

Г.П. Удалова

КУЛЬТУРНЫЕ ТРАДИЦИИ И СОЦИАЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ У ПРИМАТОВ

У *Homo sapiens* под культурой понимается определенный уровень развития общества, выражаемый в совокупности материальных и духовных ценностей, а также в типах и формах жизнедеятельности людей и их взаимоотношениях. Уникальность человеческой культуры проявляется прежде всего в наличии речевого способа общения и передачи информации, в сложности социальных взаимоотношений и величайшей способности преобразовывать в своих целях окружающую среду. В эволюционном аспекте весьма важно понять истоки происхождения культуры в человеческом обществе. В связи с этим возник вопрос: имеются ли доказательства того, что у высокоорганизованных животных, особенно у нечеловеческих приматов, есть культура (хотя бы в элементарных формах). Этот вопрос важен для понимания эволюции сложных форм поведения и интеллекта животных (особенно приматов, включая человека), а также для определения самого понятия «культура».

Еще в 70-е годы прошлого столетия приматологи, исследуя поведение шимпанзе в разных районах Африки, отмечали специфические двигательные навыки у одних популяций и отсутствие их у других. Это позволило предположить, что приматы способны создавать собственные культурные традиции.

В 1999 г. в журнале “Nature” вышла статья нескольких видных приматологов, среди которых была известная исследовательница Джейн Гудолл [Whiten et al. 1999: 682–685]. В статье обобщались результаты огромного массива многолетних наблюдений за поведением шимпанзе (*Pan troglodytes*) в естественных условиях Африки и приводился список из 39 поведенческих реакций, которые авторы работы сочли возможным отнести к культурным традициям [McGrew, Tutin

1978: 234–251; Goodall 1986; Nishida 1990; McGrew 1992; Sugiyama 1997: 23–27; Voesch 1996: 251–268]. Под традициями понимались уникальные для каждой популяции повадки, навыки, которые шимпанзе перенимают друг у друга и передают из поколения к поколению посредством социального обучения.

Упомянутая статья [Whiten et al. 1999: 682–685] послужила стимулом для проведения в последующие годы тщательных исследований поведения приматов с целью доказать или оспорить положение о наличии культурных традиций у животных и прежде всего у обезьян. По существу, до нее культурные различия идентифицировали только в отношении локальных диалектов у певчих птиц [Marler, Tamura 1964: 1483–1486; Catchpole, Slater 1995], хотя теоретически проблема уже была поставлена и обсуждалась на основании очень немногочисленных данных [Bonner 1980; Mundinger 1980: 183–223; Lefebvre, Palameta 1988: 141–164; McGrew 1998: 301–328].

Отметим, что для типичного проявления культуры, скажем, в человеческом обществе, характерно следующее: 1) умение овладевать навыками поведения лишь путем учебы, а не инстинктивно; 2) умение пользоваться этими навыками лишь внутри определенной группы (стаи, племени, народа), а не внутри всего вида. По мнению целого ряда исследователей, все это в определенной степени присуще и нечеловеческим приматам, прежде всего шимпанзе. У них имеются свои традиции, способы их передачи от поколения к поколению и даже «научные открытия» (инновации). В англоязычной литературе достаточно свободно употребляются разные термины для обозначения этой особенности поведения приматов (и других высокоорганизованных животных, например птиц и китообразных): «культура», «культурные особенности общества», «локальные традиции», «местные особенности». Соответственно этому даются и различные определения рассматриваемых форм поведения. Традиции, например, определяются как относительно долго существующие поведенческие практики, распространяемые среди членов группы посредством социального обучения [Perry, Manson 2003]. По другому определению [Whitehead 2010], социально выученные группоспецифические формы поведения и есть сущность культуры. Социальное обучение — это способ, посредством которого инновация, приобретенная одной особью, передается другим и становится достоянием группы, популяции, сообщества. В некоторых работах социальное обучение обозначается как «социальная трансляция». Относительно более

быстрая, по сравнению с генетической, скорость закрепления новых навыков в ряду поколений делает социальное обучение важным фактором адаптации вида к неживой, биологической и социальной среде.

К настоящему времени у приматов выявлены традиции, относящиеся к разным сферам поведения, а именно: использование орудий, устройство гнезд, выбор пищи и способы ее добывания и обработки (фуражировка), общение и коммуникация (звуковая и тактильная), груминг, взаимопомощь и др. У разных видов приматов ведутся поиски культурных традиций. Наибольший материал получен, естественно, в результате исследований шимпанзе, но изучаются и другие антропоиды (гориллы, орангутанги), а также такие обезьяны, как гамадрилы, капуцины, паучы обезьяны и др.

