of cumulative culture // *Phil. Trans. Royal Soc. B*. № 364. P. 2405–2415.
- Waal F.B.M., de, Seres M.*, 1997. Propagation of handclasp grooming among captive chimpanzees // *Amer. J. Primatol.* V. 43. P. 339–346.
- Whiten A.*, 2005. The second inheritance system of chimpanzees and humans // *Nature*. V. 437. P. 52–55.
- Whiten A.*, 2013. Humans are not alone in computing how others see the world // *Animal Behaviour*. V. 86. № 2. P. 213–221.
- Whiten A., Horner V., Waal F.B.M., de*, 2005. Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees // *Nature*. V. 437. P. 737–740.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C.E., Wrangham R.W., Boesch C.*, 1999. Culture in chimpanzees // *Nature*. V. 399. P. 682–685.

Possible evolutionary mechanisms of ‘culture’ in animals: The hypothesis of distributed social learning

Zh. I. Reznikova, S. N. Panteleeva

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS,
and Novosibirsk State University
630091 Novosibirsk, Frunze, 11
e-mail: zhanna@reznikova.net*

There is a plethora of works on the origin and genesis of behavioral traditions in different animal species. Nevertheless, it still remains unclear as for which factors facilitate and which factors hinder the spreading those forms of behavior that are new for a population. Here, we present an analytical review on the topic, considering also the results of studies on ‘culture’ in animals and analyzing contradictions that arise when attempting to clarify the ethological mechanisms of cultural succession. The hypothesis of ‘distributed social learning’ is formulated, meaning that for spreading of complex behavioral stereotypes in a population the presence of few carriers of consistent stereotypes is enough under the condition that the rest of animals carry incomplete genetic programmes that start up these stereotypes. Existence of ‘dormant’ fragments of such programmes determines an inborn predisposition of their bearer to perform a certain sequence of acts. To complete the consistent stereotype, the simplest forms of social learning (‘social alleviation’) turn to be enough. The hypothesis is examined at the behavioral level and supported by experimental data obtained when studying the scenarios of hunting behavior development in ants *Myrmica rubra* L. It makes possible to explain the spreading of behavioral models in animal communities in a simpler way than cultural succession.