

## ГИПОТЕЗА РАСПРЕДЕЛЕННОГО СОЦИАЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ И АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ МУРАВЬЕВ

Ж.И. Резникова<sup>1,2</sup>, С.Н. Пантелеева<sup>1,2</sup>, И.К. Яковлев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия,  
e-mail: zhanna@reznikova.net; URL: www.reznikova.net; <sup>2</sup> Новосибирский государственный  
университет, Новосибирск, Россия

### Введение

Социальное обучение основано на способности животных к приобретению опыта, связанного со взаимодействием с другими особями. Важная роль этой формы поведения в системе адаптаций давно осознавалась эволюционистами, экологами, физиологами и зоопсихологами (Вагнер, 1913; Северцов, 1922; Наумов, 1948, 1973; Орбели, 1949; Мантейфель, 1970; Behavioral ecology ..., 1978; Galef, 1980). Социальное обучение расширяет адаптивные возможности популяций в меняющейся среде, вовлекая «сигнальную наследственность» (Лобашев, 1961) в процессы освоения животными новых возможностей, которые могут быть связаны с изменениями климата, ландшафтов, появлением незнакомых видов пищи и новых врагов. Согласно экспериментальным данным последних лет, социальное обучение играет важную роль в таких важных аспектах естественной жизни животных, как выбор диеты, способы добывания пищи, избегание хищников и даже выбор полового партнера (Heyes, 1994; White, Galef, 2000).

Социальное обучение – собирательный термин, который включает разные по сложности формы поведения. К простым формам социального обучения относят так называемое «социальное облегчение» (social facilitation): в присутствии сородичей животные проявляют различные реакции (пищевые, оборонительные, поисковые) с большей легкостью, чем в одиноч-

ку. Это широко распространенная и наиболее универсальная форма социального обучения. Значительно более сложно подражательное обучение, на основе которого могут формироваться «культурные традиции» в популяциях. К этой форме относятся и «приблизительное» подражание (emulation), к которому способны многие социальные виды: от грызунов до слонов, и точное копирование действий других особей («true imitation»), описанное только у антропоидов. Этологи выделяют еще целый ряд различных по сложности форм социального обучения: генерализованное и локализованное расширение стимулирования, облегчение ответа, «учительство» (активное инструктирование) и некоторые другие. Детальный анализ разных форм социального обучения, их экологических и когнитивных аспектов приведен в работе Ж.И. Резниковой (2004).

Сложные формы социального обучения, такие, как имитация и учительство, традиционно рассматриваются как один из критериев когнитивной деятельности животных. Однако в последние годы в научной литературе наметилась тенденция обнаруженным феноменам социального обучения присваивать «высшие категории», что далеко не всегда оправдано. Так, один из самых простых способов мобилизации муравьев на источник пищи с помощью бега тандемом (один муравей ведет другого) квалифицируется как «учительство у муравьев» (Franks, Richardson, 2006). Орудийная деятельность новокаледонских галок трактуется как

феномен культуры (Hunt, Gray, 2003), основанной на подражательном обучении, хотя роль врожденных компонент в развитии этой формы поведения до конца не выяснена.

Вопрос о том, какие факторы способствуют, а какие препятствуют распространению и укоренению в сообществе животных новых стереотипов поведения, является одним из самых сложных и интересных в этологии и эволюционной экологии. Дело в том, что инновации распространяются в среде носителей видотипических стереотипов поведения, настолько консервативной и «вязкой», что трудно бывает представить, как вообще возможно устойчивое сохранение новых форм поведения. Среди множества примеров гибели потенциально полезных инноваций вместе с «изобретателями» новых форм поведения можно привести орудийную деятельность шимпанзе, наблюдаемую в разных удаленных одна от другой популяциях. Обезьяны, обитающие в национальных парках Таи и Боссу, используют для разбивания орехов камни в качестве молотков и наковален. Приматологи называют их популяциями «щелкунчиков». Шимпанзе Махале и Гомбе не используют таких орудий, несмотря на обилие в этих местах и камней и твердых орехов. Гудолл (Goodall, 1970) отметила единственный для группировки Гомбе случай использования молотка и предположила, что эта техника распространится в популяции. Однако в течение последующих 28 лет этого не произошло, и «щелкунчиками» члены этой популяции так и не стали (Whiten *et al.*, 1999). Подобные примеры заставляют нас более внимательно отнестись к исследованию механизмов распространения новых для популяций форм поведения.

Мы считаем, что распространение сложных форм поведения в популяциях далеко не всегда основано на становлении культурных традиций и часто может быть объяснено на основе более простых проявлений социального обучения. Представляется актуальной задача поиска универсальных форм социального обучения, включающих компоненты как инновационного, так и генетически обусловленного поведения, основанного на видотипической предрасположенности животных к выполнению определенных поведенческих актов или их последовательностей. Мы предлагаем

гипотезу «распределенного социального обучения», которая заключается в следующем: для распространения в популяции сложных поведенческих стереотипов достаточно присутствия в ней немногочисленных носителей целостных стереотипов, если остальные животные являются носителями неполных генетических программ, запускающих эти стереотипы. Наличие «спящих» фрагментов программ создает у их носителей врожденную предрасположенность к совершению определенной последовательности действий. Для достройки целостного стереотипа достаточно простых форм социального обучения. Мы назвали такое социальное обучение «распределенным», поскольку речь идет о фрагментах поведенческих программ и о целостных программах, распределенных между разными членами популяции.

Гипотеза распределенного социального обучения (distributed social learning) обсуждалась на международных этологических конференциях (Panteleeva, Reznikova, 2005; Reznikova, Panteleeva, 2007) и кратко анонсирована в учебнике Ж.И. Резниковой (Reznikova, 2007) как новая форма социального обучения у животных.

Мы проверяем гипотезу распределенного социального обучения на поведенческом уровне. Для этого исследуется индивидуальная вариативность сценариев развития поведенческих стереотипов. В статье впервые дается экспериментальное обоснование распределенного социального обучения на основе исследования онтогенетического развития стереотипов охотничьего и агрессивного-оборонительного поведения у муравьев. Эти насекомые наряду с особенностями, обусловленными эусоциальной структурой сообщества, обладают гибким индивидуальным поведением и демонстрируют все известные формы обучения на достаточно высоком уровне (Reznikova, 2007). Ранее была экспериментально показана способность муравьев к такой сложной форме социального обучения, как подражание (Reznikova, 1982, 2001).

Основные идеи и результаты, изложенные в статье, обсуждались на Международной научной конференции «Развитие эволюционной идеи в биологии, социологии и медицине» (Новосибирск, 7–9 августа 2007 г.), посвященной 90-летию со дня рождения академика Д.К. Беляева. Дмитрий Константинович Беляев

проявлял живой интерес к полевым исследованиям поведения муравьев, наблюдая эксперименты одного из авторов (Ж.И. Резниковой) во время выполнения преддипломной практики на Карасукском стационаре Биологического института СО РАН (теперь ИСиЭЖ СО РАН). Дискуссии с ним заронили зерна развития будущих исследований.

