

Разные пути животных к «культуре»: экспериментальное развитие концепции сигнальной наследственности*

Ж. И. Резникова, С. Н. Пантелеева

«Культура» и «поведенческие традиции» в популяциях животных

В основе концепции сигнальной наследственности, предложенной М. Е. Лобашевым (1961: 3–11), 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. Слово «сигнальная» в этом определении подразумевало преемственность концепции по отношению к учению И. П. Павлова о первой и второй сигнальной системах. Другие авторы называли такую передачу «культурной преемственностью» или даже «культурой»; в этом плане культура человечества есть воплощение сигнальной наследственности (Инге-Вечтомов 2007). Развитие когнитивной этологии, появление новых экспериментальных методов, способствующих раскрытию все новых возможностей интеллекта животных (подробно см.: Reznikova 2007), вызвало новую волну интереса к передаче поведенческих признаков между поколениями животных на основе обучения. Передачу и закрепление поведенческих традиций в популяциях животных называют сейчас «второй наследственностью» (Whiten 2005), что напрямую перекликается с концепцией сигнальной наследственности Лобашева. Проявлению и становлению поведенческих традиций и «культуры» у разных видов животных посвящено огромное количество работ (обзоры см.: Резникова 2004; 2005; 2006; McGrew 2004; Whiten 2005; Tennie *et al.* 2009). Однако до сих пор остается неясным, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению новых для популяции форм поведения. При попытках выяснения этологических механизмов «сигнальной наследственности» (более распространен термин «культурная преемственность») возникает немало противоречий. Прежде чем мы перейдем к их рассмотрению, следует разграничить понятия «культура» и «поведенческие традиции» 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 (Hinde, 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 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 по-

* Работа поддержана грантом РФФИ (08-04-00489) и программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (грант 23.6).

ведения 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 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 вышеприведенных примера, таким образом, относятся все же 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 эволюционным 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. В этой области этологов ждут новые открытия. Интересным примером является недавнее описание распространения «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).

«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 из поколения в поколение с помощью подражательного обучения. Приматологи обобщили многолетние наблюдения многих авторов в семи разных местообитаниях шимпанзе в Африке (Whiten *et al.* 1999; McGrew 2004). 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 ритуалы ухаживания и способы сооружения укрытий. Недавние 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 бревен с узкими отверстиями. Способы решения этой задачи были различными и 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 островах Борнео и Суมาตรา и выделили 24 модели поведения, которые могут быть рассмотрены как культурные варианты (van Schaik *et al.* 2003). Среди них использование листьев как салфеток и «перчаток», защищающих пальцы от колючек и ядов, использование веточек в качестве орудий, плотных листьев для того, чтобы прижимать их к губам и издавать специфические гудящие звуки. Недавно было показано, что такими звуками орангутаны пользуются для коммуникации, а возможно, и для отпугивания хищников (Hardus *et al.* 2009). Разные

популяции различаются по набору и содержанию поведенческих моделей. Показателен пример использования веток для выуживания сердцевины 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 авторов, речь идет о «культурных границах», разделяющих популяции.

Как новые формы поведения укореняются в популяциях животных? Гипотеза распределенного социального обучения

В качестве основного этологического механизма укоренения поведенческих традиций в сообществах животных исследователи, как правило, рассматривают использование подражания, имитации и «учительства». Это самые сложные формы двухстороннего 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, «окольными путями»; «учительство» – намеренная передача навыков от «донора» к «реципиенту» с обязательной затратой ресурсов (усилий, времени) со стороны «донора» (подробно см.: Резникова 2004; 2009). Однако нам кажется, что авторы часто торопятся приписать высший ранг наблюдаемому поведению и что вопросы о роли «сигнальной наследственности» в формировании поведенческих традиций требуют специальных исследований. Не умаляя роли «культурной» составляющей в передаче определенных поведенческих моделей из поколения в поколение у некоторых высокосоциальных видов животных, мы хотели бы обратить внимание на то, что даже для приматов важным фактором в формировании некоторых поведенческих традиций может оказаться генетическая компонента поведения. В этом случае нет необходимости в таких сложных (или, как выражаются этологи, «когнитивноемких») формах социального обучения, как подражание, имитация и «учительство», которые лежат в основе «культуры». Достаточно такой простой формы социального обучения, как «социальное облегчение» (social facilitation). Ее суть в том, что проявление той или иной формы поведения (в том числе и достаточно сложных поведенческих стереотипов) облегчается в присутствии конспецификов (Там же). 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 «кампользования» (трение, соударение, катание, бросание), которые применяются в основном для игры (Leca *et al.* 2007; Huffman *et al.* 2008).

