

«КУЛЬТУРА» У ЖИВОТНЫХ: ФАКТОРЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Доктор биологических наук Жанна РЕЗНИКОВА,
заведующая лабораторией поведенческой экологии сообществ
Института систематики и экологии животных СО РАН
и кафедрой сравнительной психологии
Новосибирского государственного университета;
кандидат биологических наук София ПАНТЕЛЕЕВА,
научный сотрудник той же лаборатории, преподаватель НГУ

**Становлению и проявлению поведенческих традиций
у разных видов животных посвящено
множество работ, но до сих пор неясно, какие факторы
способствуют или, наоборот, какие препятствуют
распространению новых для популяции форм поведения.**

**Поэтому важно попытаться понять роль
генетических программ в запуске стереотипов,
т.е. врожденной предрасположенности к совершению
определенной последовательности действий.**

**Экспериментальное исследование
охотничьего поведения муравьев позволило нам предложить
гипотезу «распределенного социального обучения».**

О его механизмах и пойдет речь.

СИГНАЛЬНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Животные в естественных условиях используют три источника «знаний»: наследственно обусловленные программы поведения, индивидуальный опыт и социальное обучение, основанное на подражании. Передачу поведенческих признаков из поколения в поколение негенетическим путем и укоренение соответствующих традиций в популяциях генетик Михаил Лобашёв (Институт физиологии им. И.П. Павлова АН СССР и Ленинградский государственный университет) в начале 1960-х годов назвал «сигнальной наследственностью» (слово «сигнальная» подразумевало преемственность концепции по отношению к учению великого физиолога академика Ивана Павлова о первой и второй сигнальной системах). Другие авторы назвали то же явление «культурной преемственностью» или даже «культурой». Развитие когнитивной этологии*, появление новых экспериментальных методов, способствующих раскрытию возможностей интеллекта животных, вызвали в последней четверти XX в. новую волну интереса к укоренению поведенческих признаков на основе обучения. Правда, при попытках выяснения этологических механизмов этого процесса возникло немало противоречий. Прежде, чем мы перейдем к их рассмотрению, нужно разграничить понятия «культура» и «поведенческие традиции» применительно к животным.

Две ситуации, описанные в середине прошлого столетия, вошли в учебники по этологии как классические примеры «культуры». Одна из них касается британских синиц, которые проклеивали крышки в бутылках, доставляемых молочниками к дверям домов, и пили сливки. Техника воровства быстро распространилась в популяции, обитавшей на юге Великобритании. Впервые это явление было зафиксировано в 1921 г., а в 1949-м английские исследователи Роберт Хайнд и Джеймс Фишер опубликовали карту с отмеченными на ней популяциями по всему острову (их оказалось свыше 30), овладевшими полезным навыком путем подражания. (Интересно отметить, что последний случай воровства сливок был зафиксирован в 2000 г.: гомогенизированное обезжиренное молоко перестало интересовать синиц.) Для описания феномена авторы предложили термин «культурная преемственность». Другой пример связан с «культурой» мытья овощей у японских макак. Обычай отмывать бататы (сладкий картофель) от грязи в морской воде распространился сначала среди молодых самок и их матерей, которых обучили предприимчивые дочери, а спустя 10 лет этому следовали почти все члены наблюдаемой группировки.

В настоящее время, когда накопилось множество данных о подражательном поведении животных, распространение и укоренение какой-либо одной

*Когнитивная этология – междисциплинарная область, включающая работы этологов, психологов, нейробиологов, посвященные изучению познавательных процессов у животных (прим. ред.).



Синица-лазоревка проделывает отверстие в бутылке с молоком и пьет сливки.
Фото с сайта <http://www.warrenphotographic.co.uk>

новой модели поведения в популяции специалисты называют «поведенческой традицией». Под «культурой» же принято понимать целый блок таких традиций. Поэтому вышеприведенные примеры 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 этологическим механизмом распространения новых форм поведения служит 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, способных к сложной психической и социальной деятельности. В этой области ученых ждет еще много открытий. А одно из недавних связано с популяцией бутылконосых дельфинов, обитающих у западных берегов Австралии. Обнаружено, что они научились отрывать от субстрата куски губок и использовать их для того, чтобы защищать, как перчаткой, чувствительный рострум (переднюю часть морды, образованную челюстями), облегчая себе задачу добывания придонных животных. Наблюдения и ДНК-анализ позволили предположить, что данная традиция распространяется путем социального обучения от матерей к детям.