### Материалы и методы

Исследования проводились в 2003–2007 гг. Роль социального обучения в развитии охотничьего поведения муравьев изучалась на *Myrmica rubra* – массовых обитателях подстильно-почвенного яруса бореальной зоны. Охотничье поведение муравьев в естественных условиях исследовалось в лесопарковой зоне Академгородка, онтогенез поведения изучался в лабораторных экспериментах. Исследовался процесс охоты муравьев на прыгающих ногохвосток *Collembola*. В полевых опытах процесс охоты наблюдали в стеклянных контейнерах (диаметром 6 см, высотой 12 см), вкопанных в почву вблизи гнезд *Myrmica rubra*. Контейнеры с гипсовым увлажненным дном содержали прозрачный субстрат (нарезанную пластиковую соломку), имитирующий для насекомых лесную подстилку и при этом не мешающий видеосъемке. В контейнеры помещали по 30 живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus*; по мере изъятия жертв муравьями, добавляли новых. Наблюдения проводили на 6 семьях муравьев в периоды их высокой активности с 9<sup>00</sup> до 12<sup>00</sup> и с 17<sup>00</sup> до 19<sup>00</sup> (всего 160 часов). В экспериментах с контейнерами 20 муравьев из каждого гнезда помещали в контейнер по очереди, с помощью мягкой кисточки и фиксировали все их контакты с ногохвостками путем анализа видеосъемки. Контейнеры помещались вблизи гнезд только на время наблюдений, в остальное время муравьи не имели к ним доступа.

Для того чтобы оценить долю ногохвосток в добыче муравьев в естественных условиях, на тех же семьях, в другие дни проводили учеты добычи, приносимой муравьями в гнезда, в течение 7 дней. При этом сравнивалась охотничья активность семей, расположенных на участках с различной численностью ногохвосток. Динамическая плотность ногохвосток оценивалась

на каждом участке с помощью прозрачной пластинки 225 см<sup>2</sup>, положенной на поверхность лесной подстилки (Prinzig, 1997). Вблизи каждого гнезда муравьев учеты динамической плотности ногохвосток проводились на четырех площадках по 10 раз на каждой.

В лабораторных экспериментах мы исследовали развитие в имагинальном онтогенезе муравьев сложного стереотипа охотничьего поведения. Сравнивали поведение муравьев из контрольной («дикой») семьи и четырех «наивных» семей, состоящих из муравьев, выращенных в лаборатории из куколок. Важно отметить, что исходные семьи были полигинными, т. е. рабочие муравьи были потомками не менее чем 20 самок. Поэтому, хотя мы использовали только одну контрольную семью, рабочие особи в ней были генетически вариабельны. То же можно сказать и о наивных семьях. Каждая лабораторная семья состояла из 300 рабочих особей и самок с расплодом. Как контрольная семья, так и куколки для выращивания наивных рабочих были взяты из мест с высокой численностью ногохвосток. В семьи добавлялись яйца и личинки, для того чтобы во всех экспериментальных семьях муравьи были достаточно мотивированы для добычи белковой пищи, необходимой им для выкармливания молоди. Наивные муравьи были изолированы от контактов с «дикими» (исключая самок, но фертильные самки *Myrmica rubra* не могут демонстрировать охотничье поведение) и они не встречались с потенциальной добычей. Для наблюдений за охотничьей деятельностью муравьев их помещали поочередно в контейнеры с ногохвостками при тех же условиях, что и в полевых опытах. В наивных семьях 123 индивидуально помеченные особи тестировались поочередно, в возрасте 2, 7, 14, 30 и 60 дней после выхода из куколки. Муравьи рода *Myrmica* в возрасте 30 дней считаются полностью физиологически зрелыми (Брайен, 1986). Муравьев помещали в контейнер по одному с помощью мягкой кисточки и фиксировали все реакции, вплоть до поимки ногохвостки. Это могло произойти почти мгновенно, но в любом случае муравью отводилось не более 15 минут на тест. Было проведено 214 тестов с контрольной семьей и 209 тестов с наивными муравьями, что составило в сумме 80 часов наблюдений.

Роль социального обучения в развитии агрессивно-оборонительного поведения изучалась на примере агрессивных реакций *Formica aquilonia* (рыжих лесных муравьев) по отношению к хищным видам жужелиц и к их моделям. Нас интересовала индивидуальная вариабельность сценариев развития агрессивно-оборонительного поведения у муравьев в связи с разной степенью завершенности соответствующих поведенческих программ. Ранее было показано, что рыжие лесные муравьи относятся к хищным жужелицам как к потенциальным врагам и при встречах нападают на них (Reznikova, Dorosheva, 2004). Были экспериментально выявлены визуальные признаки моделей врагов, вызывающие агрессивные реакции муравьев: темный цвет, наличие выростов (ноги, антенны), двухсторонняя симметрия, размеры и скорость движения. При этом было показано, что члены разных функциональных групп в семье реагируют на врагов по-разному: охранники и охотники нападают на жужелиц, тогда как сборщики пади избегают опасных столкновений (Дорошева, Резникова, 2006). Это дало нам возможность более точно исследовать развитие агрессивного поведения в имагинальном онтогенезе муравьев, сосредоточившись на исследовании охранников и охотников и используя модели муравьиных врагов с адекватными визуальными признаками. В качестве тест-объектов использовались живые хищные жужелицы *Pterostichus melanarius* и *P. oblongopunctatus* и модели, имитирующие различные детали облика жуков.

Исследуя развитие агрессивного поведения в имагинальном онтогенезе муравьев, мы в лабораторных экспериментах сравнивали реакции на врагов у особей, взятых из одинаковых по численности лабораторных семей: базовой («дикий») и «наивной», состоящей из муравьев, вышедших из куколок и выращенных в лаборатории. Исходные семьи были полигинными. Муравьев тестировали индивидуально на аренах (15 × 15 см) с предъявлением им живого жука или модели, которую передвигали на нитке со скоростью 6–7 см/сек.

В «диких» семьях мы сравнивали реакции на врагов у представителей разных функциональных групп. Охранников отбирали с крышки формикария, пронося над ними препаровальную иглу и собирая агрессивно нападающих на

нее муравьев. Охотников отбирали по реакции на потенциальную добычу на жилой арене. Для выявления сборщиков пади на арену выставляли ветки осины с колониями тлей.

В первой предварительной серии опытов использовали 4 группы муравьев по 7 особей: охранники, охотники и сборщики пади неизвестного возраста из базовой семьи и группу наивных муравьев (возраст около 2 недель). Каждый муравей проходил тест, состоящий из серии предъявлений разных объектов. Сначала муравью предъявляли модели по 5–7 мин каждую, с перерывом в 1 мин, в следующем порядке: а, б, в, г (рис. 1). Спустя 5–15 мин муравья ссаживали с живым жуком на арене также в течение 5–7 мин. Всего для 28 муравьев проведено 140 предъявлений. Во второй серии опытов участвовали две группы муравьев по 20 особей, взятые из двух других семей: недифференцированная группа наивных особей 3–5-недельного возраста из наивной семьи и группа охранников из базовой семьи. Муравьев по одному ссаживали с живым жуком в течение 15 мин. Спустя 5–15 мин муравьев тестировали на моделях, предъявляя их в случайном порядке, по одной, каждую в течение 15 мин. Всего проведено 200 предъявлений и зафиксированы количество и последовательность поведенческих реакций у 40 особей.