Очевидно, что смысл и цель изучения зачатков культуры у приматов и других животных состоят в попытках выяснить происхождение этого явления у человека, в понимании корней человеческой культуры. Методологически проблема «культуры» у животных решается двумя основными способами. Первый — это длительные наблюдения за поведением животных в естественных условиях обитания. При этом используется подход “cross-site”, близкий к таковому в этнографических работах [Whiten et al. 1999; Rendell, Whitehead 2001; Leca et al. 2007], когда сравниваются особенности поведения разных групп, обитающих по возможности в одинаковых экологических условиях, но при этом обладающих определенными различиями поведенческих паттернов. Вариантом является подход, близкий к групповому контрастному методу [Fragaszy, Perry 2003]. Второй способ — это проведение специальных экспериментов на животных, как правило, приученных к искусственным условиям обитания. Цель таких работ — исследование проявления и механизмов социального обучения. Оба подхода достаточно трудоемки, особенно первый, требующий очень много времени и усилий для многолетней работы в непростых условиях тропиков.

Здесь отметим, что далеко не все исследователи согласны с представлением о наличии у приматов культурных традиций. Эта проблема вызывает острые дебаты и дискуссии [Mc Grew 2002; Laland, Noppitt 2003: 150–159; Laland, Galef 2009; Laland, Janik 2006: 542–547; 2007: 7; Whitehead 2007; Kendal 2008: 312–315; Krutzen et al. 2007]. Часто, описывая сходные явления, вместо термина «культура» употребляют термин «традиция».

Исходным положением для критики является антропологическое представление о том, что культура опосредована речью и, следовательно, есть уникальное свойство человека [Kroeber, Kluckhohn 1963]. Среди главных причин, определяющих наличие различных поведенческих паттернов у популяций животных одного вида, оппоненты называют, во-первых, разные, не учитываемые исследователями экологические особенности мест обитания животных. Так, склонность шимпанзе из отдаленных популяций ночевать не на деревьях, а на земле легко объяснить тем, что в этих районах меньше хищников. Во-вторых, имеют значения генетические отличия микропопуляций. Этим пытались объяснить, в частности, то, что в Танзании шимпанзе привлекают сородичей громким стуком по стволам деревьев, а в Уганде этот прием не используется. Итак, проявление поведенческих реакций, относящихся к культурным традициям, может отражать генетическую предрасположенность поведения или/и гомогенное, но индивидуально обнаруженное распространение навыка, обусловленное экологическими условиями [Galef 1980, 1992]. Именно поэтому особое значение имеют работы, в которых обращается тщательное внимание на изучение анализа и контроля этих факторов: экологических и генетических различий. Важнейшей задачей является доказательство того, что исследуемая форма поведения (традиция) образовалась и распространилась в группе путем социального обучения [Fragaszy, Perry 2003].

Приведем несколько надежно документированных примеров поведенческих особенностей, рассматриваемых как элементарные формы культуры у приматов. Перед этим необходимо указать критерии, по которым паттерн поведения определяют как культурную традицию [Whiten et al. 1999].

1. Customary (привычное) — паттерн наблюдается у всех или у большинства здоровых членов группы по крайней мере одного возраста и пола (например, у взрослых самцов).

2. Habitual (обычный) — паттерн проявляется только у нескольких особей, но повторяется благодаря механизму социального обучения.

3. Presence (наличие) — паттерн распространен менее широко, чем по двум первым признакам, но четко идентифицируется.

4. Absence (отсутствие) — паттерн не выявляется, хотя экологические условия для этого имеются.

При проведении исследований, направленных на выявление культурных традиций, важно учитывать особенности экологии среды

обитания животных, так как отсутствие традиции может обуславливаться локальными условиями среды. Отсутствие определенного паттерна в данной местности может быть также результатом недостаточной тщательности или небольшой длительности наблюдений.

Традиции навыков использования орудий (фуражировка, устройство гнезд)

В наибольшей степени у популяций приматов исследованы различия в отношении процессов добывания и выбора пищи. Именно при этом поведении в наибольшей степени проявляется специфика орудийной деятельности у разных популяций и видов приматов.

