

Ж. И. Резникова¹, С. Н. Пантелеева²

Новосибирский государственный университет
ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия
Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091, Россия
E-mail: ¹ zhanna@reznikova.net; ² psafia@mail.ru

«КУЛЬТУРНОЕ» И «НЕКУЛЬТУРНОЕ» ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ: НОВАЯ ФОРМА СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ *

Обсуждается «культура» у животных, основанная на новой, экспериментально выявленной нами, форме социального обучения: «распределенном социальном обучении». Наша гипотеза заключается в следующем: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов (действующих по принципу «все и сразу»), если остальные животные являются носителями неполных генетических программ («спящих фрагментов» поведения), запускающих эти стереотипы. Распространение стереотипов поведения в группировках животных основано на простых формах социального обучения.

Ключевые слова: культура, распределенное социальное обучение, поведенческие традиции, охотничье поведение, муравьи.

Развитие когнитивной этологии, появление новых экспериментальных методов, способствующих раскрытию новых возможностей интеллекта животных [Reznikova, 2007], вызвало новую волну интереса к передаче поведенческих признаков между поколениями животных на основе обучения. Проявлению и становлению поведенческих традиций у разных видов животных посвящено огромное количество работ (см. обзоры [Резникова, 2004; 2005; 2006]). Однако до сих пор остается неясным, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для популяции форм поведения.

Две ситуации вошли во все учебники по поведению как классические примеры «культуры» у животных. В первом примере речь идет о британских синицах, 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 предложили термин *культурная преемственность* для описания феномена передачи навыков путем подражания. Второй пример связан с «культурой мытья овощей» у японских ма-

каков [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», по крайней мере, на количественном уровне. 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 приобретает 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 вышепри-

* Работа поддержана грантом РФФИ (08-04-00489).

веденных примера, таким образом, относятся к поведенческим традициям. Количественная разница существенна, однако суть у этих явлений одна и та же: речь идет о культурной преемственности, и основным этологическим механизмом распространения новых форм поведения является *социальное обучение*, опирающееся на опыт, приобретенный в результате наблюдений за действиями других особей.

Поведенческие традиции описаны у разных видов обезьян, ворон, крыс и других животных, обладающих сложной социальной и психической деятельностью (см. обзор [Резникова, 2004]). Интересным примером является недавнее открытие распространения 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 роstrум, облегчая себе задачу добывания придонных животных [Krützen et al., 2005]. Наблюдения и ДНК-анализ позволили предположить, что поведенческая традиция распространяется путем социального обучения от матерей к детям, а «автором» инновации является одна самка, «Ева-губконосица», как шутят исследователи.

«Очаги культуры» 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 одного вида различаются сразу по многим поведенческим моделям, поэтому речь может идти о специфичных «культурах», если только будет доказано, что эти модели распространяются путем социального обучения.

За шимпанзе наблюдали в 7 разных местобитаниях Африки [McGrew, 2004; Whiten et al., 1999]. Длительность наблюдений в сумме, по данным всех соавторов, составила 151 год. Было выделено 39 устойчивых поведенческих моделей, которые различались в пространственно разделенных группировках. Представители разных «культур» по-разному использовали орудия для добывания пищи, у них различались ритуальные танцы и способы сооружения укрытий [Резникова, 2005; 2006].

Исследуя 6 популяций орангутанов на островах Борнео и Суматра, приматологи вы-

делили 24 модели поведения, которые могут быть рассмотрены как культурные варианты [Schaik et al., 2003]. Среди них использование листьев как салфеток и «перчаток», защищающих пальцы от колючек, шипов и ядовитых выделений, использование палочек для выуживания насекомых из отверстий и для чesания, использование плотных листьев для того, чтобы прижимать их к губам и издавать специфические гудящие звуки. Особенно интересен пример «культурного» использования орудий (палочек) для выуживания сердцевин из колючих плодов. Только в одной из шести популяций наблюдалось подобное поведение, несмотря на то, что у других в распоряжении было вдоволь как колючих плодов, так и палочек. По мнению исследователей, речь идет о «культурных границах», разделяющих популяции.

Вопрос о роли сигнальной наследственности [Лобашев, 1961] в формировании поведенческих традиций является ключевым и требует специальных исследований. Ценными являются редкие случаи многолетнего мониторинга «очагов культуры» животных с момента их возникновения. Так, в одной популяции японских макаков в 1979 г. было впервые зафиксировано применение камня для раскалывания орехов молодой самкой. Оказалось, что навыки распространяются от молодых особей к их матерям и товарищам по играм, а в следующем поколении – от матерей к детям. Спустя 20 лет техникой владели 80 % членов популяции [Leca et al., 2007]. Исследователи сравнили действия макаков-неофитов и обезьян, принадлежащих к географически удаленной популяции, в которой камни использовались с «незапамятных» времен. Стереотипы поведения в этих популяциях оказались неразличимы. Это дает основания полагать, что двигательные комплексы, лежащие в основе орудийной деятельности, обладают явно выраженной видовой спецификой и имеют наследственную основу.

В то же время наблюдения за популяциями «культурных» шимпанзе выявляют множество примеров гибели потенциально полезных инноваций вместе с «изобретателями» новых форм поведения. Так, обезьяны, обитающие в национальных парках Таи и Боссу, используют для разбивания орехов камни в качестве молотков и наковален. Приматологи называ-

ют эти две группировки популяциями «щелкунчиков». Шимпанзе Махале и Гомбе 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 этого не произошло, и «щелкунчиками» члены этой популяции так и не стали [Whiten et al., 1999].