А вот у шимпанзе и орангутанов были выявлены не единичные традиции, а настоящие «очаги культуры».

В 1999 г. коллектив приматологов во главе с английским зоопсихологом Эндрю Вайтеном опубликовал в журнале «Nature» статью, обобщающую многолетние наблюдения в семи разных местообитаниях шимпанзе в Африке. Исследователи выделили 39 устойчивых поведенческих моделей, различающихся в пространственно разделенных популяциях. Представители разных «культур» по-разному использовали орудия для добывания пищи, у них отличались ритуалы ухаживания и способы сооружения укрытий. Другая группа ученых во главе со швейцарским этологом Карелом ван Шайком изучила шесть популяций орангутанов на островах Борнео и Суматра, выделив 24 модели поведения, рассматривавшихся в качестве культурных вариантов. Среди них использование веточек в роли орудий, одних листьев как «салфеток» и «перчаток», защищающих пальцы от колючек и ядов, а других для того, чтобы прижимать их к губам и издавать специфические гудящие звуки для коммуникации и отпугивания хищников.

Подобные факты исследователи чаще всего объясняют «культурной преемственностью». Здесь, при анализе конкретных примеров, и возникает немало противоречий. Слишком часто полезные инновации не находят подражателей и умирают вместе с их носителями, т.е. членам сообщества явно чего-то не хватает, чтобы стать успешными учениками. В то же время если внимательно рассмотреть проявления сложного поведения, успешно укореняющегося в популяциях, то в основе часто оказываются наследственно обусловленные моторные (двигательные) стереотипы. Это, в частности, относится к использованию камней для игры и добывания пищи у маргышек и капуцинов. Закрадывается подозрение, что рассматриваемые традиции с большей вероятностью укореняются в тех группировках, где «нематериальная» (сигнальная) наследственность имеет «материальное» обеспечение в лице особей, являющихся носителями определенных врожденных поведенческих комплексов или хотя бы их фрагментов. Значит, надо задуматься о роли не только «второй» (социальной), но и «первой» (генетической) наследственности в формировании указанных традиций в популяциях, о чем еще будет сказано.

КАК УКОРЕНЯЮТСЯ НОВЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ?

В качестве основного этологического механизма такого укоренения современные специалисты, как правило, рассматривают использование имитации, подражания и «учительства». Это самые сложные формы двухстороннего процесса социального обучения: первая — точное копирование действий или их последовательностей, ведущих к желаемой цели; вторая — достижение ее же «окольными путями», т.е. прибегая к приблизительному копированию; третья — намеренная передача навыков «ученику», с обязательной затратой ресурсов (усилий, времени) со стороны «учителя».

Не умаляя роли «культурной» составляющей в передаче определенных поведенческих моделей из поколения в поколение у некоторых высокосоциаль-

ных видов животных, мы хотели бы обратить внимание на то, что даже для антропоидов важным фактором такого процесса может оказаться соответствующая генетическая компонента, т.е. наследственная предрасположенность. В этом случае нет необходимости в сложных формах социального обучения, достаточно простого «социального облегчения», когда проявление той или иной формы поведения облегчается в присутствии сородичей.