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. Но одна деталь заставляет нас усомниться в ведущей роли социального обучения. Дело в том, что в обсуждаемом исследовании есть еще и сравнение действий макаков-неофитов и обезьян, принадлежащих к географически удаленной популяции, в которой камни использовались с «незапамятных» времен. Двигательные модели поведения в этих популяциях оказались неразличимы. Это дает нам основания не согласиться с объяснением авторов, основанным на исключительной роли «культурной преемственности», и предположить, что моторные стереотипы, лежащие в основе «кампользования» у макаков, обладают явно выра-

женной видовой спецификой и имеют наследственную основу; проявление и распространение соответствующих моделей поведения в популяции происходят на основе социального облегчения, то есть самой простой формы социального обучения.

Другой аргумент в пользу существенной роли наследственной предрасположенности, облегчающей усвоение определенных стереотипов поведения в группировках животных, можно усмотреть, анализируя поведение членов уже упоминавшихся пространственно разобщенных популяций 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 популяциями «щелкунчиков». Шимпанзе из заповедников Махале и Гомбе почему-то не используют таких орудий, несмотря на обилие в этих местах и камней, и твердых орехов. Дж. 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). И здесь также можно с известной долей осторожности допустить, 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.

Итак, уже при сравнении двух примеров, касающихся отдельных поведенческих традиций в группировках приматов, у нас закрадывается подозрение, что поведенческие модели с большей вероятностью укореняются в тех популяциях, где «нематериальная» (по Лобашеву, «сигнальная») наследственность имеет «материальное» обеспечение 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. Представляется актуальной задача разграничения «культурной преемственности», основанной на укоренении инноваций, и формирования 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, такие как подражание и «учительство». В то же время наша гипотеза позволяет объяснить многие ситуации наблюдаемой «культуры» у животных более простым путем.

В данной работе мы проверяем гипотезу распределенного социального обучения на поведенческом уровне на примере исследования развития сложных стереотипов охот-

ничьего поведения у муравьев в имагинальном онтогенезе. 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).

Гипотеза распределенного социального обучения (distributed social learning) обсуждалась на школе-конференции «Системный контроль генетических и цитогенетических процессов», посвященной столетию со дня рождения М. Е. Лобашева (2007 г.), и на международных этологических конференциях (Panteleeva, Reznikova 2005; 2009; Reznikova, Panteleeva 2007). Недавно опубликовано ее краткое экспериментальное обоснование (Reznikova, Panteleeva 2008).

Экспериментальное обоснование гипотезы распределенного социального обучения: исследование охотничьего поведения муравьев

Роль социального обучения в развитии охотничьего поведения муравьев мы изучали на примере *Myrmica rubra* – массовых обитателей подстильно-почвенного яруса бореальной зоны. В качестве основы для социального обучения в популяциях муравьев мы исследовали индивидуальную вариабельность сценариев развития охотничьего поведения у *M. rubra*, охотящихся на ногохвосток. Известно, что ногохвостки (подстильные жизненные формы, см.: Стебаева 1970) составляют существенную часть добычи *Myrmica*, но ранее мирмекологи полагали, что муравьи собирают коллембол, утративших подвижность после линьки или погибших (подробно см. обзор и результаты: Резникова 1983; Пантелеева 2004). 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: 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 муравьи трибы *Dacetini*, прежде всего муравьи рода *Strumigenys*, обладающие специализированными захлопывающимися мандибулами – «ловушками». Эти виды обитают в тропиках и субтропиках (Длусский 1993). Мы впервые продемонстрировали способность к охоте на прыгающих ногохвосток у массовых мелких муравьев-стратобионтов, широко распространенных в бореальной зоне (*Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*), и описали стереотипы их поведения при поимке добычи (Резникова, Пантелеева 2001). У *M. rubra* действия муравья-охотника включают обнаружение добычи, быстрый «наскок» на нее сверху, схватывание с возможным «перехватом поудобнее» и, наконец, удар жалом (Резникова, Пантелеева 2003). Этот стереотип мы назвали «атака наскоком». Он носит характер фиксированного комплекса действий (ФКД; подробно: Зорина и др. 1999) и в качестве такового является практически «неделимым»: если добыча ускользает от охотника, муравей, как правило, все равно щелкает мандибулами и подгибает брюшко с жалом, демонстрируя ФКД целиком.