## Результаты и обсуждение

Исследования индивидуальной вариабельности сценариев развития охотничьего пове-

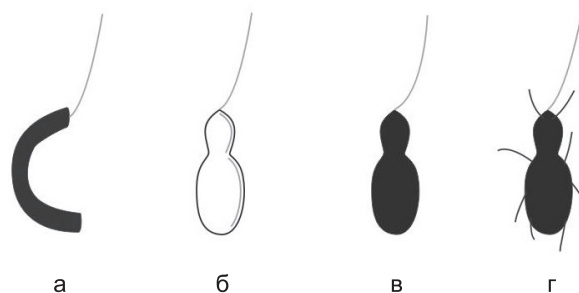


Рис. 1. Модели хищной жужелицы, использующиеся при исследовании агрессивно-оборонительной реакции рыжих лесных муравьев.

а – черная несимметричная, б – белая симметричная, в – черная симметричная, г – черная симметричная, несущая выросты: ноги и антенны.



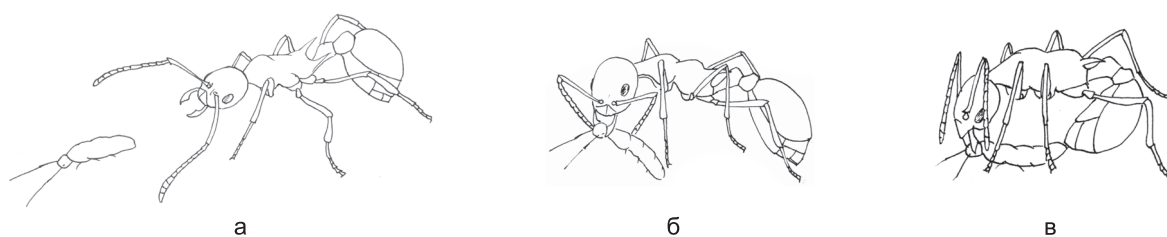
дения у муравьев проводились на примере *M. rubra*, охотящихся на ногохвосток. До недавнего времени считалось, что муравьи рода *Myrmica*, обычные и многочисленные обитатели подстилки и почвы в бореальной зоне, являются сборщиками мертвых беспозвоночных и не способны к активной охоте. Известно, что ногохвостки (*Collembola*) составляют существенную часть добычи *Myrmica*, но ранее предполагалось, что муравьи собирают коллембол, утративших подвижность после линьки или погибших (подробно: Резникова, 1983). Коллемболы снабжены прыгательной вилкой и могут быстро менять направление движения, являясь, таким образом, не совсем легкой для поимки добычей. В то же время они являются настолько массовыми животными, что отсутствие столь же массовых охотников на эту добычу вызывало недоумение экологов. Ранее охота на ногохвосток рассматривалась в ряду экзотических феноменов. Признанными охотниками на коллембол и других мелких прыгающих насекомых считались муравьи рода *Odontomachus* (подсемейство Ponerinae), обладающие захлопывающимися мандибулами-«ловушками» (фото 1). Эти муравьи обитают в Южной Америке, тропической Азии, Австралии и Африке. Мы впервые продемонстрировали способность к охоте на ногохвосток у массовых мелких муравьев-стратобионтов, широко распространенных в бореальной зоне (*Myrmica rubra*, *Tetramorium caespitum*, *Lasius niger*), и описали стереотипы их поведения при поимке прыгающей добычи (Резникова, Пантелеева, 2001). У *M. rubra* действия муравья-охотника включают обнаружение добычи, быстрый «наскок» на нее сверху и хватание за передний конец тела и, наконец, удар жалом (Резникова, Пантелеева, 2003). Этот стереотип можно назвать



**Фото 1.** Муравей с жвалами-«ловушками» *Odontomachus coquereli* поймал личинку сверчка (Мадагаскар). Фото Alex Wild, 2006. <http://www.myrmecos.net/ants/OdoCoq5.html>

«атака наскоком». Следует отметить, что обнаруженный нами стереотип поведения носит характер комплекса фиксированных действий (КФД) (подробно: Резникова, 2005). Он является практически «неделимым», по крайней мере в своем внешнем проявлении. Наши наблюдения показали, что если добыча ускользает от охотника, муравей все равно щелкает мандибулами, а в некоторых случаях еще и подгибает брюшко с жалом, демонстрируя КФД целиком.

Мы выбрали для детального исследования стереотип «атака наскоком» у *M. rubra* (рис. 2). Ранее, сравнивая охотничью активность 11 семей этого вида в местообитаниях с разной численностью ногохвосток, мы выявили связь между динамической плотностью ногохвосток и количеством успешных охотников в экспериментальных контейнерах. В прежних опытах муравьи могли посещать контейнеры с потенциальной добычей свободно. Учеты



**Рис. 2.** Последовательные стадии «атаки наскоком» при охоте *Myrmica rubra* на прыгающую ногохвостку: обнаружение (а), «наскок сверху» (б), умерщвление с помощью жала (в). (Рисунок С.Н. Пантелеевой.)

добычи, приносимой муравьями в гнездо вне экспериментов, показали, что в местообитаниях с высокой численностью ногохвосток они могут полностью переключаться на эту добычу: доля коллембол в пищевых спектрах семей достигала 100 % (Резникова, Пантелеева, 2001). В данной работе мы сравнивали реакцию на ногохвосток у муравьев, помещаемых в контейнер по одному. Фиксировалось количество охотничьих выпадов по отношению к потенциальной добыче. Как видно из табл. 1, в местообитаниях, бедных коллемболами, муравьи, помещенные в контейнер, совершали в десятки раз меньше выпадов, чем муравьи из семей, обитающих на участках с высокой численностью коллембол. Большинство муравьев, сталкиваясь с ногохвостками в экспериментальных контейнерах, не проявляли интереса, а те немногие, которые реагировали на потенциальную добычу, теряли интерес после неудачных бросков. Напротив, обитатели участков с высокой численностью ногохвосток совершали много выпадов, которые чаще всего завершались успехом.

Можно было бы предположить, что мы имеем дело с локальной «муравьиной культурой»: в местообитаниях, богатых ногохвостками, муравьи освоили процесс охоты, часто наблюдая за более удачливыми сородичами. В качестве альтернативной гипотезы можно рассмотреть генетически запрограммированную реакцию муравьев на стимулы, получаемые от добычи, с последующей достройкой стереотипа охотничьего поведения за счет индивидуального опыта («жертва–релизер»). Как будет ясно из

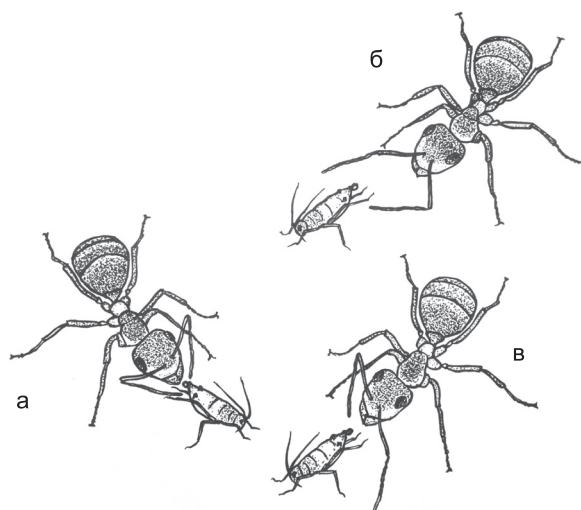
последующего анализа, обе гипотезы пришлось отвергнуть в пользу третьей («распределенное социальное обучение»).