Подобные примеры заставляют нас более внимательно относиться к исследованию механизмов распространения новых для популяций форм поведения и задуматься о роли не только социальной, но и генетической наследственности в формировании поведенческих традиций в популяциях. Представляется актуальной задача поиска универсальных форм социального обучения, включающих компоненты как инновационного, так и генетически обусловленного поведения, основанного на видотипической предрасположенности животных к выполнению определенных поведенческих актов или их последовательностей.

В нашей работе обсуждается альтернативный путь к «культуре» у животных, основанный на новой, экспериментально выявленной нами форме социального обучения – *распределенном социальном обучении*. Наша гипотеза 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 простых форм социального обучения. Мы назвали такое социальное обучение *распределенным*, поскольку речь идет о фрагментах поведенческих программ и о целостных программах, распределенных между разными членами популяции.

Гипотеза *распределенного социального обучения* (distributed social learning) обсуждалась на международных этологических конференциях [Panteleeva, Reznikova, 2005; Reznikova, Panteleeva, 2007].

Мы проверяем гипотезу *распределенного социального обучения* на поведенческом уровне. Для этого исследуется индивидуальная вариабельность сценариев развития поведенческих стереотипов. В статье дается экспериментальное обоснование *распределенного социального обучения* на основе исследования онтогенетического развития сложных стереотипов охотничьего поведения у муравьев. Эти насекомые, наряду с особенностями, обусловленными эусоциальной структурой сообщества, обладают гибким индивидуальным поведением и демонстрируют все известные формы обучения на достаточно высоком уровне [Резникова, 2007]). Ранее была экспериментально показана способность муравьев к социальному обучению [Reznikova, 1982; 2001].

Методы и результаты экспериментов

Роль социального обучения в развитии охотничьего поведения муравьев изучалась нами на примере *Myrmica rubra* – массовых обитателей подстильно-почвенного яруса бореальной зоны. Охотничье поведение муравьев в естественных условиях исследовалось в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка, онтогенез поведения изучался в лабораторных экспериментах. Исследовался процесс охоты муравьев на прыгающих ногохвосток *Collembola*. В полевых опытах процесс охоты наблюдали в стеклянных контейнерах (диаметром 6 см, высотой 12 см), вкопанных в почву вблизи гнезд *Myrmica rubra*. Контейнеры с гипсовым увлажненным дном содержали прозрачный субстрат (нарезанную пластиковую соломку), имитирующий для насекомых лесную подстилку и при этом не мешающий видеосъемке. В контейнеры помещали по 30 живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus*; по мере изъятия жертв муравьями добавляли новых. Это соответствует природной ситуации в местах с высокой численностью ногохвосток. Наблюдения проводили на шести семьях муравьев, в периоды их высокой активности, с 9 до 12 и с 17 до 19 (всего 160 ч). В экспериментах с контейнерами 20 муравьев из каждого гнезда помещали в контейнер по очереди, с помощью мягкой кисточки, и фиксировали все их контакты с ногохвостками путем анализа видеосъемки. Контейнеры помещались вблизи гнезд только на

время наблюдений, в остальное время муравьи не имели к ним доступа.

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 7 дней. При этом сравнивалась охотничья активность семей, расположенных на участках с различной численностью ногохвосток. Динамическая плотность ногохвосток оценивалась на каждом участке с помощью прозрачной пластинки 225 см², положенной на поверхность лесной подстилки. Вблизи каждого гнезда муравьев учеты динамической плотности ногохвосток проводились на четырех площадках по 10 раз на каждой.

В лабораторных экспериментах мы исследовали развитие в имагинальном онтогенезе муравьев сложного стереотипа охотничьего поведения. Сравнивали поведение муравьев из контрольной («дикой») семьи и четырех «наивных» семей, состоящих из муравьев, выращенных в лаборатории из куколок. Важно отметить, что исходные семьи были полигинными, т. е. рабочие муравьи были потомками не менее, чем 20 самок. Поэтому, хотя мы использовали только одну контрольную семью, рабочие особи в ней были генетически переменны. То же можно сказать и о наивных семьях. Каждая лабораторная семья состояла из 300 рабочих и самки с расплодом. Наивные муравьи были изолированы от контактов с «дикими». Для наблюдений за охотничьей деятельностью муравьев их помещали поочередно в контейнеры с ногохвостками при тех же условиях, что и в полевых опытах. В наивных семьях 123 индивидуально помеченных особи тестировались поочередно, в возрасте 2, 7, 14, 30 и 60 дней после выхода из куколки. Муравьи рода *Myrmica* в возрасте 30 дней считаются полностью физиологически зрелыми [Брайен, 1986]. Муравьев помещали в контейнер по одному, с помощью мягкой кисточки, и фиксировали все их реакции в течение 15 минут. Было проведено 214 тестов с контрольной семьей и 209 тестов с наивными муравьями, что составило в сумме 80 часов наблюдений. Для более детального наблюдения за взаимодействием муравьев и ногохвосток 25 членов наивной семьи (в возрасте от 1 до 2 месяцев) и 25 муравьев из контрольной семьи также помеща-

лись в контейнер с ногохвостками по одному, но время их пребывания в контейнере не ограничивалось.