Методические подходы к экспериментальным исследованиям развития сценариев охотничьего поведения у муравьев. Охотничье поведение *Myrmica rubra* в естественных условиях исследовали в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка, развитие поведения по мере взросления имаго изучали в лабораторных экспериментах.

Исследовался процесс охоты муравьев на прыгающих ногохвосток (*Collembola*). Речь идет о крупных поверхностно-подстилочных формах семейства *Tomoceridae*.

В полевых опытах процесс охоты наблюдали в стеклянных контейнерах (диаметром 6 см, высотой 12 см), вкопанных в почву вблизи шести гнезд *M. rubra*. Контейнеры с гипсовым увлажненным дном содержали прозрачный субстрат (нарезанную пластиковую соломку), имитирующий для насекомых лесную подстилку и не мешающий видеосъемке. Ранее, сравнивая охотничью активность 11 семей *M. rubra* в местообитаниях с разной численностью ногохвосток, мы выявили связь между показателями численности ногохвосток и количеством успешных охотников в экспериментальных контейнерах. В этих 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 детально исследовали реакции муравьев на ногохвосток, помещая их в контейнер по одному. 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*, 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 часов (всего 160 часов). Для того, чтобы оценить долю ногохвосток в добыче муравьев в естественных условиях, в тех же семьях в другие дни проводили учет добычи, приносимой муравьями в гнезда, в течение 7 дней (о методе подробно: Там же). Сравнивали охотничью активность семей, расположенных на участках с различной численностью ногохвосток. Показатели численности ногохвосток получали по методу, предложенному А. 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 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. «Наивные» муравьи были изолированы от контактов с «дикими» (исключая самок, но фертильные самки *Myrmica rubra* не демонстрируют охотничье поведение), и они не встречались с потенциальной добычей. Важно отметить, что исходные семьи были полигинными, то есть рабочие муравьи были потомками не менее чем 20 самок. Поэтому, хотя мы использовали только одну контрольную семью, рабочие особи в ней были генетически вариабельны. То же можно сказать и о «наивных» семьях. Каждая лабораторная семья состояла из 300 рабочих муравьев и самки с расплодом. Для того, чтобы проверить, как распределяются полные охотничьи стереотипы и их фрагменты среди будущих охотников, мы взяли как контрольную семью, так и куколок для выращивания «наивных» рабочих 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 добычи белковой пищи, необходимой им для выкармливания молоди.

Для наблюдений за охотничьей деятельностью муравьев их помещали поочередно в контейнеры с ногохвостками при таких же условиях, что и в полевых опытах. В «наивных» семьях 123 индивидуально помеченные 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 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 активных особей соответствующих возрастов. Муравьев помещали в контейнер по одному и с помощью видеокамеры фиксировали поведение каждой особи до момента поимки добычи, а если добыча не была поймана, то в течение 15 минут. Было проведено 214 тестов с муравьями из контрольной семьи 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 30 дней до 2 месяцев) и 25 муравьев из контрольной семьи также помещались в контейнер с ногохвостками по одному, но время пребывания в контейнере для каждого из них не ограничивалось.

Экспериментальная проверка гипотезы распределенного социального обучения. 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 высокой 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.

