

Социальное обучение у животных

Ж.И.Резникова

Известный канадский натуралист и писатель Э.Сетон-Томпсон еще в конце XIX в. отмечал, что животные наследуют знания от предков, приобретают самостоятельно и усваивают от сородичей. Последний источник в современной поведенческой и эволюционной экологии трактуется как социальное обучение. Этим путем животные могут получить множество жизненно важных сведений: чем питаться и как добывать пищу, как устраивать жилье и где искать убежища, кто годится для создания семьи, чего ждать от представителей других видов (они могут быть объектами охоты, врагами, конкурентами или, напротив, полезными сожителями).

В принципе каждую из перечисленных жизненных задач животные могут решить и другими путями. Мы отчетливо представляем, что поведение есть результат взаимодействия врожденных стереотипов, индивидуального и социального опыта. Но и до сих пор остаются неясными вопросы, волнующие эволюционистов: как и при каких обстоятельствах новые формы поведения, освоенные одиночками, становятся достоянием популяции и как передаются из поколения в поколение. Для ответа на вопросы необходимо исследовать проявления социального обучения и его соотношение с другими компонентами в общей картине поведения животных.



Жанна Ильинична Резникова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института систематики и экологии животных СО РАН, заведует кафедрой сравнительной психологии в Новосибирском государственном университете. Среди книг и учебников: «Экология, этология, эволюция» (М., 2000–2001); «Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии» (М., 2005); «Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition» (Cambridge, 2007).

Важную роль социального обучения давно осознавали зоопсихологи, экологи и эволюционисты: В.А.Вагнер, А.Н.Северцов, Н.П.Наумов, Б.П.Мантейфель, К.Э.Фабри. Известный генетик М.Е.Лобашев предложил в 1961 г. концепцию сигнальной наследственности. В ее основе лежит идея о том, что между поколениями животных существует не только материальная преемственность, воплощенная в форме генетического материала, но и «нематериальная» передача элементов поведения посредством обучения. Другие авторы называли такую передачу преемственностью или даже культурой; в этом плане культура человечества есть воплощение сигнальной наследственности [1].

Полученные в последние годы данные о вовлечении социального обучения в самые разнообразные популяционные процессы — от становления «культурных традиций» до полового подбора — породили волну интереса к этой форме поведения животных. В данной статье я предлагаю читателям обобщенную картину современных представлений об этом направлении в этологии*.

* Подробно об этом см.: Резникова Ж.И. // Журнал общ. биол. 2004. Т.65. №2. С.136–152; Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М., 2005; Резникова Ж.И., Пантелева С.Н., Яковлев И.К. // Информационный вестник ВОГиС. 2008. Т.12. С.97–111. Обширнейшую библиографию любознательный читатель найдет в этих работах, а также на сайте <http://www.reznikova.net>.

Формы социального обучения: от «азов» до «суммы технологий»

Первых исследователей социального обучения, в частности Э.Торндайка и В.Келера, привлекали самые сложные его проявления, прежде всего способность животных к **имитации**, т.е. точному копированию действий или целых последовательностей. Впоследствии выяснилось, что непревзойденные имитаторы — это дети. Имитировать могут также антропоиды, воспитанные людьми [2]. В естественных ситуациях антропоиды редко проявляют имитацию, у других видов способностей к ней пока не обнаружено.

Близкая, но менее сложная форма социального обучения — **подражание** (emulation): наблюдая за действиями сородича, особь устремляется к той же цели, но достигает ее другим способом. Хорошо иллюстрируют подражание эксперименты М.Томаселло. Шимпанзе, обученные подгрывать лопаточкой кусочки лакомства и отправлять их в корзинку через отверстие в контейнере, свое умение демонстрировали нетренированным сородичам. Те, наблюдая за действиями «актеров», тоже достигали успеха, однако самостоятельно ни разу не справились с задачей. Если бы они в точности воспроизводили действия обученных шимпанзе, то легче добились бы цели, но в реальной ситуации они доставали лакомства различными, чаще всего окольными путями. Во множестве подобных опытов, проделанных Л.А.Фирсовым, нетренированные шимпанзе научались открывать запоры и доставать пищу, наблюдая за действиями сородичей. В экспериментах выявлена способность к подражанию не только у приматов, но и у грызунов, птиц, рыб и даже у муравьев.

На основе подражания формируются устойчивые поведенческие традиции в популяциях, т.е. «изобретенные», ранее не применявшиеся формы поведения, инновации. Если они распространяют-



«Сумма технологий» в сообществах животных усваивается путем внимательных наблюдений.

Фото из архива Ф. де Ваала

ся в популяции и передаются из поколения в поколение в виде освоенных навыков, то становятся культурной традицией, а «сумма технологий» — совокупность нескольких культурных традиций — составляет культуру, характерную для популяционной группировки. Но культура — редкое явление в мире животных. В природе чаще всего наблюдаются не подражание и имитация, а более простые формы социального обучения. Они привлекали меньше внимания исследователей и явно недооценивались до недавнего времени.