Исследования индивидуальной вариативности сценариев развития охотничьего поведения у муравьев проводились на примере *M. rubra*, охотящихся на ногохвосток. До недавнего времени считалось, что муравьи рода *Myrmica*, обычные и многочисленные обитатели подстилки и почвы в бореальной зоне, являются сборщиками мертвых беспозвоночных и не способны к активной охоте. Известно, что ногохвостки (*Collembola*) составляют существенную часть добычи *Myrmica*, но ранее предполагалось, что муравьи собирают коллембол, утративших подвижность после линьки, или погибших [Резникова, 1982]. 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 отсутствие столь же массовых охотников на эту добычу вызывало недоумение экологов. Ранее охота на ногохвосток рассматривалась в ряду экзотических феноменов. Специализированными охотниками на коллембол и других мелких прыгающих насекомых являются муравьи рода *Odontomachus* (подсемейство Ponerinae), обладающие захлопывающимися мандибулами-«ловушками». Эти муравьи обитают в Южной Америке, тропической Азии, Австралии и Африке. Мы впервые продемонстрировали способность к охоте на ногохвосток у массовых мелких муравьев-стратобионтов, широко распространенных в бореальной зоне (*Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*) и описали стереотипы их поведения при поимке прыгающей добычи [Резникова, Пантелеева, 2001]. У *M. rubra* действия муравья-охотника включают обнаружение добычи, быстрый «наскок» на нее сверху и хватание за передний конец тела и, наконец, удар жалом [Резникова, Пантелеева, 2003]. Этот стереотип можно назвать «атакой наскоком». Следует отметить, что обнаруженный нами стереотип поведения носит характер комплекса фиксированных действий (КФД) [Резникова, 2005]. Он является практически «неделимым», по крайней мере, в своем внешнем проявлении. Наши наблюдения показали, что если добыча ускользает от охотни-

ка, муравей все равно щелкает мандибулами, а в некоторых случаях еще и подгибает брюшко с жалом, демонстрируя КФД целиком.

Мы выбрали для детального исследования стереотип «атака наскоком» у *M. rubra*. Ранее, сравнивая охотничью активность 11 семей этого вида в местообитаниях с разной численностью ногохвосток, мы выявили связь между динамической плотностью ногохвосток и количеством успешных охотников в экспериментальных контейнерах. В прежних опытах муравьи могли посещать контейнеры с потенциальной добычей свободно. 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 % [Резникова, Пантелеева, 2001]. В данной работе мы сравнивали реакцию на ногохвосток у муравьев, помещаемых в контейнер по одному. Фиксировалось количество охотничьих выпадов по отношению к потенциальной добыче. Оказалось, что в местообитаниях, бедных коллемболами, муравьи, помещенные в контейнер, совершали в десятки раз меньше выпадов, чем муравьи из семей, обитающих на участках с высокой численностью коллембол. Большинство муравьев, сталкиваясь с ногохвостками в экспериментальных контейнерах, не проявляли 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 завершились успехом.

Можно было бы предположить, что мы имеем дело с локальной «муравьиной культурой»: в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи освоили процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами. В качестве альтернативы можно рассмотреть гипотезу «жертва-релизер»: стимулы, получаемые от потенциальной добычи, высвобождают генетически запрограммированные реакции муравьев, и стереотип охотничьего поведения впоследствии «достраивается» за счет индивидуального опыта. Как будет ясно из последующего анализа, обе гипотезы пришлось отвергнуть в пользу третьей – гипотезы распределенного социального обучения.

Гипотеза «жертва-релизер» предполагает наличие врожденного шаблона восприятия потенциальной добычи («образа добычи») у муравьев. Она вполне достойна проверки, так как включение у муравьев последовательности поведенческих актов на основе получаемых стимулов было выявлено ранее, при исследовании такого сложного стереотипа, как выпрашивание и получение пади у тлей – симбионтов [Резникова, Новгородова, 1998]. Этот стереотип 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 полностью и без потерь. Обсуждая возможное происхождение и механизмы проявления этой формы поведения, Клофт [Kloft, 1960] высказывал предположение, что брюшко тли в характерной позе, с предлагаемой каплей пади и поднятыми задними ногами, выглядит для муравья как голова сородича, с отрываемой каплей жидкой пищи и соответственно сложенными антеннами. Обмен жидкой углеводной пищей между членами семьи (трофаллакис) характерен не только для муравьев, но и для других общественных перепончатокрылых (пчел и ос). Речь, таким образом, идет об универсальной форме поведения. При трофаллакисе (обмене пищей) и трофобиозе (получении пади от тлей) у муравьев задействованы сходные последовательности действий и позы. Сборщики пади могут путем «выпрашивания» стимулировать тлей к выделению сладкой капли, также как при трофаллакисе одни муравьи выпрашивают, а другие предлагают пищу. Мирмекофильные виды тлей специально удерживают капли пади в течение определенного времени, ожидая стимуляции со стороны своих симбионтов [Новгородова, 2004]. Мы впервые пронаблюдали сценарий формирования трофобиоза в имагинальном онтогенезе у рыжих лесных муравьев [Резникова, Новгородова, 1998]. Эксперименты с наивными, выращенными в лаборатории, муравьями показали, что пробуждение полного стереотипа выпрашивания пади происходит у них после первого случайного контакта со сладкой каплей, выделяемой тлей. На достройку и «отглаживание» последовательности действий уходит всего лишь 60–120 минут. Присутствие более опытных (но не «диких», а также вы-

ращенных в лаборатории) муравьев ускоряет этот процесс, по-видимому, за счет социального облегчения. Однако у первых (полностью наивных) партий муравьев формирование целостного стереотипа происходит хоть и более длительно, но без затруднений. Сочетания врожденных шаблонов восприятия стимулов (в данном случае сочетание сладкой капли и характерной позы партнера) с небольшой долей индивидуального опыта оказывается вполне достаточным для формирования столь сложного поведенческого стереотипа.