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)	Число атак на ногохвосток, произведенных в минуту, в контейнерах (среднее для 20 муравьев)	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

В качестве первой гипотезы, объясняющей различия в охотничьем поведении муравьев, обитающих в местах с различной численностью потенциальных жертв, можно было бы предположить, что мы имеем дело с локальной «поведенческой традицией» в популяциях муравьев: в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи освоили процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами. Основным этологическим механизмом, лежащим в основе этой гипотезы, является подражание, то есть одна из наиболее сложных форм социального обучения. В качестве альтернативы можно рассмотреть гипотезу «жертва как релизер»: стимулы, получаемые от потенциальной добычи, высвобождают генетически запрограммированные реакции муравьев, и стерео-

тип охотничьего поведения, вначале несовершенный, впоследствии «достраивается» за счет индивидуального опыта. Как будет ясно из последующего анализа, обе гипотезы пришлось отвергнуть в пользу третьей – гипотезы распределенного социального обучения, которая предполагает обратное соотношение между подражанием и врожденной предрасположенностью по сравнению с гипотезой «поведенческой традиции».

Гипотеза «жертва как релизер» основана на наличии врожденного шаблона восприятия потенциальной добычи («образа добычи») у муравьев. Она достойна проверки, так как подобный механизм формирования охотничьего поведения у насекомых известен еще со времен Ж. А. Фабра и к настоящему времени продемонстрирован на многих животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Конечно, постепенное «включение» последовательности поведенческих актов на основе получаемых стимулов известно не только для охотничьего стереотипа, но и для других форм поведения животных (подробно см.: Зорина и др. 1999). В частности, для муравьев подобный 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, складывания определенным образом антенн, ротовых частей и щупиков для улавливания капли без потерь. Эксперименты с «наивными» (выращенными в условиях депривации) 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 минут. 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 более длительно, 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.

По аналогии для того, чтобы проверить гипотезу о генетически запрограммированной реакции муравьев на стимулы, получаемые от добычи («жертва как релизер»), мы выясняли, как формируется стереотип охоты на прыгающую добычу в имгинальном онтогенезе муравьев. Для этого сравнивали поведение *M. rubra* из «диких» и «наивных» семей. 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 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 (см. Табл. 2). 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. Однако, по нашим наблюдениям, 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 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. Оче-

видно, 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 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» и «дикие» муравьи, 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 (то есть 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 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 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 60-дневного возраста поочередно в контейнер с ногохвостками, каждого на 20 часов. 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. В совокупности все описанные результаты показывают, что 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. Мы можем констатировать отсутствие шаблона восприятия коллембол как добычи у *Myrmica rubra*. Это позволяет нам отвергнуть гипотезу «жертва как релизер».

Таблица 2. Реакции на ногохвосток в лабораторных контейнерах у членов контрольной семьи *Myrmica rubra*

Число муравьев, протестированных от 1 до 6 раз	Число муравьев, продемонстрировавших следующие реакции			Всего
	каждый раз ловили ногохвостку	атаковали, но не поймали	поймали ногохвостку хотя бы раз	
1	2	3	4	5
Один раз тестировались	35	41	–	76
Дважды тестировались	10	8	16	34
Трижды тестировались	2	0	5	7
Четырежды тестировались	1	1	3	5
Пять раз тестировались	0	0	1	1
Шесть раз тестировались	0	0	4	4
Всего	48	50	29	127

Гипотеза «поведенческой традиции» охоты на ногохвосток у муравьев основана на ведущей роли обучения подражанию в формировании охотничьего поведения муравьев. 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 фуражира (Резникова, Пантелеева 2005). Это разительно отличается от описанного выше стремительного формирования стереотипа поведения муравьев, ухаживающих за тлями. 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 у тлей 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, то есть одной из самых сложных форм социального обучения. Как отмечалось выше, муравьи способны к подражательному обучению в ситуациях поиска пищи в лабиринтах (Reznikova 1982). Все это делает гипотезу «муравьиной поведенческой традиции» вполне обоснованной.