Можно привести немало примеров, подкрепляющих наше предположение. Некоторые из них связаны с наблюдениями за шимпанзе, которые, как упоминалось выше, выявили случаи гибели потенциально полезных инноваций вместе с их «изобретателями». Так, обезьяны, обитающие в национальных парках Таи (Республика Кот-д'Ивуар) и Боссу (Гвинея), используют для раскалывания орехов камни в качестве молотков и наковален. Не случайно их называют популяциями «шелкунчиков». А шимпанзе в Махале и Гомбе (Танзания) почему-то не догадываются о применении сходных орудий, несмотря на обилие в этих местах и камней, и твердых орехов. Правда, первооткрыватель этих форм поведения, известный приматолог Джейн Гудолл (Великобритания), отметив два случая использования каменных орудий в группировке Гомбе, предположила, что эта техника распространится в популяции. Однако в течение последующих 30 лет ничего подобного не произошло, и «шелкунчиками» члены этой группировки так и не стали. Можно предположить, что врожденная предрасположенность к усвоению соответствующих форм поведения, основанная на наследственно обусловленных моторных стереотипах, не схожа в разных популяциях шимпанзе. Поэтому одни поведенческие модели распространяются сравнительно легко, а другие умирают вместе с их носителями.

Представляется актуальной задача разграничения «культурной преемственности», основанной на укоренении инноваций, и формирования поведенческих традиций на генетической основе. Это решит основную проблему, возникающую при изучении «культуры» у животных, а именно: какие факторы способствуют и какие препятствуют распространению новых форм поведения в их сообществе.

ВЗГЛЯД МУРАВЬЯ НА «КУЛЬТУРУ»

Мы предложили подкрепленную экспериментальными данными (они опубликованы в журналах «Acta Ethologica» и «Информационный вестник Всероссийского общества генетиков и селекционеров», 2008 г.) гипотезу «распределенного социального обучения». Она заключается в следующем: для распространения в группировке животных сложных поведенческих форм достаточно присутствия в ней небольшого числа носителей целостных стереотипов, если остальные ее представители обладают неполными генетическими программами, запускающими эти стереотипы. Наличие таких «спящих» фрагментов создает врожденную предрасположенность к совершению определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно та-



Бутылконосый дельфин использует кусок губки как орудие для того, чтобы более эффективно добывать пищу.
 Фото с сайта <http://www.monkeyiadolphins.org>

кой простой формы социального обучения, как упоминавшееся выше «социальное облегчение». Мы назвали такую форму поведения «распределенным социальным обучением», поскольку речь идет, предположительно, о полных поведенческих программах и их фрагментах, распределенных между членами популяции. Это не исключает других путей укоренения новых моделей поведения, в том числе и основанных исключительно на социальном обучении и задействующих подражание и «учительство». В то же время наш подход позволяет найти более простое объяснение многим ситуациям в наблюдаемой «культуре».

Предлагаемая гипотеза проверена нами на примере анализа развития сложных стереотипов поведения у муравьев *Myrmica rubra* L. при охоте на коллембол (ногохвосток) — подвижную и легко ускользающую добычу. До недавнего времени считалось, что мирмики, многочисленные обитатели подстилки и почвы в лесной зоне, являются сборщиками мертвых или утративших подвижность после линьки беспозвоночных и не способны к активной охоте. А ногохвостки снабжены прыгательной вилкой и могут быстро менять направление движения, являясь таким образом не совсем легкой добычей. Поэтому ранее охота муравьев на ногохвосток рассматривалась в ряду эколо-

гических феноменов. Специализированными охотниками на коллембол и других мелких прыгающих насекомых являются муравьи, обладающие захлопывающимися челюстями-«ловушками», обитающие в Южной Америке, тропической Азии, Австралии и Африке. Мы впервые продемонстрировали способность к охоте на ногохвосток у нескольких видов (в том числе мирмик) массовых мелких муравьев, широко распространенных в лесной зоне.

Охотничьи действия мирмик включают обнаружение добычи, быстрый «наскок» на нее сверху, схватывание и удар жалом. Этот довольно сложный поведенческий стереотип мы назвали «атака наскоком». Оказалось, в естественных условиях семьи мирмик могут полностью переключиться на ловлю ногохвосток, когда их много. Однако, если в опыте предложить ногохвосток муравьям того же вида, но обитающих в местах, где этой добычи мало, то выяснится, что охотиться они не умеют.