Для того, чтобы проверить гипотезу о генетически запрограммированной реакции муравьев на стимулы, получаемые от добычи («жертва – релизер»), мы выясняли, как формируется стереотип охоты на прыгающую добычу в имагинальном онтогенезе муравьев. Для этого сравнивали поведение *M. rubra* из естественных семей и наивных, выращенных в лаборатории. Нас интересовали механизмы распознавания объектов потенциальной охоты муравьями, а также возможное пробуждение и совершенствование охотничьего поведения у наивных особей.

В наших экспериментах члены «дикой» семьи, взятой из богатого ногохвостками местобитания, демонстрировали высокую эффективность охоты. Из 214 тестов 116 закончились поимкой ногохвостки уже в первые 5 минут. 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 минут, но большинство их контактов с ногохвостками сопровождалось «охотничьими 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 физиологически вполне зрелыми: 27 тестирований проводилось с муравьями возраста 30 дней и 37 – с муравьями возраста 60 дней. В этом возрасте *Myrmica* занимают внегнездовую фуражировку, в частности охотой [Брайен, 1986]. Из 204 тестов только 7 закончились поимкой ногохвосток, тогда как в контрольной семье – 116 из 214. Очевидно,

что различия статистически достоверны: значение $\chi^2 = 120$ многократно превышает 3,841, достаточное при уровне значимости 0,01.

В отдельном эксперименте 25 членов наивной семьи и 25 контрольной помещались в контейнер с ногохвостками поочередно на неограниченное время. Не было обнаружено существенных различий в длительности пребывания наивных и «контрольных» муравьев в контейнерах. Из 25 наивных муравьев 6 провели там менее минуты, 5 – от 12 до 76 мин, остальные 1–5 мин. Из 25 членов контрольной семьи менее минуты в контейнере провели 7 особей, 10 – от 10 до 42 мин, и 8 – от 1 до 8 мин. Однако, как и ожидалось, поведение членов разных семей по отношению к потенциальной добыче было различным. Наивные муравьи вели себя мирно: из 25 особей 5 не контактировали с ногохвостками (хотя и проводили в контейнере до 4 мин), 16 соприкасались антеннами с ногохвостками от 1 до 7 раз, а 4 вступали в спокойные и длительные контакты с ногохвостками 9–14 раз. Члены контрольной семьи демонстрировали частые агрессивные атаки (т. е. незавершенные охотничьи выпады и атаки наскоком, завершаемые поимкой добычи), а также неагрессивные контакты, которые, однако, отличались от мирных взаимодействий с ногохвостками у наивных муравьев: члены контрольной семьи скользящим движением антенн дотрагивались до ногохвосток, временно оставляя их без внимания. Если, несмотря на различия, объединить все неагрессивные контакты, то в сумме 25 членов контрольной семьи продемонстрировали 164 агрессивных выпада (155 незавершенных и 9 завершенных атак) и 32 неагрессивных контакта, а у 25 членов наивной семьи это соотношение выглядело как 0 и 104; существенные различия очевидны.

В отдельных опытах мы помещали 6 муравьев 60-дневного возраста поочередно в контейнер с ногохвостками на более длительные периоды, до 20 часов. Несмотря на сотни контактов с потенциальной добычей за это время, ни один из муравьев не продемонстрировал охотничьего поведения.

Эти результаты показывают, что стимулы, получаемые от ногохвосток, не пробуждают охотничьего поведения у наивных муравьев, и заставляют нас отвергнуть гипотезу «жертва – релизер».

Гипотеза «муравьиной культуры» основана на ведущей роли социального обучения в формировании охотничьего поведения муравьев. Действительно, ранее было показано, что для части особей период формирования охотничьего стереотипа так долог, что он включает зимовку в гнезде [Резникова, Пантелеева, 2005]. Столь существенные различия в двух сценариях развития поведенческих стереотипов (взаимодействие с тлями – прокормителями и взаимодействие с потенциальной добычей) можно объяснить тем, что в первом случае речь идет об облигатном, а во втором – о факультативном поведении. Как упоминалось выше, в основе выпрашивания пади лежит стереотип, который используется всеми общественными перепончатокрылыми при обмене пищей. Охота же на прыгающую добычу является факультативным поведением, проявляющимся у локальных популяций некоторых видов, и вполне может объясняться укоренением навыков охоты на основе наблюдений за сородичами. Однако эта гипотеза была отвергнута, так как при исследовании поведения членов наивных семей, мы обнаружили 7 особей из 123, которые при встрече с ногохвосткой продемонстрировали весь КФД (наскок на добычу и ее поимка) по принципу «все и сразу». Охотничье поведение у них ничем не отличалось от такового у «диких» муравьев и заканчивалось успешной поимкой добычи. 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. Таким образом, процесс охоты проходил у них «вхолостую», не достигая своей конечной цели.

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 них 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 требуется многоэтапная достройка. Наши эксперименты показали, что у таких муравьев 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. Для окончательного выявления роли контактов с удачливыми охотниками в процессе достройки стереотипа у остальных муравьев требуются специальные эксперименты.