Однако эта гипотеза была неожиданно для нас самих отвергнута, так как при исследовании поведения членов «наивных» семей мы обнаружили в одной из них 7 особей из 123, которые при встрече с ногохвосткой продемонстрировали весь ФКД (наскок на добычу и ее поимка) по принципу «все и сразу». Охотничье поведение у них ничем не отличалось от такового у контрольных («диких») муравьев. У одного муравья полная последовательность действий проявилась дважды в очень раннем имагинальном возрасте (7 дней), у двух – по одному разу в возрасте 14 дней (то есть 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 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 с еще большим основанием 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. 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 (то есть почти на всю жизнь), а может так и не произойти. Для окончательного выявления роли социального обучения в процессе достройки охотничьего сте-

реотипа у муравьев требуются специальные эксперименты, в которых особи, обладающие отдельными фрагментами охотничьего поведения, имели бы возможность наблюдать за действиями «прирожденных охотников». Первые такие опыты, проведенные нами в 2009 г., дали обнадеживающие результаты (Panteleeva, Reznikova 2009); 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. Таким образом, обнаружена почва для формирования поведенческой традиции на генетической основе. Мы предполагаем, что на основе самой простой формы социального обучения («социальное облегчение») происходит достройка генетически детерминированных фрагментов, распределенных среди членов группы.

Роль социального обучения в распространении видотипических стереотипов поведения и инноваций

Ценность гипотезы распределенного социального обучения, как нам представляется, в том, что она помогает объяснить некоторые из описанных случаев укоренения «культурных традиций» в сообществах разных видов животных с привлечением не только «второй наследственности» (Whiten 2005), или «сигнальной наследственности» (Лобашев 1961), то есть передачи новых форм поведения из поколения в поколение путем социального обучения, но и «первой наследственности», то есть 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, то есть «социального облегчения». В исследованном нами случае разные муравьи, по-видимому, обладают врожденными стереотипами поведения различной степени комплектности. 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 трудноуловимую 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, то есть, по А. Н. Промптову (1940), о части видовой, 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 этоло-

гических механизмов распространения новых форм поведения у животных. Рассмотрим несколько примеров.

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 «искусственные фрукты» – 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 т. д. (Horner *et al.* 2006). Новая техника быстро распространялась в группах взрослых животных. Авторы считают, что полученные 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 (Vigo *et al.* 2003).

О наличии критического периода для освоения сложных поведенческих моделей свидетельствуют также 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 не способны 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 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 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 стереотипов. Именно такая ситуация освоения совершенно искусственного способа решения задачи и создавалась в экспериментах, описанных выше. В них животные осваивали технику добывания пищи, далекую от естественных ситуаций (коробочка с запорами), тогда как в наблюдениях, с которыми авторы сравнивают свои результаты, речь шла о проявлениях элементов видотипического поведения (использование камней и веток в качестве орудий). Это предположение можно проиллюстрировать опытами 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 (подробно см.: Reznikova 2007). Речь идет о поиске поведенческих индикаторов, позволяющих 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 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 (Мазохин-Поршняков 1969; 1989; Длусский 1984). Забывая об этом, исследователи часто бываю́т склонны объяснять распространение сложных поведенческих моделей в группах дельфинов или антропоидов прежде всего становлением культурных традиций, хотя за каждой из таких традиций может скрываться генетическая предрасположенность, а возможно, как раз 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 МакГрю «Культурные шимпанзе» (McGrew 2004) как показательный пример традиций, передающихся «культурным путем». Эту точку зрения поддерживают и исследователи Йерковского приматологического центра, изучающие проявление «груминга рука об руку» в группах шимпанзе, содержащихся в неволе (De Waal, Seres 1997). Они отмечают, что этот поведенческий стереотип проявился по принципу «все и сразу» у одной из самок, и модель поведения распространялась лишь среди ограниченного числа сородичей. Авторам этот факт не мешает трактовать распространение «груминга рука об руку» только с помощью культурной преемственности, а нам в свете данных, полученных на муравьях, мешает и склоняет к другой трактовке, а именно: наследственная предрасположенность играет заметную роль в проявлении данной формы поведения. Следует отметить, что «груминг рука об руку», с нашей точки зрения, является довольно явным примером видотипического поведения с ограниченным распространением в популяциях и, по-видимому, существенно отличается от инноваций, распространяемых в популяциях путем «культурной преемственности».