1. Широко известны наблюдения за поведением японских макак. Эти обезьяны самостоятельно выработали навыки мытья сладкого картофеля и другой пищи, которые передавались из поколения к поколению. Такая передача полезной информации происходила на глазах у исследователей за относительно короткое время. Кстати, термин «культура приматов» был введен еще 50 лет назад японскими учеными [Imanishi 1957: 1–29].

2. В 1979 г. у одной из популяций японских макак впервые зафиксировали применение молодой самкой камня для раскалывания орехов. Тщательное наблюдение показало, что этот навык распространялся от молодых особей к их матерям и товарищам по играм, а в следующем поколении — от матери к детям. Спустя 20 лет этой техникой владело 80 % популяции. Сравнение стереотипов этого поведения у макак-неофитов и обезьян другой, географически удаленной популяции, которые использовали камни с «незапамятных времен», не выявило различий. Это позволило сделать вывод, что двигательные комплексы, лежащие в основе орудийной деятельности, обладают видовой спецификой, а распространение навыка в популяциях происходит на культурной основе [Huffman 1996: 267–289].

Еще в 1970 г. Джейн Гудолл, наблюдая за проявлением навыков раскалывания орехов шимпанзе, предположила, что различия в способах использования орудий разными группами обусловлены разными культурными традициями. Шимпанзе, обитавшие в национальных парках Таи (Tai) и Боссоу (Bossou), разделенные расстоянием в 200 км, используют камни в качестве молотков и наковальни, при этом у разных популяций выявлены различия в осуществлении этого навыка. Шимпанзе в лесах Боссоу разбивают орехи масляной паль-

мы, а в Таи их не используют [Boesch 1991]. Шимпанзе в лесах Махале (Mahale) и Гомбе (Gombe) не применяют молотков, несмотря на обилие в этих местах пригодных камней. Исследователи наблюдали [Marschall-Pescini, Whiten 2008] особенности проявления этого навыка у одних популяций и полное отсутствие у других даже при наличии орехов и необходимых орудий. Матери старательно обучают детенышей этому навыку, показывая правильные движения и поправляя ошибочные действия. Молодые шимпанзе осваивают принятые в сообществе способы использования орудий в раннем детстве в результате подражания и собственной практики, включающей немало проб и ошибок [Whiten et al. 1999; McGrew 2004]. Полагают, что по достижении определенного возраста шимпанзе утрачивают способность усваивать некоторые навыки, составляющие паттерн типичного для вида поведения. Зафиксирован любопытный эпизод, когда самка попросила камень-молоток у самца и он поделился с ней этим орудием. Кстати, у шимпанзе самки в большей степени используют орудия, а следовательно, более продвинуты в формировании инноваций, связанных с орудийной деятельностью.

Сравнительно недавно было исследовано [Morgan, Abwe 2006] распространение в Кот-д'Ивуаре (Западная Африка) навыка раскалывания орехов у шимпанзе. Считалось, что этим умением владеют лишь обезьяны, живущие в лесах к западу от реки НЗо-Сассандра, которая могла являться физически непреодолимым барьером. Однако в 1700 км к востоку, в Камеруне, обнаружили популяцию шимпанзе (*Pan troglodytes vellerosus*), точно так же использующих каменные орудия для раскалывания орехов. Было высказано предположение, что изначально «культурная зона» распространения указанного навыка была шире и занимала все пространство между Камеруном и Кот-д'Ивуаром, но впоследствии по какой-то причине в некоторых местах навык был утрачен или передача существовавшего навыка между сообществами затормозилась [Humble, Matsuzawa 2004: 551–581; Wrangham 2006: R634–R635]. Более вероятно, однако, что в каждой группе шимпанзе навык изобретался неоднократно и самостоятельно.

Есть основания полагать, что когда навык раскалывания орехов упрочивается в группе, то он может сохраняться на протяжении многих поколений. Об этом свидетельствуют размеры углублений в гранитных наковальнях, употребляемых шимпанзе в Таи и Боссоу.

Джейн Гудолл отметила единственный для группы шимпанзе из Гомбе (Gombe) случай использования молотка и предположила, что

эта техника распространится в последующем, однако этого не произошло за 28 лет наблюдений [Whiten et al. 1999]. Следовательно, не всегда навык, выработанный одной особью, может передаваться другим и закрепляться в популяции. Этот случай можно рассматривать как пример определенного консерватизма поведения шимпанзе.