Как же непростые навыки атаки распространяются среди муравьев? Откуда при появлении «коллембольного изобилия» берется столько удачливых охотников? Может быть, они учатся друг у друга, т.е. мы имеем дело с муравьиной «культурой»? В качестве альтернативы рассмотрим другое предположение:



Навыки распространяются в группировках шимпанзе в процессе родственного и дружественного общения. Фото М. Ванчатовой (Прага).



Шимпанзе раскалывают орехи с помощью камней в национальном парке Боссу. Фото Е. Ногами.

стимулы, получаемые муравьями от потенциальной добычи (при наличии врожденного шаблона восприятия ее «образа»), высвобождают их генетически запрограммированные реакции, и стереотип охотничьего поведения, вначале несовершенный, впоследствии «достраивается» за счет индивидуального опыта. Такой сценарий развития охотничьего поведения выявлен у разных групп животных — от насекомых до млекопитающих. Однако не у всех он реализуется в

равной степени. Вот и в нашем случае эксперименты, в которых «наивные» (выращенные в лаборатории) муравьи содержались совместно с потенциальными жертвами, показали, что, несмотря на сотни контактов, охотничий интерес и умение завладеть жертвой у них не пробуждается. Значит, в данном случае, стимулов, исходящих от добычи, недостаточно для пробуждения «охотничьего азарта», по крайней мере у большинства членов муравьиной семьи.

«Наивный» (выращенный в лаборатории) муравей «общается» с потенциальной жертвой как с членом своей семьи.
 Фото С. Пантелеевой.



Муравей *Myrmica rubra* поймал ногохвостку.
 Фото С. Пантелеевой.

Но, может быть, мы имеем дело с локальной «культурой»: в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи осваивают процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами? Однако и это предположение нам пришлось отвергнуть, ибо в ходе исследования в одной из «наивных» семей обнаружили 7 особей из 123, при встрече с ногохвосткой продемонстрировавших весь «охотничий» стереотип поведения: «атаку наскоком» и поимку добычи. (Здесь стоит отметить, что в семьях мирмик рабочие муравьи генетически разнородны, поскольку являются потомками нескольких десятков самок.) Можно предположить, что в нашей «наивной» семье муравьев есть немногочисленные особи, с рождения обладающие как программой целостного стереотипа охотничьего поведения, так и шаблоном восприятия «образа» добычи, и встреча с потенциальными объектами нападения служит у них пусковым механизмом для проявления целостного стереотипа.

Остальные муравьи в той же семье, по-видимому, обладают только фрагментами нужной программы. Для полного ее формирования требуется многоэтапная достройка. Как уже сказано, у особей, не являющихся «прирожденными охотниками», потенциальные жертвы (ногохвостки) не вызывают стремления

к нападению. Однако в местообитаниях с высокой их численностью удачливыми охотниками оказываются практически все муравьи. Логично предположить, что такое стремление пробуждается у них на основе имеющихся, но, вероятно, неполных врожденных поведенческих программ, и это происходит, когда немногочисленные «прирожденные охотники» (обладатели целостного стереотипа) в их присутствии ловят прыгающую добычу. В местах, богатых ногохвостками, это происходит часто и, вероятно, ведет к кумулятивному эффекту. Если встречи с удачливыми ловцами редки, формирование навыков охоты у муравьев может затянуться на месяцы (т.е. почти на всю их жизнь).

Итак, основным экспериментальным фактом нашего исследования стало выявление в популяциях муравьев двух групп особей: с природным полным охотничьим стереотипом и шаблоном восприятия потенциальной жертвы и тех, которые, по-видимому, обладают лишь фрагментами этого стереотипа. Последнее предположение было подкреплено тем, что мы обнаружили носителей отдельных фрагментов стереотипов, причем не только в семьях муравьев, но и у некоторых позвоночных животных, в том числе у социальных грызунов (песчанок). Таким об-



В лаборатории Л. Губера (Вена) попугай кеа внимательно наблюдает за действиями сородича, чтобы потом вскрыть «искусственный фрукт» самому. Фото предоставлено Л. Губером.

разом, найдено основание для формирования поведенческой традиции на генетической основе.

«ПЕРВАЯ» ИЛИ «ВТОРАЯ» НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ?