Заразительное поведение — самая простая форма, ее можно описать правилом: «если все бегут, я бегу тоже». Тревожные движения в стаях, дружные крики («хоры») относятся к заразительному поведению; у человека — это зевота и смех.

«**Социальное облегчение**» (social facilitation) — широко распространенная и самая универсальная форма обучения. Ее суть в том, что проявление той или иной формы поведения (и выполнение простых заданий) облегчается у животных (и у людей) в присутствии соплеменников. Появление термина связывают с работами американского психолога Р.Зайонца. В 60-е годы на основе однотипных опытов на людях, крысах и тараканах он сделал вывод, что эта форма социального обучения не требует привлечения когнитивных функций. С тех пор получено множество данных в природе и в лаборатории, которые подтверждают широкое распространение «социального облегчения» в мире животных, и в качестве основного фактора выделено уменьшение страха и тревожности.

Подражательное ассоциативное обучение отмечается в тех случаях, когда простые условно-рефлекторные связи возникают и закрепляются в процессе подражания. Это чаще всего связано с пищевыми предпочтениями и страхом перед хищником. Реакции сородичей служат «катализаторами», благодаря которым быстро формируются определенные условные связи, тогда как метод проб и ошибок потребовал бы гораздо большего времени.

Любите друга — источник знания

Обмен информацией между сородичами составляет одно из важных преимуществ жизни в группах. Некоторым видам свойственна «намеренная» передача сообщений. Примерами могут быть «танцы» пчел и тактильные контакты муравьев, служащие для сообщения о координатах источника пищи, а также акустические сигналы зеленых мартышек и сурикат об опасности, грозящей с земли или с воздуха. Гораздо чаще животные полагаются на «публичную информацию», реагируя не столько непосредственно на новый запах или незнакомый предмет, сколько опосредованно, ориентируясь на поведение сородичей. Социаль-

ное обучение играет заметную роль в таких важных аспектах естественной жизни животных, как выбор пищи, избегание хищников и даже выбор полового партнера.

Диета по подражанию. При выборе пищи действуют многие элементы поведения: врожденное узнавание съедобных объектов; ассоциативное обучение; запечатлевание (импринтинг), усиливающее запоминание, и, наконец, подражание сородичам. Например, однодневные цыплята, которым показывали нарисованные стрелки, будто бы клюющие цветные кнопки, в дальнейшем предпочитали пищу, окрашенную в тот же цвет, что и кнопки, «съедобные» для стрелок. Для молодых млекопитающих значительную роль в выборе будущей пищи играет запах материнского молока. Он позволяет узнать, чем питается мать, и формирует вкусовые предпочтения. Кроме того, детеныши обычно новую еду пробуют в присутствии взрослых. Взаимодействие социального и индивидуального опыта у млекопитающих детально проанализировано на примере крыс. Вечная боязнь нового (неофобия) позволяет им избегать многих опасностей, но она же мешает оперативно осваивать новые виды пищи. Здесь на помощь приходит социальное обучение. Это показано в экспериментах Б.Галефа, в которых участвовали крысы — демонстраторы и наблюдатели. В одном из опытов «актеру» скармливали пищу с запахом корицы или какао и помещали на полчаса в одну клетку с наблюдателем, который мог ознакомиться с новыми запахами, обнюхивая сородича. Когда наблюдателю затем предлагали на выбор ранее не опробованную пищу, он уверенно выбирал ту, запах которой уловил при контакте с актером. Оказалось, что демонстратор может играть свою роль даже во сне. Пищу с характерным запахом, нанесенную на морду или зубы (но не на хвост!) анестезированному животному, обнюхавший его наблюдатель в дальнейшем распознавал как безопасную.

В экспериментах с разными видами выяснилось, что для животных, наблюдающих за жующими и клюющими сородичами, имеют значение возраст демонстратора, выраженность энтузиазма, с которым он потребляет пищу, а нередко еще и социальный статус. Важны и некоторые свойства самого наблюдателя, в частности мотивация и возраст. У домашних кур путем подражания вырабатывается отвращение к опасной пище лишь в раннем возрасте. Цыплята не клюют то, от чего отказались старшие птицы. Взрослые куры судят о привлекательности пищи, наблюдая за сородичами, но при этом испытываемые сородичами недопомогания или их отвращение не лишают кур решимости попробовать пищу. Они как бы руководствуются правилом: если сородичи клюют что-то, значит, это стоит попробовать (если кого-то стошнит — это его проблема). Если же не клюют, значит, это не пища, пробовать не надо. Подоб-