Гипотеза «жертва–релизер» предполагает наличие врожденного шаблона восприятия потенциальной добычи («образа добычи») у муравьев. Она вполне достойна проверки, так как включение у муравьев последовательности поведенческих актов на основе получаемых стимулов было выявлено ранее, при исследовании такого сложного стереотипа, как выпрашивание и получение пади у тлей-симбионтов (Резникова, Новгородова, 1998). Этот стереотип включает стимулирование тли к выделению сладкой капли путем поглаживания и щекотания ее брюшка антеннами, складывание определенным образом антенн, ротовых частей и щупиков для улавливания капли полностью и без потерь (рис. 3). Обсуждая возможное происхождение и механизмы проявления этой формы поведения, Клофт (Kloft, 1960) высказывал предположение, что брюшко тли в характерной позе, с каплей пади и поднятыми задними ногами выглядит для муравья как голова сородича с отрываемой каплей жидкой пищи и соответственно сложенными антеннами. Обмен жидкой углеводной пищей между членами семьи (трофаллаксия) характерен не только для муравьев, но и для других общественных перепончатокрылых (пчел и ос). Речь, таким образом, идет о достаточно универсальной форме поведения. При трофаллаксии (обмене пищей) и трофобиозе (получении пади от тлей) у муравьев задействованы сходные последовательности

Таблица 1

Сравнение взаимодействия с ногохвостками у членов семей *Myrmica rubra*, обитающих в биотопах с разной численностью ногохвосток (*Collembola*)

№ гнезда <i>M. rubra</i>	Динамическая плотность ногохвосток вблизи гнезд муравьев (экз./ 225 см <sup>2</sup> )	Число выпадов в сторону жер- твы у муравьев в контейнерах (среднее для 20 муравьев)	Доля ногохвосток в добыче му- равьев, выявленная при иссле- довании пищевых спектров, %
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



**Рис. 3.** Выпрашивание и получение капли пади «взрослыми» (а) и «наивными» (б, в) муравьями у тлей-симбионтов. (Рисунок Т.А. Новгородовой.)

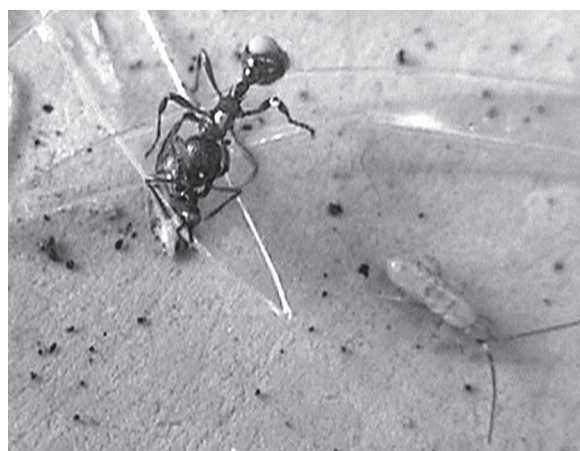
действий и позы. Сборщики пади могут путем «выпрашивания» стимулировать тлей к выделению сладкой капли, так же, как при трофаллаксии, одни муравьи выпрашивают, а другие предлагают пищу. Мирмекофильные виды тлей специально удерживают капли пади в течение определенного времени, ожидая стимуляции со стороны своих симбионтов (Новгородова, 2004). Мы впервые пронаблюдали сценарий формирования трофобиоза у рыжих лесных муравьев (Резникова, Новгородова, 1998). Эксперименты с наивными, выращенными в лаборатории, муравьями показали, что пробуждение полного стереотипа выпрашивания пади происходит у них после первого случайного контакта со сладкой каплей, выделяемой тлей. На достройку и «отлаживание» последовательности действий уходит всего лишь 60–120 мин. Присутствие более опытных (но не «диких», а также выращенных в лаборатории) муравьев ускоряет этот процесс, по-видимому, за счет социального облегчения. Однако у первых (полностью наивных) партий муравьев формирование целостного стереотипа происходит, хоть и более длительно, но без затруднений. Сочетания врожденных шаблонов восприятия стимулов (в данном случае сочетание сладкой капли и характерной позы симбионта) с небольшой долей индивидуального опыта оказываются вполне достаточны для формирования этого весьма

сложного поведенческого стереотипа (подробно см: Резникова, 2005; Reznikova, 2007).

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

В наших экспериментах члены «дикой» семьи, взятой из богатого ногохвостками местобитания, демонстрировали высокую эффективность охоты (фото 2). Из 214 тестов 116 закончились поимкой ногохвостки уже в первые 5 мин. Было протестировано 127 муравьев, от 1 до 6 раз каждый. Из них 48 особей (37,8 %) покидали контейнер, обязательно поймав добычу, 29 (22,8 %) хотя бы раз поймали добычу, а посещения 50 особей (39,4 %) оказались нерезультативными. Это означает, что муравьи не ловили добычу за отведенные им 15 мин, но большинство их контактов с ногохвостками сопровождалось «охотничьими выпадами».

Наивные муравьи вели себя совершенно иначе. Они относились к ногохвосткам так же мирно, как и к членам своей семьи, ощупывали их и даже вступали в антеннальные контакты



**Фото 2.** Муравей *M. rubra* поймал ногохвостку в контейнере. (Фото С.Н. Пантелеевой.)

(фото 3). Важно отметить, что тестируемые муравьи были вполне физиологически зрелыми: 27 тестирований проводилось с муравьями возраста 30 дней и 37 – с муравьями возраста 60 дней. В этом возрасте *Myrmica* занимаются внегнздовой фуражировкой, в частности охотой (Брайен, 1986). В отдельных опытах мы помещали 6 муравьев 60-дневного возраста поочередно в контейнер с ногохвостками на более длительные периоды, до 20 часов. Несмотря на сотни контактов с потенциальной добычей за это время, ни один из муравьев не продемонстрировал охотничье поведение. Это показывает, что стимулы, получаемые от ногохвосток, не пробуждают охотничье поведение у муравьев, и заставляет нас отвергнуть гипотезу «жертва–релизер».