Гипотеза «распределенного социального обучения», как нам представляется, помогает объяснить некоторые случаи укоренения «культурных традиций» в сообществах разных видов животных с привлечением не только «второй» — «сигнальной наследственности», но и «первой», т.е. врожденной предрасположенности к образованию определенных ассоциативных связей.

Мы предполагаем, что немногочисленные носители сложных поведенческих стереотипов являются своеобразными «катализаторами» для тех сородичей, у которых есть только неполные, «спящие» фрагменты генетических программ. Для достройки достаточно самых простых форм социального обучения. Это объяснение предлагает альтернативную трактовку многим ситуациям, по нашему мнению, с натяжкой объяснимым с точки зрения «культурной» передачи поведенческих традиций. На наш взгляд, именно недостаточное разграничение видотипических стереотипов и инноваций, а также недооценка генетических факторов приводят к противоречивым трактовкам этологических механизмов распространения новых форм поведения у животных. Проиллюстрируем это несколькими примерами.

Недавно исследователями из Университета Сент-Эндрюс (Великобритания) и Йерксовского примато-

логического центра (США) было показано, что в группах взрослых шимпанзе новая техника добывания пищи быстро распространяется на основе подражания лидеру. Эндрю Вайтен и его коллеги использовали «искусственные фрукты» — сложно открывающиеся коробки с лакомством. Авторы считают, что полученные ими результаты опровергают общепринятое мнение о значительной роли критического периода в раннем детстве для освоения сложных поведенческих моделей. Однако мы думаем, что противоречий здесь нет. О наличии периода запечатления для обучения сложным формам свидетельствуют и опыты, проведенные в нашей стране зоопсихологом доктором медицинских наук Леонидом Фирсовым (Институт физиологии им. И.П. Павлова АН СССР) и его коллегой из Великобритании Стеллой Брюер в конце 1970-х годов. Шимпанзе, чье раннее детство прошло в естественных условиях, попав позднее к человеку, легко осваивали и совершенствовали искусство владения орудиями и строительство гнезд, тогда как взятые на воспитание в младенческом возрасте впоследствии были не способны к этому. Можно полагать, что по достижении определенного возраста приматы утрачивают способность усваивать некоторые ключевые поведенческие модели.

Почему же в обсуждаемых выше экспериментах с «искусственными фруктами» взрослые животные с такой легкостью освоили и распространили путем подражания новую технику добывания пищи? По нашему мнению, наличие критического периода в освоении определенных видотипических стереоти-

Груминг «рука об руку» у шимпанзе.
 Фото Я. Гилби (предоставлено автором).

пов как раз и свидетельствует о значительной роли генетической компоненты в их становлении. То есть груз врожденных стереотипов довлеет над животным, не дает ему существенно отклониться в сторону во время становления определенных форм поведения, а они — как в упомянутых случаях с шимпанзе — являются результатом совместного действия врожденных поведенческих программ, импринтинга (запечатления), подражания и индивидуального опыта. И чем дальше от видотипического стереотипа отстоит форма поведения, которую предстоит освоить, тем легче обучаются животные, не находящиеся в плену врожденных стереотипов. Именно такая ситуация и создавалась в перечисленных выше экспериментах. В них приматы овладевали техникой добывания пищи, далекой от естественных ситуаций (та же коробочка с запорами), тогда как в наблюдениях, с которыми авторы сравнивают свои результаты, речь шла о проявлениях элементов видотипического поведения обезьян (использование камней и веток в качестве орудий).

Наше предположение о роли генетической компоненты иллюстрируют другие опыты Леонида Фирсова: шимпанзе, воспитанные с младенчества человеком, не могли, оказавшись в естественных условиях, 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.

Следует отметить, что принципы обучения и даже когнитивные возможности у позвоночных и беспозвоночных во многом сходны. Поэтому не стоит торопиться распространение сложных поведенческих моделей в группировках дельфинов или антропоидов объяснять становлением «культурных традиций»: за каждой из них может скрываться генетическая предрасположенность, а, возможно, и «распределенное социальное обучение», как у наших муравьев.