Еще один яркий пример, когда результаты наших экспериментов на муравьях помогают предложить более простое объяснение «культурному» поведению животных, касается феномена, во многом загадочного, а именно – 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. 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). Однако высокая специализация орудийного поведения в природе и 100%-ный «охват» всех членов изученных популяций наводит нас скорее 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 4 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 «грабеля», 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 «социального облегчения». При этом инновации имеют довольно 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.

В целом гипотеза распределенного социального обучения, развивающая концепцию сигнальной наследственности, предложенную М. Е. Лобашевым, позволяет объяснить распространение поведенческих моделей в сообществах животных более простым путем, чем с помощью культурной преемственности. Если в сообществе при-

сутствуют носители целостных поведенческих стереотипов, то у носителей «спящих» фрагментов программ поведения достройка до целостной поведенческой модели может происходить за счет «социального облегчения», то есть 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.

Благодарности

Авторы благодарны З. А. Зориной и А. М. Гилярову за плодотворное обсуждение работы.

Библиография

- Брайен М. 1986.** *Общественные насекомые*. М.: Мир.
- Брюер С. 1982.** *Шимпанзе горы Ассерик*. М.: Мир.
- Длусский Г. М. 1984.** Принципы организации семьи у общественных насекомых. *Поведение насекомых*, с. 3–25. М.: Наука.
- Длусский Г. М. 1993.** Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Фиджи, Тонга и Самоа и проблема формирования островных фаун. *Зоологический журнал* 72(6): 52–65.
- Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. 1999.** *Основы этологии и генетики поведения*. М.: Изд-во МГУ.
- Инге-Вечтомов С. Г. 2007.** «Не проигрывайте выигранных партий». К 100-летию М. Е. Лобашева. *Генетика* 43(10): 1287–1298.
- Лобашев М. Е. 1961.** Сигнальная наследственность. *Исследования по генетике* 1: 3–11.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1969.** Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач. *Зоологический журнал* 48: 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1989.** Как оценить интеллект животных? *Природа* 4: 18–25.
- Пантелеева С. Н. 2004.** *Взаимодействие муравьев и ногохвосток как охотников и массовой добычи*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных.
- Промптов А. Н. 1940.** Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц. *Доклады Академии наук СССР* 27(2): 240–244.
- Резникова Ж. И. 1983.** *Межвидовые отношения муравьев*. Новосибирск: Наука.
- Резникова Ж. И. 2004.** Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных. *Журнал общей биологии* 65(2): 135–151.
- Резникова Ж. И. 2005.** *Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии*. М.: Академкнига.
- Резникова Ж. И. 2006.** Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когнитивных возможностей животных. *Журнал общей биологии* 67(1): 3–22.
- Резникова Ж. И. 2007.** Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы. *Успехи современной биологии* 127(2): 166–174.