Отвергая гипотезы «жертва как релизер» и «локальная муравьиная культура», мы, как нам представляется, обладаем достаточными экспериментальными данными для поддержки третьей гипотезы – распределенное социальное обучение. Она заключается в следующем: разные муравьи обладают врожденными стереотипами поведения различной степени комплектности. Те немногочисленные особи, которые являются носителями целостных стереотипов, могут сразу адекватно реагировать на стимулы, исходящие от добычи, и у них запускается стереотипная последовательность действий, позволяющая поймать трудно уловимую жертву. Остальные члены сообщества обладают лишь фрагментами нужной поведенческой программы, которые могут достраиваться до целого за счет простых форм социального обучения.

Обсуждение

Гипотеза распределенного социального обучения, проверенная нами на поведенческом уровне на примере охотничьего поведения му-

равьев, предлагает альтернативную трактовку многим ситуациям, которые не выдерживают объяснения с точки зрения «культурной» передачи навыков в популяциях. На наш взгляд, именно недооценка генетической составляющей в поведенческой специализации популяционных группировок приводит к противоречивым трактовкам этологических механизмов распространения новых форм поведения у животных. Рассмотрим несколько примеров, допускающих различные оценки социальной и генетической составляющих в распространении навыков в группировках животных.

В недавних экспериментах было показано, что в группах взрослых шимпанзе, находящихся на полувольном содержании, новая техника добывания пищи быстро распространяется на основе подражания лидеру. Авторы использовали экспериментальный подход, ставший традиционным в области исследования социального обучения [Резникова, 2004]: сочетание методов «искусственный фрукт» и «разные способы – один результат». Искусственным фруктом называют коробку, содержащую лакомство, и снабженную запорами различной сложности, которые можно открыть разными способами. Испытуемых животных делят на две или три группы (как правило, естественные семейные или дружественные группировки), выбирают из них лидера, и каждого из лидеров обучают своему способу открывания искусственного фрукта. Если при последующих испытаниях члены соответствующих групп будут использовать тот же способ, что и их лидер, экспериментаторы могут сделать вывод о ведущей роли социального обучения в освоении навыка. В обсуждаемых экспериментах использовались сложные искусственные фрукты и исследовались разные пути распространения навыка. 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]. В другой ситуации использовали передачу навыка по цепочке, напоминающую игру в «испорченный телефон»: одна обезьяна обучала другую, та, в свою очередь, следующую и т. д. [Horner et al., 2006].

Авторы пришли к выводу, что полученные ими результаты (новая техника быстро распространяется в группах взрослых животных)

в значительной степени опровергают наблюдения, проведенные в естественных условиях, согласно которым шимпанзе могут обучиться таким сложным навыкам как использование молота и наковальни только в течение определенного критического периода в детстве [Vigo et al., 2003]. О наличии критического периода для освоения сложных «культурных» навыков 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 навыки, составляющие картину видотипического поведения.

Почему же в обсуждаемых экспериментах 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 свидетельствует о значительной роли генетической компоненты в становлении этих стереотипов. Груз врожденных правил поведения довлеет над животным 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 находящиеся в плену врожденных правил поведения. Те же шимпанзе Фирсова (1977), 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, как использовать палку для того, чтобы поднять затонувшую веревку и с ее помощью подтянуть к берегу лодку. В обсуждаемых выше экспериментах животные осваивали технику добывания пищи, далекую от естественных задач (коробочка с

запорами), тогда как в наблюдениях других авторов речь шла о проявлениях элементов видотипического поведения (использование камней и веток в качестве орудий).

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. Наличие критического периода для обучения определенной последовательности действий можно рассматривать как один из таких индикаторов.

Наше предположение о том, что чем дальше от врожденного стереотипа находится поведенческая модель, тем легче она может сформироваться (разумеется, в определенных рамках), можно проиллюстрировать результатами экспериментов, проведенных на пчелах и осах [Мазохин-Поршняков, Карцев, 1984]. Насекомым предлагали следующую задачу: на кормовом столике располагались кормушки с дозированным количеством сиропа, и фуражиру, чтобы насытиться, нужно было облететь их все. Оказалось, что у пчел есть врожденные правила поиска: запоминать внешний вид источника корма (в естественных условиях – цветка-медоноса), а затем перелетать на ближайший такой же. В эксперименте, однако, стаканчики с сиропом чередовались стаканчиками с раствором поваренной соли (опустить хоботок в соль для фуражира равносильно наказанию). Осы, у которых правила поиска менее жестко детерминируют поведение, научились новому правилу: выбирать кормушки через одну. Пчелы же этому обучиться не смогли. Такая «тупость» пчел кажется странной в свете сложных задач, требующих обобщения, классификации и абстрагирования, которые они решали в других опытах [Мазохин-Поршняков, 1969; 1989]. Однако условия задачи с облетом кор-

мушек вступили в противоречие с врожденными правилами поведения, остальные же задачи были настолько несходны с природными, что врожденные правила поиска не мешали их решению.

Мы надеемся, что этот пример предотвратит дискриминацию экспериментальных результатов, полученных нами на муравьях, по признаку «беспозвоночности». Биологи легко принимают идею о том, что «агрокультура» у 200 видов муравьев, выращивающих грибы (Attini: Formicidae), складывается из поведенческих моделей, «застывших» 50 млн 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. Забывая об этом, исследователи склонны поведение дельфинов или антропоидов объяснять становлением культурных традиций, хотя за каждой из таких традиций может скрываться генетическая предрасположенность и, возможно, определенное социальное обучение.