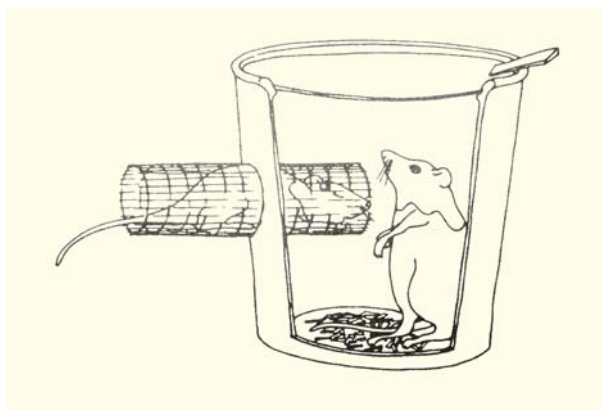


Рисунок экспериментальной установки, с помощью которой Б.Галеф исследовал роль подражания в выборе пищи у крыс. Крыса-«актер» может играть эту роль даже во сне.

ные наблюдения помогают объяснить, казалось бы, парадоксальные результаты, полученные Галефом на крысах. Животные, наблюдавшие за мучениями сородичей, съевших болезнетворную приманку, пробовали ее даже охотнее, чем члены той группы, которая действовала самостоятельно. Для них важно само смыкание челюстей сородича на новой пище. Однако в действительности отравить крыс чрезвычайно трудно: они пробуют новую еду буквально по крошке и способны связать свои вкусовые ощущения с болезненными проявлениями, которые возникают у них позже. Отвращение к пище формируется у этих животных главным образом на основе индивидуального, а не социального опыта.

«Принимая решения» о том, что можно есть, а что нельзя, животные больше полагаются на социальный опыт в первом случае, чем во втором. В эволюционном плане для них было бы весьма полезно приобрести отвращение к несъедобной пище, просто наблюдая за тем, как сородичи мучаются от рвоты. Но по результатам исследований выясняется, что представители большинства видов полагаются только на собственные ощущения.

Делай как я — умрешь не сейчас. «Публичная информация» об опасности расширяет адаптивные возможности популяций. Например, позволяет избежать атаки хищника, не проверяя реальность угрозы на собственном опыте, ведь он может никогда уже более не пригодиться. В основе тревожных коллективных реакций в стаях рыб, птиц, копытных животных лежит заразительное поведение, т.е. самая простая форма социального обучения.

В случаях, когда требуется не сиюминутная реакция, а получение нового и прочного «знания», оно обеспечивается более сложной формой социального обучения — ассоциативной. Известно, что у многих животных боязнь хищников не врожденная, а развивается или, по крайней мере,

дополняется, при взаимодействии с сородичами. Это показал Б.П.Мантейфель в опытах с рыбами. Результаты интересных опытов с макаками-резусами, проведенных в конце 1980-х годов С.Минейкой и коллегами, позволили понять, что поведение, ответственное за реакцию страха перед змеями, обусловлено сочетанием социального обучения и врожденной предрасположенности к образованию определенных ассоциаций. Когда взрослые макаки в естественных условиях встречаются со змеей, их реакции напоминают преувеличенный наигрыш актеров в немых фильмах: на лице ужас, рот широко разинут в крике, руки воздеты вверх, животное в панике устремляется прочь. Однако обезьяны, воспитанные в неволе, не боятся змей. Значит, реакция страха змей у макаков-резусов не врожденная, ее, как оказалось, можно сформировать путем социального обучения. Лабораторные обезьяны приобретают устойчивый страх, сохраняющийся годами, если им дать возможность наблюдать за реакцией особи-актера, и более того, особи-киноактера. Видя на экране сородичей, которые проявляют все признаки боязни змей, обезьяны быстро перенимали эти реакции, даже если змеи были игрушечными. Казалось бы, вывод очевиден: макаки получают навыки избегать змей путем социального обучения. Но дело обстоит не так просто. В опытах экспериментаторы отредактировали видеозапись (змеей в кадре заменили цветком на длинном стебле), и получилось, что в одних случаях животные наблюдали за макаками, которые шарахались от змеи, а в других — от цветка. Оказалось, что обезьяны, несмотря на трагическую мимику и вопли сородичей, «пугающихся» цветов, оставались к ним вполне равнодушными, тогда как змея исправно повергала их в панику. Это говорит о наследственной предрасположенности обезьян легко связывать страх с одними стимулами и совсем не связывать с другими. В естественных условиях такая предрасположенность облегчает быстрое распространение адаптивных стереотипов поведения в популяции.