Одним из примеров, иллюстрирующих это предположение, является специфическая поведенческая модель груминга* у шимпанзе, получившая название «рука об руку». Пара этих обезьян принимает при груминге характерную позу, напоминающую букву А, так как животные сцепляют высоко две поднятые руки, а двумя свободными перебирают друг другу шерсть. Когда группа устраивается на отдых, можно видеть то и дело вздымающиеся руки животных, взаимодействующих подобным образом. Мы считаем, что в проявлении данной формы поведения заметную роль играет наследственная предрасположенность. «Груминг рука об руку», с нашей точки зрения, — явный пример видотипического поведения с ограниченным распространением в популяциях. Он, по-видимому, существенно отличается от иннова-

*Груминг — активное поведение животных, направленное на очистку поверхности тела (прим. ред.).



ций, распространяемых в сообществах путем «культурной преемственности».

Еще один яркий пример того, что результаты наших экспериментов на муравьях помогают предложить более простое объяснение «культурного» поведения животных, касается формирования навыков владения орудиями у ворон из Новой Каледонии. В естественных условиях эти птицы достают насекомых из трещин в коре деревьев с помощью преобразованных частей растений. В лаборатории они демонстрируют чудеса сообразительности при решении инструментальных задач: успешно достают корм с помощью палочек и кусков проволоки, легко преобразуя их в соответствии с заданием. На основании столь хорошо развитых когнитивных способностей новокаледонских ворон исследователи полагают, что использование орудий в природных популяциях этого вида связано, скорее, с обучением и «культурной преемственностью», чем с реализацией наследственной программы. Однако высокая специализация «орудийного поведения» в природе и 100%-ный «охват» владением сложными навыками всех членов изученных популяций наводят нас на мысль о существенной роли наследственной компоненты в фор-



Монгольские песчанки – перспективные кандидаты для наших исследований распределенного социального обучения. «Прирожденные охотники» ловят насекомых, а их «неумелые» сородичи внимательно наблюдают и учатся. Фото Н. Бикбаева.

мировании соответствующих базовых стереотипов у данного вида.

В пользу этого предположения говорят эксперименты, опубликованные в журнале «Nature» в 2005 г. Исследователи из Кембриджского университета (Великобритания) вырастили четырех «наивных» воронят и проследили за развитием их способности использовать орудия, предлагая им такие же ветки и плотные листья, с которыми их сородичи сталкиваются в природе. Один птенец с первого же испытания продемонстрировал эффективную последовательность действий (как и наши муравьи-охотники) и с помощью ветки добыл личинку из щели. Впоследствии он неоднократно повторял свой успех. Остальным же для овладения требуемым навыком потребовалось много дней.

Эти результаты позволяют предположить, что в популяциях новокаледонских ворон имеются носители целостного стереотипа «орудийного» поведения, которые, возможно, служат «катализаторами» для проявления того же способа действий у птиц, обладающих лишь фрагментами врожденной программы. Конечно, не исключается и когнитивная компонента этой деятельности – на ней настаивают авторы продолжающихся исследований. Однако основой для инноваций у этого вида все же, по-видимому, служит стереотип, имеющий явно выраженную наследственную составляющую.

Возможно, инновации распространяются в популяциях на основе подражания или имитации (самых сложных форм социального обучения), а элементы сложных форм видотипического поведения – с помощью социального облегчения. Но стоит учитывать, что инновации имеют довольно мало шансов укорениться в группировках животных, ибо они «внедряются» в вязкой среде носителей стереотипов, присущих данному виду, и лишь немногие особи способны «подхватить знамя» и нести его достаточно долго так, чтобы новая форма поведения передавалась затем из поколения в поколение уже путем сигнальной наследственности.

Подводя итог, отметим, что адаптивные возможности популяций могут расширяться достаточно «экономичным» путем: животным вовсе необязательно изначально владеть сложными поведенческими стереотипами на все случаи жизни, достаточно обладать отдельными «заготовками» и способностью к самым простым формам социального обучения. Генетическая предрасположенность – лучший «учитель» для животных, по крайней мере для многих из них.

Иллюстрации предоставлены авторами