Одним из примеров, иллюстрирующих это положение, 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 Макгрю «Культурные шимпанзе» [McGrew, 2004] как показательный пример культурных традиций. Эту точку зрения поддерживают и исследователи Йерксовского приматологического центра, изучающие проявление данной поведенческой модели в группах шимпанзе, содержащихся в неволе [Bonnie, deWaal, 2006]. Однако тот факт, что этот поведенческий стереотип проявился по принципу «все и сразу»

у одной из самок, и модель поведения распространялась лишь среди ограниченного числа сородичей, позволяет полагать, что наследственная предрасположенность играет заметную роль в проявлении данной формы поведения [Reznikova, 2007].

Сопоставление результатов наших экспериментов на муравьях с данными, полученными недавно при изучении онтогенеза орудийного поведения новокаледонских галок *Corvus moneduloides*, позволяет применить гипотезу распределенного социального обучения к объяснению их орудийной деятельности. В естественных условиях новокаледонские галки достают насекомых из трещин в коре деревьев с помощью преобразованных частей растений. В лаборатории галки демонстрируют чудеса сообразительности при решении инструментальных задач: они успешно достают корм с помощью палочек и кусков проволоки, легко преобразуя их в соответствии с заданием. На основании столь хорошо развитых когнитивных способностей птиц исследователи полагают, что стандартизация инструментов, используемых галками в природных популяциях, связана скорее с памятью, опытом и культурными традициями, чем со строгой привязанностью к наследственной программе [Hunt, Gray, 2003]. Однако высокая специализация орудийного поведения в природе и 100 % «охват» всех членов изученных популяций наводит нас скорее на мысль о существенной роли наследственной компоненты в формировании базовых стереотипов орудийной деятельности.

В пользу этого предположения говорят результаты онтогенетических исследований. Роль наследственно закрепленных «заготовок» поведения оказалась весьма существенной в формировании орудийного поведения этих птиц. Это показано в экспериментах, в которых 4 птенца с самого раннего возраста воспитывались в лаборатории [Kenward et al., 2005]. Всем птенцам в одинаковом возрасте предъявили плотные листья растения, служащих галкам 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» и добыл личинку насекомого из щели.

Впоследствии он неоднократно повторял успешные действия. Остальные галки манипулировали с листьями, однако им требовалась длительная многодневная достройка стереотипа орудийного поведения. Эти результаты позволяют предположить, что в популяциях новокаледонских галок имеются носители целостного стереотипа орудийного поведения, которые, возможно, служат «катализаторами» для проявления этого поведения у птиц, обладающих лишь фрагментами врожденной программы, что не исключает когнитивной компоненты в орудийной деятельности галок, 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.

Гипотеза распределенного социального обучения позволяет объяснить распространение поведенческих моделей в сообществах животных более простым путем, чем с помощью культурной передачи навыков. 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. 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 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.

Список литературы

- Брайен М. Общественные насекомые. М.: Мир, 1986. 400 с.
- Брюер С. Шимпанзе горы Ассерик. М.: Мир, 1982. 279 с.

- Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. 1961. Т. 1. С. 3–11.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. 1969. Т. 48. С. 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18–25.
- Мазохин-Поршняков Г. А., Карцев В. М. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 95–118.
- Новгородова Т. А. Симбиотические отношения муравьев и тлей // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 153–166.
- Резникова Ж. И. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука, 1982. 205 с.
- Резникова Ж. И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж. И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005. 580 с.
- Резникова Ж. И. Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когнитивных возможностей животных // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 1. С. 3–32.
- Резникова Ж. И. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж. И., Новгородова Т. А. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Взаимодействие муравьев *Murgica rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // Докл. Академии наук. 2001. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Успехи современной биологии. 2003. Т. 3. № 3. С. 234–242.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // Докл. Академии наук. 2005. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977. 162 с.
- Biro D., Inoue-Nakamura N., Tonooka R., Yamakoshi G., Sousa C., Matsuzawa T. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments // *Animal Cognition*. 2003. Vol. 6. P. 213–223.
- Bluff L. A., Weir A. A. S., Rutz C., Wimpenny J. H., Kacelnik A. Tool-related cognition in New Caledonian crows // *Comparative Cognition & Behavior Reviews*. 2007. Vol. 2. P. 1–25.
- Bonnie K. E., Waal F. B. M. Copying without rewards: Socially influenced foraging decisions among brown capuchin monkeys // *Animal Cognition*. 2007. Vol. 10. P. 283–292.
- Goodall J. Tool using in primates and other vertebrates // *Advances in the Study of Behavior* / ed. D. S. Lehrman, R. A. Hinde and E. Shaw. Vol. 3. New York: Academic Press, 1970. P. 195–249.
- Hinde R. A., Fisher J. Further observations on the opening of milk bottles by birds // *British Birds*. 1951. Vol. 44. P. 393–396.
- Horner V., Whiten A., Flynn E., Waal F. B. M. Faithful copying of foraging techniques along cultural transmission chains by chimpanzees and children // *Proceedings of the National Academy of Science*. 2006. Vol. 103. P. 13878–13883.
- Hunt G. R., Gray R. D. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows // *Proceedings of the Royal Society, London, B*. 2003. Vol. 270. P. 867–874.
- Kawamura S. The process of sub-culture propagation among Japanese Macaques // *Primates*. 1959. Vol. 2. P. 43–60.
- Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A. Tool manufacture by naïve juvenile crows // *Nature*. 2005. Vol. 433. P. 121–122.
- Kloft W. Die Trophobie zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengewebe // *Entomophaga*. 1960. H. 5. S. 43–54.
- Krützen M., Mann J., Heithaus M., Connor R., Bejder L., Sherwin B. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005. Vol. 105. P. 893–943.