Брак по эволюционному расчету и... по наблюдению. Брачное поведение животных подвержено существенному давлению отбора, и реакции на стимулы, исходящие от потенциальных партнеров, у многих видов строго запрограммированы. Казалось бы, здесь для социального обучения места не остается. Однако в экспериментах выяснилось, что у ряда видов брачное поведение совершенствуется за счет социального опыта. Так, самки могут ориентироваться на реакции себе подобных, как бы руководствуясь правилом: если этот самец подошел для соседки, он хорош и для меня. Но они делают это осмотрительно, соотносясь с вторичными половыми признаками самца. В экспериментах на рыбках гуппи, когда самкам предлагали на выбор по два самца, на предпочтения влияли окраска самца

и наблюдения за тем, как он спаривался с другими самками. При незначительных различиях в окраске (площади окрашенных участков) самки предпочитали того, кого наблюдали «в деле». Если же различия превышали 40%, выбор падал на более ярких. Это означает, что хотя социальное обучение влияет на выбор партнера, вторичные половые признаки важнее, чем социальный опыт.

В экспериментах с японскими перепелами исследователи добавляли к облику самцов новые черты — надевали на птиц белые шапочки. Одни самки спаривались с самцами в шапочках (поскольку никакого выбора не было), а другие наблюдали за этим через прозрачную перегородку. Впоследствии самкам-зрительницам дали возможность выбора, и они предпочли самцов в шапочках обычным партнерам. К сходным результатам привели аналогичные эксперименты с моногамными видами, в частности зебровыми амадиными. Это означает, что социальные механизмы могут быть одним из существенных факторов полового подбора.

Подражание с умом

Сравнив подражательное поведение у разных видов животных, можно оценить эволюционную роль интеллекта в формировании социального обучения. Основные экспериментальные методы изучения когнитивных аспектов подражания — это «искусственный фрукт» и «два способа — один результат». Оба метода предложил Торндайк еще в 1911 г. «Искусственным фруктом» называют разные ящики — от простой коробочки с крышкой до контейнеров, крышки которых укреплены на шарнирах и снабжены замками разной сложности, так что для их вскрытия нужна сообразительность. Имитируется природная ситуация, когда доступ к вознаграждению требует от животных более или менее сложного манипулирования объектом. В ла-



Мармозетка открывает простой «искусственный фрукт» — коробочку с крышкой.

Здесь и далее фото из лаборатории Л.Губера



Попугаи кеа способны открыть самые сложные варианты «искусственных фруктов». Собакам предлагают задачи попроще.

боратории «искусственные фрукты» можно открыть двумя способами, и этому экспериментаторы обучают две группы демонстраторов. Обе группы необходимы для метода «два способа — один результат». Вот пример подобного рода. В одной из серий опытов Торндайку цыплята должны были выбирать из «проблемного ящика» на волю. Наблюдая за тем, как это делают другие, они обучались быстрее. Затем цыплят-демонстраторов разделили на две группы и обучили двум разным способам решения задачи. Наблюдатели выбирали тот способ, который применяли сородичи. Это и позволило Торндайку прийти к выводу об определяющей роли подражания в обучении цыплят. Тот же подход был позднее использован при исследовании имитационных способностей попугайчиков. Одна группа птиц наблюдала за демонстратором, удалявшим крышку с бутылки, поворачивая и толкая ее клювом, а другая — за тем, который отвертывал ее ногой. Если каждая группа повторяет действия именно «своего» демонстратора, значит, животные решают задачу с помощью социального обучения. В противном случае члены каждой группы случайным образом выбирали бы тот или иной

способ. Подобные опыты проводили с голубями, скворцами, воронами, попугаями, перепелами, крысами, обезьянами разных видов. Во всех случаях наблюдатели успешно повторяли действия «своих» демонстраторов.

Использование «искусственных фруктов» разной сложности дает возможность судить о когнитивных аспектах социального обучения. В одном из экспериментов попугаям кеа предложили задачу такого же уровня сложности, что и обезьянам. Пять попугаев наблюдали за «работой» двух тренированных сородичей, умевших открывать крышку ящика с приманкой двумя разными способами; пять птиц контрольной группы должны были справляться с задачей самостоятельно. Демонстраторов обучили разной последовательности действий. Одного — вытащить спицу, открыть болт против часовой стрелки с задней части крышки и вынуть его из кольца. Второго научили откручивать болт с передней части крышки по часовой стрелке, вытаскивать спицу и вынимать болт. Сравнив последовательности действий попугаев из разных групп, авторы пришли к выводу, что демонстрации несомненно способствовали



Попугай внимательно следит за действиями лидера, чтобы потом повторить их.

достижению лучших результатов у птиц-наблюдателей по сравнению с контрольными. Наблюдатели постигали возможности «искусственного фрукта», действовали с нужными его элементами и достигали успеха значительно быстрее, чем члены контрольной группы. Однако попугаи не имитировали демонстраторов в точности. Возможно, они и не стремились к этому. Недаром кеа называют шимпанзе среди птиц. Их динамичный и игровой стиль жизни не предусматривает внимательного и точного копирования действий лидера. Им достаточно приблизительно представить возможности объектов, чтобы затем каждая птица решила задачу по-своему. Сочетание индивидуальной предприимчивости и быстрого распространения навыков в популяциях позволяет кеа осваивать нововведения человека. Например, они открывают запоры любой сложности, и единственный способ уберечь от разграбления, скажем, мусорный ящик — закрыть его на ключ, а ключ надежно спрятать.