3. Хорошо исследована фуражировочная активность шимпанзе при добывании муравьев и термитов в качестве примера использования разными популяциями различных орудий и способов сбора и поедания добычи [McGrew 1987: 247–258; Boesch, Boesch 1990: 86–99; Whiten et al. 2001: 1489–1525; Humble 2006].

В специальной работе [Schöning et al. 2008: 48–59] было проведено обширное сравнительное исследование особенностей разных видов муравьев и соответственно орудий и способов их добывания шимпанзе. Обследовались 14 участков Восточной, Центральной и Западной Африки. В тех местах, где муравьи служили пищей для шимпанзе, длина орудия и соответствующая «техника» оказались зависимыми от особенностей вида добычи. Виды с агрессивными рабочими, которые могли наносить болезненные укусы своими мощными мандибулами, собирались длинными орудиями, с использованием «техники» “pull-through”, что можно рассматривать как вполне адекватное поведение со стороны шимпанзе. Муравьи с рабочими, фуражирующими на листовой подстилке и менее агрессивными, добывались короткими орудиями и с техникой “direct-mouthing”. Авторы статьи отметили, однако, что характеристики видов муравьев не всегда могут объяснить некоторые различия в поведении шимпанзе, обитающих в Боссоу и Таи, хотя в обоих районах одинаков состав видов муравьев, пригодных в качестве корма для обезьян. Кроме того, экологическими различиями оказалось невозможно объяснить отсутствие в пяти исследованных местах муравьев в качестве пищевого ресурса у шимпанзе. В результате проведенных исследований был сделан вывод, что одни наблюдаемые различия в отношениях «хищник–добыча (шимпанзе–муравьи)» могут быть отражением характеристик жертвы, другие различия не связаны с этим и могут быть только социокультурными.

Очевидно, что в подобных исследованиях весьма остро встает вопрос о происхождении популяционных различий паттернов поведения (культурных традиций) и необходимости выявления возможного влияния на них генетических и экологических факторов. В этом плане специальное исследование было проведено К. Цубербюллером

в Восточной Африке. Обезьянам предлагалось решить задачу по добычанию разбавленного меда из искусственных дупел, отличавшихся от естественных необычной формой. Оказалось, что шимпанзе из леса Кибеле использовали для этого палки, а из леса Будонго — делали губку из пережеванных листьев, которая впитывала мед. Было отмечено, что шимпанзе, действуя в группе, проявляли этот навык значительно быстрее, чем если бы обучались индивидуально. Кроме того, оказалось, что в естественных условиях животные каждой из исследованных групп предпочитали использовать соответственно палки или губки. Сделанные выводы были подкреплены видеозаписью добычи шимпанзе экстракта меда из наземных пчелиных ульев [Voesch et al. 2009: 560–569].

Местные традиции, устанавливаемые в группах посредством социального обучения, описаны и у орангутангов [Schaik et al. 1999: 719–741; 2003: 102–105; Schaik, Knott 2001: 331–342; Schaik 2003: 297–323; Krützen et al. 2007; 2012].

Культурные традиции навыков социального общения и коммуникации

Широко известен пример «культурного» различия в поведении шимпанзе, отмеченный еще Джей Гудолл: самцы в начале ливня изображают нечто похожее на танец, причем это свойственно далеко не всем популяциям.

У шимпанзе обнаружены популяционные различия способов общения и приветствия. К. Кронин и Э. ван Левин, работавшие в лесах Замбии, исследовали, как взаимодействуют при встрече шимпанзе из групп, весьма отдаленных географически. В одних группах шимпанзе прижимались запястьями верхних конечностей, в других наблюдали настоящее рукопожатие, а в третьих такие тактильные паттерны приветствия отсутствовали. У некоторых групп шимпанзе описаны довольно странные, на наш взгляд, способы общения при встрече (засовывание пальца руки в нос, рот или даже в глаз соплеменнику). Это, впрочем, не более удивительно, чем трение носами представителей некоторых туземных племен.

Особое значение имеет изучение звуковой коммуникации у приматов и поиск традиций такого общения.

Шимпанзе производят разнообразные звуки, в том числе и в процессе орудийной деятельности. Исследование звуковой сигнализации

этих антропоидов выявило наличие специфических для каждой особи звуков, по которым можно точно идентифицировать не только отдельное животное, но и группу в целом [Vaidyathan 2011]. Эти звуки могут формировать вокальную культуру, как это происходит у человека в отношении диалектов [Mitani et al. 1992].