Leca J.-B., Gunst N., Huffman M. A. Japanese macaque cultures: inter- and intra-troop behavioral variability of stone handling patterns across 10 troops // *Behaviour*. 2007. Vol. 144. P. 251–281.

McGrew W. C. The cultured chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge University Press, 2004. 248 p.

McGrew W. C., Tutin C. E. G. Evidence for a social custom in wild chimpanzees? // *Man*. 1978. Vol. 13. P. 234–251.

Mueller U. G., Gerardo N., Schultz T. R., Aanen D., Six D. The evolution of agriculture in insects // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2005. Vol. 36. P. 563–569.

Nagell K., Olguin K., Tomasello M. Processes of social learning in the tool use of chimpanzees and human children // *Journal of Comparative Psychology*. 1993. Vol. 107. P. 174–186.

Panteleeva S., Reznikova Zh. The ontogeny of complex hunting pattern in ants: impact of innate behaviour, individual and social learning // XXIX International Ethological Conference. Budapest. Hungary, 2005. P. 168.

Reznikova J. (Zh.) Interspecific communication between ants // *Behaviour*. 1982. Vol. 80. P. 84–95.

Reznikova Zh. Interspecific and intraspecific social learning in ants // *Advances in Ethology*. 2001. Vol. 36. Blackwell Sciences. P. 108–109.

Reznikova Zh. Animal Intelligence. From individual to social cognition. Cambridge University Press: Cambridge, 2007. 488 p.

Reznikova Zh., Panteleeva S. Folk culture for animals: distributed social learning // XXX International Ethological Conference. Halifax. Canada, 2007. P. 38.

Schaik C. P. van, Ancrenaz M., Borgen G., Galdikas B., Knott C. D., Singleton I., Suzuki A., Utami S. S., Merrill M. Y. Orangutan cultures and the evolution of material culture // *Science*. 2003. Vol. 299. P. 102–105.

Whiten A. The second inheritance system of chimpanzees and humans // *Nature*. 2005. Vol. 437. P. 52–55.

Whiten A., Horner V., de Waal F. B. M. Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees // *Nature*. 2005. Vol. 437. P. 737–740.

Whitten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E., Wrangham R. W., Boesch C. Culture in chimpanzees // *Nature*. 1999. V. 399. P. 682–685.

Z. I. Reznikova, S. N. Panteleeva

«CULTURAL» AND «NON-CULTURAL» BEHAVIOUR IN ANIMALS: THE NEW FORM OF SOCIAL LEARNING

We discuss “culture” in animals based on the newly described form of social learning: distributed social learning. We suggest that initial performances by a few carriers of an “at once and entirely” available behavioural pattern propagate this pattern among specimens which have only dormant “sketches” of it. Spread of these behaviours in populations is based on relatively simple forms of social learning such as social facilitation which underlies species’ predisposition to learn certain sequences of behavioural acts.

Keywords: culture, behavioural traditions, distributed social learning, hunting behaviour, ants.

The main theme of our report is social and cognitive specialisation in animal communities. Individual’s specialisation can be based on its’ social role within local community, that is, social specialisation. Behavioural specialisation is based on individual’s inherited preferences of certain stimuli, searching images and searching rules (for example, honey bees fly flowers all over, one after another). Cognitive specialisation is based on individual’s gift for certain problems. In some situations behavioural, social, and cognitive specialisation can be congruent. Perhaps in such situations individuals are lucky to be in harmony

with their mentality and environment. May be this is the formula of happiness.

It is an intriguing problem for cognitive ethologists: is there a room for intelligence within frames of social specialisation in animal communities?

For example, if you do your duty as a baby sitter then you can hardly serve for the society as an innovator. And patriotic duties usually come into conflict with intellectual meditation

There are many gradations of social specialisation, from rigid caste division to constitutional and (or) behavioural bias towards

certain roles in groups accomplishing certain tasks.

Ants are good candidates for considering the problem of social and cognitive specialisation. Although the majority of models describe collective decision making in ants as being based on inter-relations of carriers of relatively simple behaviour repertoires, these insects are known as doing many clever things including sophisticated spatial orientation, information transfer by means of distant homing, and social learning [Reznikova, 1982; Hölldobler, Wilson, 1990].

Our field and laboratory experiments have demonstrated that high intellectual capacities in social insects' families may be restricted to only a few individuals.

In particular, all members of the hive successfully learned simple problems of discrimination, whereas tasks that required concept formation are solved by single "gifted" bees only. In other series of experiments not all members of ants' family coped with the maze problem. Instead, there were "top ten" individuals, that is, less than 10 %, which successfully navigated mazes consisting of two circles,

The problem is: How "top ten" individuals place their intellectual potential at the service of the family?

We consider two previously unknown ways of propagation of new behavioural traditions:

1) direct information transfer between individuals which learn something really new and pass this information to certain members of their community;

2) initial performances by a few carriers of "at once and entirely" behavioural patterns that are wired in their behavioural repertoire.