«Культурные» и «некультурные» животные

В многочисленных лабораторных опытах выявлена способность разных видов осваивать новые формы поведения, подражая сородичам. Но как распространяются новшества в естественных популяциях, какие факторы способствуют, а какие — препятствуют этому? Это один из самых интересных и сложных вопросов, волнующих современных исследователей. Новые данные могут пролить свет на связь между генетическими и «культурными» составляющими в эволюции.

В естественных условиях животные обычно весьма консервативны в поведении. Особи, которые делают что-нибудь непривычным для остальных образом, привлекают внимание, но это от-

нюдь не значит, что им будут с готовностью подражать. Необычное поведение сородича наблюдают издали и держатся подальше. Однако если индивидум достиг успеха, применив, скажем, новый способ добывания пищи или защиты от опасности, он сам, возможно, будет повторять удачные действия вновь и вновь. У новаторов со временем могут найтись последователи, ставшие свидетелями того, что новая форма поведения не причиняет сородичу вреда, а напротив, ведет к успеху. Во многих ситуациях исследователи наблюдали проявление инноваций в группировках животных. И это можно было предсказать, исходя из резкого изменения условий среды: сокращения количества пищи, вынужденных миграций животных и т.п. В меняющихся условиях проверяются на прочность многие адаптации, в том числе поведенческие. Новые формы поведения отдельных особей могут оказаться более адекватными изменившимся условиям, чем видовые стереотипы, пригодные ранее.

Вопрос, могут ли отдельные «продвинутые» индивидумы распространить новые формы поведения в популяции, пока не имеет ответа. Исследованы лишь некоторые аспекты становления поведенческих традиций в популяциях.

Умеют ли животные учить друг друга? Инструктирование («учительство») — одна из самых сложных форм сигнальной наследственности. В теории социального обучения под учительством понимается ситуация, когда один индивидум меняет свое поведение, затрачивая усилия в пользу наивного наблюдателя и делая его обучение более эффективным. Учительство может проявляться в двух формах: в совершенствовании видового стереотипа поведения и в распространении инноваций.

Первая форма сравнительно обычна, особенно среди хищников, шлифующих охотничьи навыки своих потомков. Эта форма составляет неотъемлемую часть онтогенеза у ряда видов животных.

Вторая форма учительства крайне редко встречается у животных, она требует поведенческих стереотипов «сверх необходимого». Как будет видно, инновации могут распространяться в популяции и значительно более простыми способами, чем учительство. Однако внедрение нового опыта именно этим путем чрезвычайно интересно, поскольку позволяет познать пределы когнитивных способностей, связанных с социальным обучением животных.

Совершенствование видовых стереотипов поведения на основе родительских «уроков» описано для множества зверей и птиц. Но у многих видов дети рано расстаются с родителями и в дальнейшем могут рассчитывать только на свои врожденные стереотипы и приобретение индивидуального опыта. Хорошо иллюстрируют это результаты исследования И.Эйбл-Эйбесфельдта на хорьках. Хищники учатся обездвигивать жертву

укусом в затылок самостоятельно, на основе проб и ошибок, нанося в первое время укусы беспорядочно, в разные части тела убегающей добычи, и часто упуская ее. Комплекс охотничьего поведения оттачивается в раннем детстве, в играх с другими членами выводка. Наследственная склонность к формированию определенных связей помогает быстрому «дозреванию» охотничьего поведения хорьков и других видов куньих. У подавляющего большинства их видов детеныши быстро теряют контакты с матерью, братьями и сестрами и совершенствуются самостоятельно. Это означает, что искусный охотник в мире животных может сформироваться и без родительских уроков. А так ли уж они нужны? Не проявляется ли учительство «вхолостую», поскольку видовые стереотипы могут сформироваться и без внешних воздействий?

Вероятно, ответы можно найти, проанализировав разнообразие видовых репертуаров поведения. Для одних видов инструктирование необходимо для формирования поведения, для других — нет. Чтобы прояснить причину необходимости учительства, придется, видимо, обращаться к эволюционной истории каждого исследуемого вида и к анализу изменчивости среды обитания в историческое время его становления. Нужны специальные исследования в каждом конкретном случае, чтобы разграничить формы поведения, составляющие видовой стереотип.