- Резникова Ж. И. 2009.** Социальное обучение у животных. *Природа* 5: 3–12.
- Резникова Ж. И., Новгородова Т. А. 1998.** Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев. *Успехи современной биологии* 118(3): 345–356.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. 2001.** Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи. *Доклады Академии наук* 380(4): 567–569.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. 2003.** Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев. *Успехи современной биологии* 123(3): 234–242.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. 2005.** Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев. *Доклады Академии наук* 380(4): 567–569.
- Стебаева С. К. 1970.** Жизненные формы ногохвосток (*Collembola*). *Зоологический журнал* 49(10): 1437–1455.
- Фирсов Л. А. 1977.** *Поведение антропоидов в природных условиях.* Л.: Наука.
- 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* 6: 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* 2: 1–25.
- Bonnie K. E., Horner V., Whiten A., de Waal F. B. M. 2007.** Spread of Arbitrary Conventions among Chimpanzees: a Controlled Experiment. *Proceedings of the Royal Society* 274: 367–372.
- Goodall J. 1970.** Tool Using in Primates and Other Vertebrates. *Advances in the Study of Behavior* / Ed. by D. S. Lehrman, R. A. Hinde, E. Shaw. Vol. 3, pp. 195–249. New York: Academic Press.
- 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* 19: 1806–1810.
- Hardus M. E., Lameira A. R., Van Schaik C. P., Wich S. A. 2009.** Tool Use in Wild Orangutans Modifies Sound Production: A Functionally Deceptive Innovation? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 276(1673): 3689–3694.
- Hinde R. A., Fisher J. 1951.** Further Observations on the Opening of Milk Bottles by Birds. *British Birds* 44: 393–396.
- Horner V., Whiten A., Flynn E., de Waal F. B. M. 2006.** Faithful Copying of Foraging Techniques along Cultural Transmission Chains by Chimpanzees and Children. *Proceedings of the National Academy of Science* 103: 13878–13883.
- Huffman M. A., Nahallage C. A. D., Leca J. B. 2008.** Cultured Monkeys, Social Learning Cast in Stones. *Current Directions in Psychological Science* 17: 410–414.
- Hunt G. R., Gray R. D. 2003.** Diversification and Cumulative Evolution in Tool Manufacture by New Caledonian Crows. *Proceedings of the Royal Society* 270: 867–874.
- Kawamura S. 1959.** The Process of Sub-Culture Propagation among Japanese Macaques. *Primates* 2: 43–60.
- Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A. 2005.** Tool Manufacture by Naive Juvenile Crows. *Nature* 433: 121–122.
- Kloft W. 1960.** Die Trophobie zwischen Waldemesien und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengewebe. *Entomophaga* 5: 43–54.
- Krützen M., Mann J., Heithaus M., Connor R., Bejder L., Sherwin B. 2005.** Cultural Transmission of Tool Use in Bottlenose Dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(25): 8939–8943.
- Leca J. B., Gunst N., Huffman M. A. 2007.** Japanese Macaque Cultures: Inter- and Intra-troop Behavioural Variability of Stone Handling Patterns Across 10 Troops. *Behaviour* 144: 251–281.

- McGrew W. C. 2004.** *The Cultured Chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology.* Cambridge: Cambridge University Press.
- McGrew W. C., Tutin C. E. G. 1978.** Evidence for a Social Custom in Wild Chimpanzees? *Man* 13: 234–51.
- Mueller U. G., Gerardo N., Schultz T. R., Aanen D., Six D. 2005.** The Evolution of Agriculture in Insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 563–569.
- Nagell K., Olguin K., Tomasello M. 1993.** Processes of Social Learning in the Tool Use of Chimpanzees and Human Children. *Journal of Comparative Psychology* 107(2): 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*, p. 168. Budapest, Hungary.
- Panteleeva S., Reznikova Zh. 2009.** An Ants' Way to Ape: Distributed Social Learning Based on Triggering Dormant Incomplete Behavioural Patterns. *XXXI International Ethological Conference*, p. 74. Renne, France.
- 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* / Ed. by N. E. Stork, I. Adis, K. Didham, pp. 453–476. London: Chapman Hall.
- Reznikova Zh. 1982.** Interspecific Communication Between Ants. *Behaviour* 80: 84–95.
- Reznikova Zh. 2001.** Interspecific and Intraspecific Social Learning in Ants. *Advances in Ethology*. Vol. 36. *Blackwell Sciences*: 108–109.
- Reznikova Zh. 2007.** *Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. 2007.** Folk Culture for Animals: Distributed Social Learning. *XXX International Ethological Conference*, p. 38. Halifax, Canada.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. 2008.** An Ant's Eye View of Culture: Propagation of New Traditions Through Triggering Dormant Behavioural Patterns. *Acta Ethologica* 11(2): 73–80.
- 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* 299: 102–105.
- Tennie C., Call J., Tomasello M. 2009.** Ratcheting up the Ratchet: On the Evolution of Cumulative Culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B* 364: 2405–2415.
- De Waal F. B. M., Seres M. 1997.** Propagation of Handclasp Grooming among Captive Chimpanzees. *American Journal of Primatology* 43: 339–346.
- Whiten A. 2005.** The Second Inheritance System of Chimpanzees and Humans. *Nature* 437: 52–55.
- Whiten A., Horner V., de Waal F. B. M. 2005.** Conformity to Cultural Norms of Tool Use in Chimpanzees. *Nature* 437: 737–740.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E., Wrangham R. W., Boesch C. 1999.** Cultures in Chimpanzees. *Nature* 399: 682–685.