Гипотеза «муравьиной культуры» основана на предположении о том, что охотничье поведение муравьев формируется на основе наблюдений за удачливыми охотниками в течение длительного периода. Действительно, ранее было показано, что для части особей период формирования охотничьего стереотипа так долог, что он включает зимовку в гнезде (Резникова, Пантелеева, 2005). Столь существенные различия в двух сценариях развития поведенческих стереотипов (взаимодействие с тлями-прокормителями и взаимодействие с потенциальной добычей) можно объяснить тем, что в первом случае речь идет об облигатном, а



**Фото 3.** Наивный муравей *M. rubra* вступает в антеннальный контакт с потенциальной жертвой так же мирно, как с членом своей семьи. (Фото С.Н. Пантелеевой.)

во втором – о факультативном поведении. Как упоминалось выше, в основе выпрашивания пади лежит стереотип, который используется всеми общественными перепончатокрылыми при обмене пищей. Охота же на прыгающую добычу является факультативным поведением, проявляющимся у локальных популяций некоторых видов, и вполне может объясняться наличием муравьиной «охотничьей культуры». Однако эта гипотеза была отвергнута, так как при исследовании поведения членов наивных семей мы обнаружили 7 особей из 123, которые при встрече с ногохвосткой продемонстрировали весь КФД (наскок на добычу и ее поимка) по принципу «все и сразу». Охотничье поведение у них ничем не отличалось от такового у «диких» муравьев и заканчивалось успешной поимкой добычи. У одного муравья полная последовательность действий проявилась дважды в очень раннем имагинальном возрасте (7 дней), у двух – по одному разу в возрасте 14 дней (т. е. также весьма рано), у остальных в 30 и 60 дней. Следует отметить, что в отличие от муравьев из контрольной семьи наивные особи оставались со своей добычей на арене, вместо того чтобы транспортировать ее в гнездо для кормления личинок. Таким образом, процесс охоты проходил у них «вхолостую», не достигая своей конечной цели.

Даже если бы мы обнаружили только одну особь, демонстрирующую весь стереотип по принципу «все и сразу», то и в этом случае можно было бы предполагать наличие генетически зафиксированной целостной последовательности поведенческих актов. Полученные нами данные позволяют предположить, что в семье муравьев есть немногочисленные особи, обладающие как врожденной программой целостного стереотипа охотничьего поведения, так и врожденным шаблоном восприятия потенциальной добычи. У них встреча с потенциальными объектами охоты служит пусковым механизмом для проявления целостного стереотипа. Остальные муравьи, по-видимому, обладают только фрагментами нужной программы. Для формирования видотипического охотничьего поведения требуется многоэтапная достройка. Наши эксперименты показали, что у таких муравьев потенциальные объекты охоты не пробуждают реакции нападения. Однако в место-

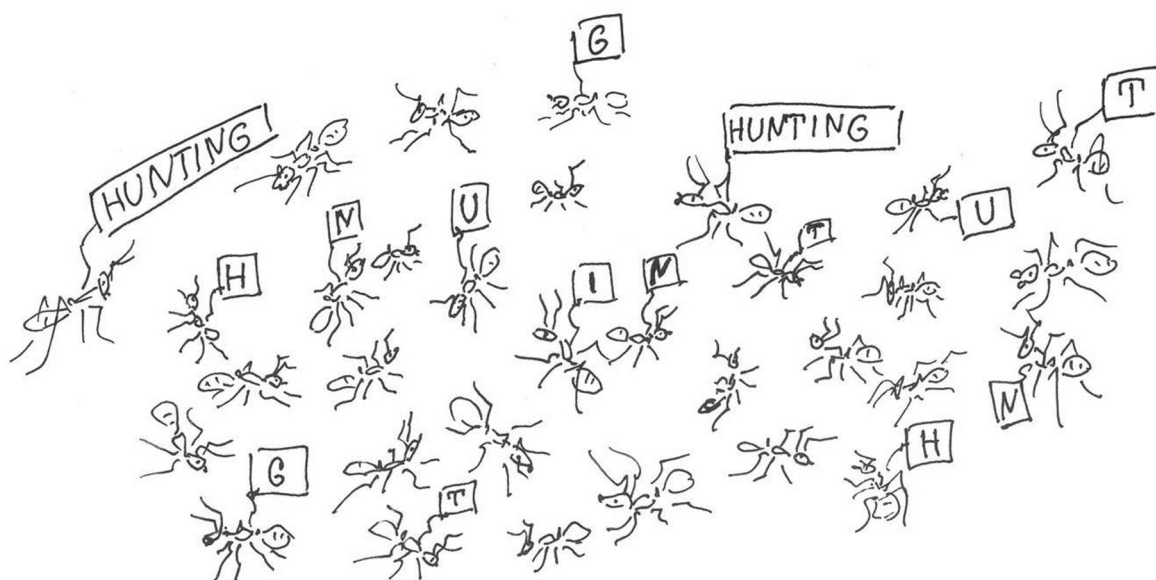


обитаниях с высокой численностью ногохвосток удачливыми охотниками являются практически все муравьи. Логично предположить, что охотничье поведение у них пробуждается на основе имеющихся, но, вероятно, неполных врожденных поведенческих программ, и это происходит, когда «прирожденные охотники» (обладатели целостного стереотипа) в их присутствии ловят коллембол. В местах, богатых потенциальной добычей, это происходит достаточно часто и, вероятно, имеет место кумулятивный эффект. Для окончательного выявления роли контактов с удачливыми охотниками в процессе достройки стереотипа у остальных муравьев требуются специальные эксперименты.

Отвергая гипотезы «жертва как релизер» и «локальная муравьиная культура», мы, как нам представляется, обладаем достаточными экспериментальными данными для поддержки третьей гипотезы: «распределенное социальное обучение». Она заключается в следующем: разные муравьи обладают врожденными стереотипами поведения различной степени комплектности. Те немногочисленные особи, которые являются носителями целостных стереотипов, могут сразу адекватно реагировать на стимулы, исходящие от добычи, и у них запускается стереотипная

последовательность действий, позволяющая поймать трудно уловимую жертву. Остальные члены сообщества обладают лишь фрагментами нужной поведенческой программы, которые могут достраиваться до целого за счет простых форм социального обучения (рис. 4).

Исследование агрессивно-оборонительного поведения рыжих лесных муравьев *F. aquilonia* поддерживает эту гипотезу, демонстрируя еще один вариант распределения «полных» и «неполных» поведенческих программ между членами семьи. Мы выделяли последовательность действий, связанных с атакой на врага. Ранее было показано, что у рыжих лесных муравьев атакуют врага только члены определенных функциональных групп в семье. Среди внегнездовых рабочих это делают только охранники и охотники, тогда как сборщики пади, снабжающие семью углеводной пищей, уклоняются от опасных контактов (Резникова, Яковлев, 2008). Можно полагать, что распределение ролей в семье, в частности рекрутирование особей, связанных с защитой и активной охотой, происходит на основе распределения среди муравьев соответствующих полных поведенческих программ или их фрагментов, требующих достройки.