Исследователи, пытавшиеся адаптировать детенышей крупных хищников к жизни в природной среде обитания, были вынуждены развивать и дополнительно шлифовать видовые формы поведения своих питомцев, т.е. в определенной степени заменять зверям родителей. Хорошим примером здесь служит многолетний опыт В.С. Пажетнова с бурыми медведями. Естественные взаимоотношения растущих гепардов с матерями исследованы Т.М.Кэйро в национальном парке Серенгети. Выяснилось, что результативность охоты молодых хищников улучшается крайне медленно за 10 месяцев материнской школы. Хотя поведение матери и выстраивается с точки зрения человека-наблюдателя в логический ряд «разумных» действий, «тупость» учеников заставляет осторожно подходить к выводу, что именно инструктирование делает молодых гепардов охотниками. К гипотезе о сравнительно малозначимой роли материнского наставничества автор пришел на основании экспериментов с домашними кошками. Разброс материнских «инструкций» у них оказался весьма существенным. Одни кошки приносили добычу котяткам слишком рано, когда те еще сосали молоко, другие не реагировали на поведение котят, играющих с подвижной жертвой. В целом уроки матери приводили к более раннему формированию охотничьего стереотипа у потомства, однако наследственно фиксированная система действий «перевешивала» учительство.

У хищных птиц роль учительства также была, видимо, преувеличена в ранних исследованиях. Необходимость инструктирования всегда казалась очевидной, исходя из «разумной» последовательности действий родителей, их демонстраций охотничьего поведения от простого к сложному. Однако наблюдения за птенцами скопы, воспитанными в неволе без родителей, свидетельствуют о другом: типичный для вида охотничий стереотип добывания рыб из воды успешно развивается и без участия взрослых птиц.

Данных о второй форме учительства, т.е. о распространении инноваций, пока очень мало. Самый впечатляющий пример относится к искусственной ситуации: шимпанзе Уошо обучала своего приемного сына Лулиса сигналам жестового языка. Другой пример тоже касается шимпанзе и связан с многолетними исследованиями К.Боша. Популяция обезьян была известна «культурной традицией»: они разбивали орехи с помощью каменных «молота и наковальни», и матери передавали навык детенышам тремя способами. Первый из них — стимулирование — наблюдали в 387 случаях. Матери оставляли «молот» на наковальне вместе с ядрами ореха, когда детеныш приближался к ней. Такое поведение необычно для шимпанзе: как правило, они не оставляют свое орудие, так как его могут утащить сородичи. Второй способ — помощь: мать передавала детенышу или молот (287 случаев) или расколотый орех (316 случаев). Наконец, третий способ, а именно инструктирование, наблюдалось лишь дважды за 10 лет наблюдений. Один раз шестилетний «мальчик» забирал у матери почти все орехи и отнимал молот. Видимо, «решив» поскорее приучить его к самостоятельности, мать брала у него молот, чистила его и помещала орех на наковальне в более подходящую позицию, чем это делал сын. После этого возвращала ему орудие и следила, как сын добывает ядро и ест его. Во втором случае мать помогала



Шимпанзе раскалывает орех с помощью молота и наковальни.

Фото из архива К.Боша

своей пятилетней дочери таким же образом правильно сориентировать орех на наковальне.

Есть ли у животных культура? Развитие когнитивной этологии и появление новых экспериментальных методов безусловно способствовали раскрытию новых граней интеллекта животных (подробнее см. [3]). Поэтому исследователи все больше интересуются «второй наследственностью» [4] — передачей и закреплением поведенческих традиций в популяциях. Это напрямую перекликается с концепцией сигнальной наследственности Лобашева. Во все учебники по поведению вошли два примера «культуры» у животных, описанные в середине 20-го столетия. В одном речь идет о британских синицах, которые проклеивали крышки в бутылках, доставляемых молочниками к дверям домов, и пили сливки. Техника воровства быстро распространилась в популяции. Р.Хайнд и Дж.Фишер, опубликовав эти наблюдения, предложили термин «культурная преемственность» для описания феномена передачи навыков путем подражания. Второй пример — «культура мытья овощей» у японских макаков. Обычай отмывать бататы от грязи в морской воде распространился сна-



Шимпанзе добывает термитов с помощью «удочки».

Фото К.Тьютин

чала среди молодых самок и их матерей, а спустя 10 лет ему следовали почти все члены группы.

Накопленные данные о распространении новых форм поведения в популяциях разных видов привели к разграничению понятий «культура» и «поведенческие традиции», по крайней мере на количественном уровне. Распространение и укоренение какой-либо одной новой формы поведения в популяции называют поведенческой традицией. Это те случаи, когда поведенческая модель (или поведенческий стереотип)

- не наследуется, а приобретает в ходе обучения;
- проявляется у большого количества особей в локальной группе;
- наблюдается у животных разных поколений;
- отсутствует в других популяциях того же вида.

Под культурой у животных принято понимать целый блок поведенческих традиций, отличающих конкретную популяцию. Приведенные два примера, таким образом, относятся к поведенческим традициям. Количественная разница существенна, однако суть у этих явлений одна и та же: культурная преемственность через социальное обучение — основной этологический механизм распространения новых форм поведения.