The first way of information transfer is based on inter-relations between highly "intellectual" scouts and small groups of foragers which are individually related with certain scouts. This sophisticated way of information transmission has been studied on ants during many years and the developed "ants' language" has been described [Ryabko, Reznikova, 1996].

Recently we have found the second (and more universal) way of propagation of new behavioural traditions in local populations studying complex hunting behaviour in ants.

Active hunting of ants for jumping springtails has been considered so far as an exotic phenomenon. Of various ant groups, only some tropical species of

the tribe Dacine equipped by snap-on mandibles have been known so far as specialised hunters for springtails. We first revealed that mass and common litter dwelling *M. rubra* can effectively switch to springtails as a mass prey. Comparing hunting activity in 11 ant families in the field, we observed a strong correlation between the successfulness of ants' hunting and the abundance of springtails in their habitats. Ants living at sites with low size of springtail populations were unable to catch such a victim in our experiments, although they were making many attempts, whereas the ants living at sites rich of springtails easily did this [Reznikova, Panteleeva, 2001; 2005].

Could it be a case of local "hunting culture" in ants? The next step was to reveal the role of social learning in springtail hunting.

We carried out 214 sessions with "wild" and 209 sessions with naïve (laboratory reared) *M. rubra* families (each family contained about 500 workers and a queen, and only active out-nest workers were tested). To observe the interaction of the ants with active prey, we put ants individually into glass containers with 30 live jumping springtails (*Tomocerus sibiricus*). Containers had a gypsum bottom covered with transparent plastic splints. This substrate was intended to mimic forest litter but was transparent and thus allowed video recording (video are available at <http://www.reznikova.net/pictures.html>). The members of the "wild" ant families caught jumping springtails rather effectively: 116 of 214 tests ended in catching the prey; in the remaining tests, ants also responded to the springtails aggressively. Springtail hunters demonstrated behaviour which was sufficiently specific. Once the ant found itself in the immediate proximity of a springtail, it attacked the prey: bent the abdomen and head to the thorax, jumped to the springtail and fell on it in the similar manner as a fox falls on a mouse. At the final stage of this behavioural sequence the ant differs sufficiently from a fox setting its sting in motion. However, naïve individuals behaved rather differently. One "Haspar Hauser" fully matured ant after another, treated a potential victim in the same friendly manner as if it were a nestmate. As our laboratory and field observations have demonstrated, it took from several weeks to several months to build up the character of a successful springtail hunter.

We nevertheless did not stop our efforts to examine naïve *Myrmica* ants in order to reveal more details of the scenario of hunting behaviour. At last,

in one of the four experimental families of equal sizes we found 7 out of 123 naive ants that were able to catch the prey, and all of them exhibited the “at once and entirely” hunting behavioural pattern which had no noticeable differences from that of the adults. So the specific stereotype of hunting behaviour may be expressed as an integrated set of behavioural sequences. However, only in a small proportion of ants was the hunting behaviour expressed at early age.

Performing of novel tasks such as switching to mass jumping prey possibly includes sophisticated mechanisms of individual and social learning. One can assume that presence of individuals equipped with an inherited complete stereotype is necessary for triggering this stereotype in other members of the population. We can call this strategy triggering dormant behavioural patterns. Carriers of whole patterns to be spread serve as catalysts of social learning. Triggering of dormant behavioural patterns can be based on a cumulative effect and then tuned by individual experience of observers.

Comparison of our results on hunting *Myrmica* with those obtained on vertebrates enables us to suggest that it could be adaptive for populations to have dormant “sketches” of complex behavioural patterns being implemented on several carriers and then distributed by means of social learning. Development study of tool use in New Caledonian Crows could be supportive for this hypothesis. These birds are known as the most prolific avian tool users [Kacelnik et al., 2004]. Explorers of tool using in this species have elaborated a hypothesis about cumulative cultural evolution. However, recent experiments with four hand-raised juvenile individuals showed that one chick spontaneously manufactured and used tools in a sophisticated manner, without any contact with

adults of its species [Kenward et al., 2005]. It is possible that this luckily found chick belongs to the same club of carriers of “at once and entirely” behavioural patterns as our several young springtail hunters, and propagation of these behaviours in populations is based on relatively simple forms of social learning such as social facilitation. To be triggered, carriers of dormant behavioural patterns should meet encounter performances of this pattern with sufficient frequencies [Reznikova, 2007].

There are several field observations and experiments illustrating the role of the cumulative effect in social learning. For example, Beck and Galef (1989) found that multiple demonstrators allowed naïve rats to learn more quickly about the proper diet. In experiments with pigeons Lefebvre and Giraldeau (1994) demonstrated that the rate of adoption of innovations increases with the number of knowledgeable “tutors” and the number of uninformed observers. In cases of triggering dormant behaviour patterns social learning underlies species’ predisposition to learn certain behaviours and does not require feats of intelligence from animals. In the absence of such predisposition in “pupils” innovations should die with the death of “tutors”. The alternative for the animals is to be intelligent enough to quickly grasp and spread innovations. It might be that this option is implemented in some populations of primates, dolphins and parrots [Whiten et al., 1999; Van Schaik et al., 2003; McGrew, 2004; Krützen et al., 2005; Gajdon et al., 2006] but it also might be that even in cases of “clever teaching” we meet the combination of innovative and predisposed behaviour. One can say that preparedness is the best teacher for animals.

Материал поступил в редколлегию 18.09.2008