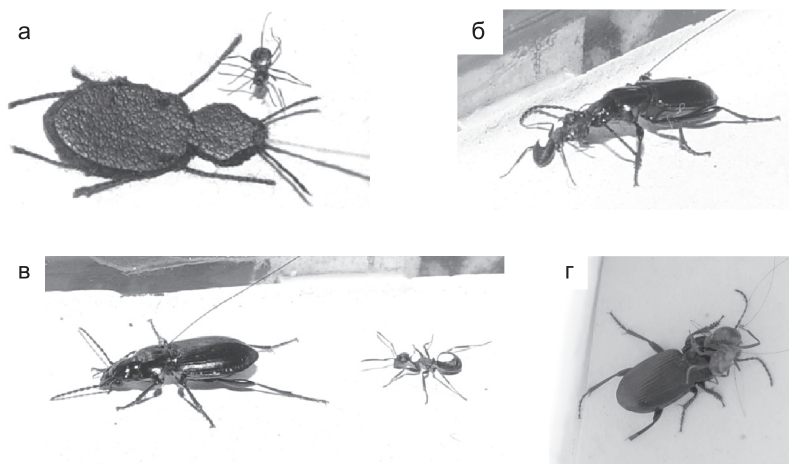
**Рис. 4.** Схема, иллюстрирующая гипотезу распределенного социального обучения на примере муравьев: в сообществе присутствуют немногочисленные носители целостного стереотипа (муравьи с флажками «hunting») и его отдельных фрагментов (муравьи с отдельными буквами на флажках). (Рисунок Ж.И. Резниковой.)

Для проверки этого предположения мы исследовали реакции на врага у наивных муравьев, воспитанных в лаборатории, и членов контрольной («дикой») семьи. Были выявлены следующие действия муравьев, одинаковым образом проявляющиеся по отношению к модели жука и к живому врагу: 1) раскрытие жвал; 2) выпад с раскрытыми жвалами (фото 4, а); 3) короткий укус (менее 5 сек, фото 4, б); 4) продолжительный укус (более 5 сек); 5) преследование объекта агрессии, сопровождаемое выпадами и короткими укусами (фото 4, в); 6) «мертвая хватка» (фото 4, г); 7) опрокидывание муравья на спину и попытка вцепиться жвалами в конечность жука (рис. 5). Последняя реакция была выявлена только у наивных муравьев, ее демонстрировали 13 особей (65 % испытуемых). По-видимому, это различие связано с формированием «мертвой хватки» как завершающего акта агрессивного поведения, который требует «достройки» за счет накопления опыта. У «диких» муравьев стереотип атаки на врага, завершающейся мертвой хваткой, выглядит как более или менее полная последовательность действий от (1) до (6). Из нее могут выпадать отдельные фрагменты: например, мертвой хватке не всегда предшествует преследование. Целостный стереотип поведения, включающий преследование и заканчивающийся мертвой хваткой, демонстрировали 4 особи из базовых семей. Это составляет 15 % от всех протестированных охранников. Отметим, что еще один охранник проявил реакцию на врага сразу в форме мертвой хватки, без предварительных действий, так что мертвую хватку как

такую продемонстрировали 5 членов этой функциональной группы (19 %). У остальных охранников было выявлено не менее трех элементов стереотипа.

У муравьев из двух наивных и двух базовых семей были выявлены сходные наборы действий. При этом все наивные муравьи с той или иной степенью агрессивности реагировали на живого жука: 100 % особей совершали выпады с раскрытыми жвалами и короткие укусы, 25 % особей совершали долгие укусы и 45 % преследовали жука. Это говорит о значительной доле наследственно обусловленной компоненты в проявлении реакции на врага у рыжих лесных муравьев и о наличии у них врожденного шаблона восприятия характерных признаков врага. Поскольку «наивные» муравьи нами никак не сортировались, можно полагать, что врожденным шаблоном восприятия врага обладают все муравьи или, по крайней мере, большинство из них.

Выделение характерных визуальных признаков объекта, по-видимому, требует «достройки». Об этом говорят различия в реакциях на живого врага и на модели у «диких» и наивных муравьев. По сравнению с членами базовых семей наивные муравьи существенно чаще реагируют на живого жука, чем на любую модель ( $p < 0,05$  по формуле Фишера). Это значит, что для того чтобы вызвать агрессию у наивных муравьев, враг должен обладать комплексом признаков, как можно более близких к оригиналу. Такая тенденция отмечена и для «диких» муравьев: они также использовали более агрессивные реакции при взаимодей-



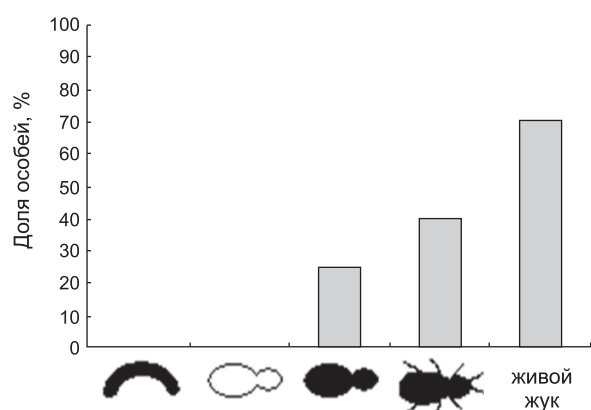
**Фото 4.** Элементы стереотипа атаки на врага у рыжих муравьев.

а – выпад с раскрытыми жвалами, б – короткий укус, в – преследование, г – «мертвая хватка».



**Рис. 5.** Опрокидывание муравья на спину и попытка вцепиться жвалами в конечность жука. (Рисунок И.К. Яковлева.)

ствии с живыми жуками, чем с моделями, и при этом наибольшую агрессию вызывали у них модели, приближенные по своему облику к «образу врага» (рис. 6). Сходные результаты на взрослых муравьях были получены в опытах Е.А. Дорошевой и Ж.И. Резниковой (2006). В наших опытах в отличие от наивных муравьев «дикие» агрессивно реагировали на все модели, в том числе на те, которые несли единственный ключевой признак. Важно отметить, что как у диких, так и у наивных муравьев белый цвет модели «выключал» проявление агрессивных реакций (выпадов и коротких укусов), а несимметричная форма модели снижала их проявление (рис. 7). Можно, таким образом, полагать, что наивные муравьи при распознавании врагов используют те же визуальные

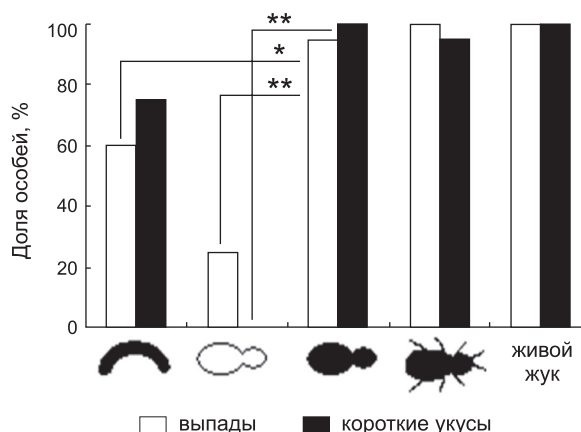


**Рис. 6.** Доля особей группы охранников из контрольной семьи рыжих лесных муравьев, демонстрировавших «продолжительные укусы» в тестах с моделями и жуком.

признаки, что и «взрослые» особи, но при этом выделение ключевых признаков врага требует у них определенной «шлифовки», связанной с индивидуальным опытом.