Поведенческие традиции описаны у разных видов обезьян, ворон, крыс и других животных, способных к сложной социальной и психической деятельности. Недавно открыто распространение навыка «орудийной деятельности» в популяции бутылконосых дельфинов, обитающих у западных берегов Австралии. Дельфины отрывают от субстрата куски губок и используют их для того, чтобы защищать, как перчаткой, чувствительный рострум, когда добывают придонных животных [5]. Наблюдения и ДНК-анализ позволили предположить, что поведенческая традиция распространяется путем социального обучения от матерей к детям, а автором инновации была одна самка, «Ева-губконосица», как шутят исследователи.

«Очаги культуры» у шимпанзе и орангутанов выявлены в результате многолетних исследований. За шимпанзе наблюдали в семи местообитаниях Африки, причем если суммировать время, затраченное всеми исследователями, оно составит 151 год. Было выделено 39 устойчивых поведенческих моделей, которые различались в изолированных друг от друга группах. Представители этих «культур» по-разному использовали орудия для добычи пищи, исполняли ритуальные танцы и сооружали укрытия. В шести популяциях орангутанов на островах Борнео и Суматра приматологи выделили 24 модели поведения, которые могут быть рассмотрены как культурные варианты [6]. Орангутаны использовали листья как салфетки и «перчатки» для защиты пальцев от колючек, шипов и ядов, применяли палочки для вы-

уживания насекомых из отверстий и для чесания, а плотные листья — для того, чтобы, прижав их к губам, издавать специфические гудящие звуки. Особенно интересен пример «орудийной культуры» — выживания ветками сердцевины из колючих плодов. Животные только одной из шести популяций пользовались такими орудиями, хотя у других в распоряжении было вдоволь колючих плодов и палочек. По мнению исследователей, существуют «культурные границы», разделяющие популяции.

Вопрос о роли сигнальной наследственности в формировании поведенческих традиций очень важен и требует специальных исследований. Ценны и редкие случаи многолетнего мониторинга «очагов культуры» со времени их возникновения. Так, в одной популяции японских макаков в 1979 г. впервые зафиксировано применение камня для раскалывания орехов молодой самкой. Спустя 20 лет техникой владели 80% членов популяции [7]. Исследователи сравнили действия макаков-неофитов и обезьян из географически удаленной популяции, в которой камни использовались с «незапамятных» времен. Стереотипы поведения в популяциях оказались неразличимы. Это означает, что двигательные комплексы, которые вовлечены в орудийную деятельность, видоспецифичны и имеют наследственную основу.

В то же время наблюдения за популяциями «культурных» шимпанзе выявляют множество не прижившихся потенциально полезных инноваций. Шимпанзе из Махале и Гомбе (национальных парков в Западной Танзании) не используют камни, как это делают обезьяны из Таи и Боссу, для разбивания орехов. Хотя в этих местах хватает и камней, и твердых орехов, Дж.Гудолл отметила единственный в Гомбе случай использования молотка. Она предположила, что разбивание орехов распространится в популяции, однако в последующие 28 лет этого не произошло, и «щелкунчиками» обезьяны Гомбе так и не стали.

Подобные примеры заставляют внимательнее относиться к исследованию механизмов, благодаря которым распространяются новые формы поведения. Необходимо задуматься о роли не только «второй» (социальной), но и «первой» (генетической) наследственности в формировании поведенческих традиций в популяциях. Поэтому важно найти универсальные формы социального обучения, включающие компоненты как инновационного, так и генетически обусловленного поведения.

«Распределенное социальное обучение как альтернатива «животной культуре». В последние годы в научной литературе наметилась тенденция присваивать «высшие категории» обнаруженным феноменам социального обучения. Так, если к источнику пищи один муравей ведет другого (т.е. они бегут тандемом), это рассматривается как «учительство» [8]. Между тем известно,



Шимпанзе обучаются использованию орудий в процессе дружеского общения.

Фото М.Ванчатовой

что бег тандемом к источнику пищи — один из самых примитивных способов коммуникации муравьев. Орудийная деятельность новокаледонских галок трактуется как феномен культуры [9], возникшей за счет подражательного обучения, хотя роль врожденных компонентов в развитии этой формы поведения до конца не выяснена. Однако естественно задаться вопросом: если у животных есть культура, почему они сидят голые под дождем?

Распространение сложных форм поведения в популяциях далеко не всегда основано на становлении культурных традиций. Это может быть обусловлено и более простыми способами социального обучения. Полагаю, гипотеза «распределенного социального обучения» (она основана на экспериментальных данных, полученных при исследовании охотничьего поведения муравьев рода *Myrmica*) вполне объясняет внедрение новых для популяции поведенческих стереотипов [3]. Для этого достаточно, чтобы в популяции имелись хотя бы немногочисленные носители целостных стереотипов, а остальные животные обладали бы неполными генетическими программами, запускающими такие стереотипы*. Наличие «спящих» фрагментов программ создает у их носителей врожденную предрасположенность к определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно простых форм социального обучения. У наших муравьев распространение охотничьего стереотипа обеспечивается как социальным обучением («облегчением»), так и генетически детерминированным поведением.

* Подробнее см.: Резникова ЖИ. Маленькие труженики большой науки // Природа. 2007. №12. С.25—34.

Такой же вывод можно сделать из результатов, полученных недавно в исследованиях орудийного поведения новокаледонских галок* (*Corvus moneduloides*). В его формировании роль наследственно закрепленных «заготовок» поведения оказалась весьма существенной, а целостный стереотип проявился, видимо, под влиянием его носителей.

Есть и другие примеры, которые считаются доказательством культурных традиций у животных, но при ближайшем рассмотрении могут оказаться проявлением распределенного социального обучения. Один из таких примеров — «груминг рука об руку» у шимпанзе. Пара животных сцепляет высоко поднятые руки, а свободными руками перебирает друг другу шерсть. Эта поза характерна лишь для немногих популяций шимпанзе, и она вынесена на обложку книги Мак Грю «Культурные шимпанзе» (2004) как пример культурных традиций. Эту точку зрения поддерживают и исследователи Йерковского приматологического центра, изучающие подобное поведение в группах шимпанзе, содержащихся в неволе [10]. Однако такой поведенческий стереотип проявился по принципу «все и сразу», без обучения и тренировок, у одной из самок и потом распространился лишь среди ограниченного числа сородичей. Это позволяет полагать, что наследственная предрасположенность играет заметную роль в проявлении «груминга рука об руку».

Гипотеза распределенного социального обучения позволяет объяснить распространение новых навыков, без привлечения «культуры» и «учительства». Есть основания полагать, что этому обучению свойствен кумулятивный эффект, и частые встречи с исполнителями целостного стереотипа увеличивают скорость распространения новых форм поведения.

* Резникова ЖИ. // Природа. 2007. №12. С.25—34.

* * *

Множество жизненно важных задач животные могут решить за счет наследственно обусловленного поведения, дополняемого индивидуальным опытом. Однако трудно быть «вооруженным» готовыми врожденными поведенческими стереотипами на все случаи жизни. Социальное обучение позволяет, наблюдая за действиями сородичей, осваивать новые формы поведения. Но путь внедрения новшеств в популяцию лежит через преодоление консерватизма подавляющего большинства ее членов. Представителей разных видов в способности усваивать чужой опыт роднит одно: они плохо учат и плохо учатся. Даже самые «умные» особи наиболее «интеллектуальных» видов, наблюдая за успешными действиями сородичей, как правило, не копируют их, а действуют в том же направлении, но по-своему. Это чаще всего не приносит успеха последователям, и инновации умирают вместе с изобретателем. Однако, пусть и с трудом, но поведенческие традиции, основанные на сигнальной наследственности, распространяются и сохраняются в некоторых популяциях животных. Пока практически ничего не известно о том, насколько благоприобретенные инновации способствуют процветанию и росту численности популяций. Во многом остаются неясными и механизмы распространения новых форм поведения. Но если принять во внимание гипотезу распределенного социального обучения, то удастся объяснить, как некоторые новые формы поведения, освоенные одиночками, становятся достоянием популяции и как передаются из поколения в поколение. Для этого достаточно, чтобы в популяции имелись носители видового стереотипа поведения и обладатели отдельных «заготовок», способные к самым простым формам социального обучения. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 08-04-00489) и Президиума РАН по программе «Биоразнообразие».

Литература

1. Инге-Вечтомов С.Г. // Генетика. 2007. Т.43. №10. С.1287—1298.
2. Whiten A., Flynn E., Brown K., Lee T. // Developmental Science. 2006. V.9. P.575—583.
3. Reznikova Zh. Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition. Cambridge, 2007.
4. Whiten A. // Nature. 2005. V.437. P.52—55.
5. Krützen M., Mann J., Heithaus M., et al. // Proc. Natl Acad. Sci (USA). 2005. V.105. P.8939—8943.
6. Schaik C.P. van, Ancrenaz M., Borgen G. et al. // Science. 2003. V.299. P.102—105.
7. Leca J.-B., Gunst N., Huffman M.A. // American Journal of Physical Anthropology. 2007. V.136. №2. P.233—244.
8. Franks N.R., Richardson T. // Nature. 2006. V.439. P.153.
9. Hunt G.R., Gray R.D. // Proceedings of the Royal Society, London, B. 2003. V.270. P.867—874.
10. Bonnie K.E., Waal F.B.M. de // Primates. 2006. V.47. P.27—34.