Среди наивных муравьев нам удалось выявить носителей целостного стереотипа «нападения на врага»: из 27 испытуемых три особи в тестах с живым жуком демонстрировали стереотип нападения на врага, включающий броски, короткие и продолжительные укусы и даже реакцию преследования; отсутствовала только завершающая нападение мертвая хватка. Отсутствие завершающего акта было единственным отличием этих трех наивных муравьев от самых агрессивных из «взрослых» охранников. Однако, как говорилось выше, мертвую хватку демонстрировали в наших опытах лишь 19 % «взрослых» охранников. Поэтому можно считать, что мы выявили трех «прирожденных охранников», которые в возрасте 3–5 недель были неотличимы от большинства взрослых.

Итак, наши эксперименты позволяют полагать, что у рыжих лесных муравьев большинство членов семей обладает «врожденным образом врага», реагируя в достаточно раннем имагинальном возрасте на визуальные признаки, характерные для хищного герпетобионта (в частности жуки). Будущие охранники и охотники рекрутируются, по-видимому, из наиболее агрессивных особей. При этом носители полной (или почти полной) врожденной



**Рис. 7.** Доля особей из «наивной» семьи рыжих лесных муравьев, демонстрировавших реакцию агрессивных выпадов в тестах с моделями и живым жуком (критерий  $\chi$ -квадрат, \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ ).

поведенческой программы могут служить «катализаторами», облегчающими достройку стереотипа атаки на врага у муравьев, обладающих только фрагментами программы. Тот факт, что «взрослые» сборщики пади уклоняются от столкновений с врагом, говорит о включении у муравьев разных поведенческих программ, связанных с функциональной специализацией в семье. Этот процесс требует специальных исследований.

Обобщая данные, полученные нами при исследовании сложных стереотипов поведения у муравьев, можно предположить, что решение достаточно универсальных поведенческих задач требует широкого распространения соответствующих врожденных шаблонов восприятия и поведенческих программ среди членов семьи. Это относится к таким формам поведения, как обмен пищей (трофаллакис), добывание углеводной пищи путем взаимодействия с тлями, а также, по-видимому, ко многим другим (уход за расплодом, взаимодействие с самками и т. п.). Решение факультативных задач (охота на трудноуловимую добычу, атака на топических конкурентов) может осуществляться путем распределенного социального обучения: фрагменты врожденных поведенческих программ распределены среди членов популяции и остаются невостребованными до тех пор, пока их носители не начинают достаточно часто встречаться с исполнителями целостных поведенческих стереотипов. Для пробуждения и достройки фрагментов программ у наблюдателей достаточно такой простой и универсальной формы социального обучения, как социальное облегчение.

Сопоставление результатов наших экспериментов с данными, полученными недавно при изучении онтогенеза орудийного поведения новокаледонских галок *Corvus moneduloides*, позволяет предположить, что распределенное социальное обучение является среди животных широко распространенным. В естественных условиях новокаледонские галки достают насекомых из трещин в коре деревьев с помощью преобразованных частей растений. В лаборатории галки демонстрируют чудеса сообразительности при решении инструментальных задач: они успешно достают корм с помощью разных предметов, легко преобразуя их в соответствии

с заданием (подробно: Резникова, 2006). На основании столь хорошо развитых когнитивных способностей птиц исследователи полагают, что стандартизация инструментов, используемых галками в природных популяциях, связана, скорее, с памятью, опытом и культурными традициями, чем со строгой привязанностью к наследственной программе (Hunt, Gray, 2003). Однако высокая специализация орудийного поведения в природе и 100 %-й «охват» всех членов изученных популяций наводит нас на мысль о существенной роли наследственной компоненты в формировании базовых стереотипов орудийной деятельности (Reznikova, 2007). В пользу этого предположения как раз и говорят результаты онтогенетических исследований. Роль наследственно закрепленных «заготовок» поведения оказалась весьма существенной в формировании орудийного поведения этих птиц. Это показано в экспериментах, в которых 4 птенца с самого раннего возраста воспитывались в лаборатории (Kenward *et al.*, 2005). Всем птенцам в одинаковом возрасте предъявили плотные листья растения, служащие галкам в естественных условиях материалом для изготовления «грабель», с помощью которых они достают личинок насекомых из-под коры деревьев. Только один птенец с первого же испытания продемонстрировал эффективную последовательность действий по принципу «все и сразу» и добыл личинку насекомого из щели. Впоследствии он неоднократно повторял успешные действия. Остальные галки манипулировали с листьями, однако им требовалась длительная многодневная достройка стереотипа орудийного поведения. Этот эксперимент позволяет предположить, что в популяциях новокаледонских галок имеются носители целостного стереотипа орудийного поведения, которые, возможно, служат «катализаторами» для проявления этого поведения у птиц, обладающих лишь фрагментами врожденной программы.

Гипотеза распределенного социального обучения позволяет объяснить поведение животных без привлечения феномена «орудийной культуры» у галок и тем более «учительства» у муравьев. Если в сообществе присутствуют носители целостных поведенческих стереотипов, то у носителей «спящих» фрагментов программ поведения достройка до целостной



поведенческой модели может происходить за счет социального облегчения. Достаточно, чтобы в поле зрения был исполнитель целостного стереотипа. Можно полагать, что распределенное социальное обучение подчиняется закономерности кумулятивного эффекта и частота встреч с носителями целостного стереотипа увеличивает скорость его распространения в популяции. Таким образом, адаптивные возможности популяций могут быть расширены достаточно «экономичным» путем: животные не должны быть наделены сложными поведенческими стереотипами на все случаи жизни, достаточно лишь обладать отдельными «заготовками» и способностью к самым простым формам социального обучения.

### Заключение

Идея распределенного социального обучения состоит в том, что в популяции присутствуют немногочисленные носители целостных стереотипов поведения, достаточно сложных и не всегда востребованных. В ситуациях, когда соответствующее поведение оказывается полезным, эти особи служат «катализаторами» для более многочисленных носителей отдельных (до поры «спящих») фрагментов генетических программ, определяющих эти стереотипы. Путем такой простой и универсальной формы социального обучения, как социальное облегчение, стереотипы достраиваются до целостных, и таким образом распространение новой для популяции формы поведения происходит без привлечения столь сложных феноменов, как культурная преемственность. Ключевым свойством «аудитории», наблюдающей за результатами деятельности носителей целостного стереотипа, является врожденная предрасположенность к выполнению определенных стереотипов поведения, типичных для вида, но не входящих в основной поведенческий репертуар до той поры, пока условия соответствующим образом не изменились. Таким изменением может быть появление новой массовой добычи или новых врагов, вследствие, скажем, миграций или колебаний численности. Наши эксперименты на примере муравьев продемонстрировали существенную роль социального обучения для синхронизации сложных стереотипов ви-

дотипического поведения на популяционном уровне.

Выявленные нами поведенческие индикаторы распределенного социального обучения открывают возможности для изучения генетических механизмов распределения поведенческих стереотипов в популяциях животных.

### Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ, Совета по грантам Президента РФ (Научная школа под руководством В.И. Евсикова) и президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

### Литература

- Брайен М. Общественные насекомые. М.: Мир, 1986. 400 с.
- Вагнер В. Биологические основания сравнительной психологии. Т. 2. СПб. М.: Изд-во Вольфа, 1913. 435 с.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жужелиц // Зоол. журнал. 2006. Т. 85. № 2. С. 183–191.
- Лобашев М.Е. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. 1961. Т. 1. С. 3–11.
- Мантейфель Б.П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 12–36.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высш. шк., 1948. 618 с.
- Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Новгородова Т.А. Симбиотические взаимоотношения муравьев и тлей // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 153–166.
- Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л.: АН СССР, 1949.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 205 с.
- Резникова Ж.И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005. 580 с.
- Резникова Ж.И. Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когни-

- тивных возможностей животных // Журн. общ. биологии. 2006. Т. 67. № 1. С. 3–32.
- Резникова Ж.И. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Усп. соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами // Докл. РАН. 1998. Т. 359. № 4. С. 572–574.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* L. и ногохвосток (*Collembola*) как охотников и массовой добычи // Докл. РАН. 2001. Т. 380. № 4. С. 367–369.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Усп. соврем. биологии. 2003. Т. 3. № 3. С. 234–242.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // Докл. РАН. 2005. Т. 401. № 1. С. 1–3.
- Резникова Ж.И., Яковлев И.К. Развитие агрессивных реакций у муравьев как возможная основа «профессиональной» специализации // Докл. РАН. 2008. Т. 418. № 4. С. 571–573.
- Северцов А.Н. Эволюция и психика. М.: ОГИЗ, 1922. 54 с.
- Behavioural ecology: An Evolutionary Approach / Eds J.R. Krebs, N.B. Davies. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1978. 482 p.
- Franks N.R., Richardson T. Teaching in tandem-running ants // Nature. 2006. V. 439. P. 153.
- Galef B.G. Diving for food: Analysis of a possible case of social learning in rat (*Rattus norvegicus*) // J. Compar. Physiol. Psychol. 1980. V. 94. P. 416–425.
- Goodall J. Tool using in primates and other vertebrates // Advances in the Study of Behavior / Eds D.S. Lehman, R.A. Hinde, E. Shaw. N.Y.: Academic Press, 1970. V. 3. P. 195–249.
- Heyes C.M. Social learning in animals: categories and mechanisms // Biol. Rev. 1994. V. 69. P. 200–231.
- Hunt G.R., Gray R.D. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows // Proc. Roy. Soc. London, B. 2003. V. 270. P. 867–874.
- Kenward B., Weir A.A.S., Rutz C., Kacelnik A. Tool manufacture by naive juvenile crows // Nature. 2005. V. 433. P. 121–122.
- Kloft W. Die Trophobie zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchungen über Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzen-gewebe // Entomophaga. 1960. Bd. 5. S. 43–54.
- Panteleeva S., Reznikova Zh. The ontogeny of complex hunting pattern in ants: impact of innate behaviour, individual and social learning // XXIX Intern. Ethological Conf. Budapest. Hungary. 2005. P. 168.
- Prinzig A. Spatial and temporal use of microhabitats as a key strategy for the colonization of tree bark by *Entomobrya nivalis* L. (*Collembola*, *Entomobriidae*) // Canopy Arthropods. London. 1997. P. 453–476.
- Reznikova Zh.I. Interspecific communication between ants // Behaviour. 1982. V. 80. P. 84–95.
- Reznikova Zh. Interspecific and intraspecific social learning in ants // Adv. Ethol. 2001. V. 36. P. 108.
- Reznikova Zh. Animal Intelligence. From individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 488 p.
- Reznikova Zh., Dorosheva H. Impacts of red wood ants *Formica polyctens* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (*Carabidae*) // Pedobiologia. 2004. V. 48. P. 15–21.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. Folk culture for animals: distributed social learning // XXX Intern. Ethological Conf. Halifax. Canada. 2007. P. 38.
- White D.J., Galef B.G.Jr. 'Culture' in quail: Social influences on mate choice of female *Coturnix japonica* // Anim. Behav. 2000. V. 59. P. 975–979.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C. *et al.* Cultures in chimpanzees // Nature. 1999. V. 399. P. 682–685.

## DISTRIBUTED SOCIAL LEARNING HYPOTHESIS AND ADAPTIVE POTENTIAL IN ANIMAL POPULATIONS: EXPERIMENTAL STUDY ON ANTS

Zh. Reznikova<sup>1,2</sup>, S. Panteleeva<sup>1,2</sup>, I. Iakovlev<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute for Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk, Russia,  
e-mail: zhanna@reznikova.net; URL: www.reznikova.net; <sup>2</sup> Novosibirsk State University, Russia

### Summary

One of the most fascinating questions of ethology is how genetic and environmental factors interact during the development of behaviour in different species, and how novel behaviours spread in populations. It is still an open question whether a few advanced individuals can propagate stable new traditions within animal communities. We consider a previously unknown way of propagation of behavioural traditions in animal communities using hunting and defense behaviour in ants as examples.

We experimentally revealed that common litter dwelling ants *Myrmica rubra* effectively hunt jumping victims and the way the hunting behavioural pattern is distributed within ant colonies is rather sophisticated. Developmental study on completely naive ants enabled us to suggest a new form of spreading new traditions in animal communities: initial performances by a few carriers of an «at once and entirely» available behavioural pattern propagate this pattern among specimens which have only dormant «sketches» of it. We revealed the same scheme of propagation of complex pattern of defence behaviour in red wood ants *Formica aquilona*: a few individuals enjoy both an inherited template of «an image of the enemy» and the whole sequence of behaviours available to attack.

Comparison of our results on ants with those obtained on vertebrates enables us to suggest that it could be adaptive for populations of different species to have dormant «sketches» of complex behavioural patterns being implemented on several carriers and then distributed by means of social learning. This type of social learning can be called «distributed social learning» because fragments of useful behavioural programs are distributed among members of a population and remain cryptic until appropriate changes in the environment occur, such as climate changes or appearance of new abundant prey, or new predators, and so on.

Spread of relevant behavioural patterns in populations is based on relatively simple forms of social learning such as social facilitation which underlies species' predisposition to learn certain sequences of behavioural acts. To be triggered, carriers of dormant «sketches» of a needed behavioural pattern should encounter performances of this pattern with sufficient frequency. We call this strategy *triggering of dormant behavioural patterns*. Integration of behaviour thus takes place not only at the individual level but at the population level as well.

Indeed, it could be rather costly for animal brains to be equipped with complex stereotypes for all possible vital situations. Propagation of complex stereotypes, new for certain populations, is based on relatively simple forms of social learning such as social facilitation which underlies species' predisposition to learn certain behaviours and does not require feats of intelligence from animals. In the absence of such predisposition in «pupils» new behaviours should die with the death of «tutors». The alternative for the animals is to be intelligent enough to quickly grasp and spread innovations. It might be that this option is implemented in some populations of primates and dolphins but it also might be that even in cases of «clever teaching» we meet the combination of innovative and predisposed behaviour.