Коллектив исследователей [Wich et al. 2012] проводил длительные наблюдения за поведением пяти популяций орангутангов, обитавших в географически удаленных местностях на островах Борнео (три участка) и Суматра (два участка), сфокусировав свое внимание на проявлении двух типов произвольных звуковых сигналов, издаваемых орангутангами при строении гнезда (1) и крике матери, призывающей детеныша (2). Параллельно был сделан генетический анализ этих групп животных, исходя из положения о том, что многие поведенческие реакции у антропоидов нельзя объяснить только генетическими и/или экологическими вариациями [Schaik et al. 2003: 102–105; 2009: 299–309; Schaik, Noordwijk, Wich 2006: 839–876].

Звуки при строительстве гнезд (nesting call) шести классов издавали половозрелые орангутанги обоего пола старше 2–3 лет. Звуки второго типа (mother-infant) подавали самки, призывая своих детенышей, уже достаточно взрослых, чтобы питаться независимо от матери. Результаты проведенного исследования показали, что орангутанги издают популяционно специфические звуки, которые статистически различаются по акустическим характеристикам и образуют разные типы звуковых сигналов. Тем самым были дополнены ранние исследования, показавшие географические различия произвольных звуков, издаваемых самцами-орангутангами [Delgado 2007: 487–498], а также наличие акустических вариаций у других видов приматов [Mitani et al. 1999: 133–151; Crockford et al. 2004: 221–243; Wich et al. 2008: 566–574; Torre, Snowdon 2009: 333–342]. Уже тогда высказывалось мнение, что обнаруженные популяционные различия обуславливаются обучением, а не экологическими или генетическими факторами [Marshall et al. 1999: 825–830; Crockford et al. 2004: 221–243]. В работе коллектива авторов [Wich et al. 2012] проведение генетического анализа (по высоко вариабельным сегментам области митохондриального контроля (HVRI)) исследуемых групп орангутангов с целью определения степени генетического сходства популяций позволило сделать вывод, что выявленные географические различия в проявлении дискретных звуковых сигналов, соот-

ветствующих разным ситуациям, по-видимому, нельзя объяснить генетическими или экологическими различиями.

Отсутствие генетического влияния в этом исследовании согласовывалось с результатами применения других методов генетического анализа [Locke et al. 2010: 529–533; Nater et al. 2011: 2275–2288]. Влияние экологических условий (различие мест обитания) также было исключено. Например, на Борнео в торфяных болотистых местах, близко расположенных, но разделенных рекой, популяции орангутангов значительно варьировали по наличию или по типу «гнездовых» сигналов. Было высказано предположение, что различия популяций в отношении изученных типов звуковых сигналов могут зависеть от уровня социальности сообществ орангутангов. Результаты исследований указывают на участие механизмов социального обучения в распространении у орангутангов звуковых сигналов [Hardus et al. 2009: 49–64]. Считается, что орангутанги, как и шимпанзе, обладают двумя основными элементами для проявления культурных традиций: способностями к инновациям и социальному обучению. Об этом свидетельствует ряд фактов. Во-первых, в естественных условиях они при игре или строительстве гнезд издают особые, свойственные только конкретной особи звуковые сигналы. Во-вторых, содержащиеся в неволе орангутанги, как и шимпанзе, производят сигналы, не являющиеся частью их видоспецифического репертуара, и пластично используют их в соответствии с ситуацией [Miles et al. 1996: 278–299; Horkins et al. 2007: 281–286; Wich et al. 2009: 56–64]. Наконец, орангутанги и другие антропоиды, как дикие, так и находящиеся в неволе, обладают произвольным контролем при копировании новых звуков [Schaik 2003: 102–105; Schaik et al. 2006: 839–876.; Hurdus et al. 2009: 3689–3694; Owren et al. 2010: 1–15].

Действие механизмов социального обучения показано и в отношении других форм поведения орангутангов [Jaeggi, Noordwijk, Schaik 2008: 533–541; Jaeggi et al. 2010: 62–71; Bastian et al. 2010: 175–187]. В заключении авторы рассматриваемой работы [Wich et al. 2012] подчеркивают существование огромного различия между вокальной коммуникацией обезьян, в том числе антропоидов, и языком человека. Весьма сложно представить, как эволюционировала вокальная коммуникация у приматов. Однако обнаружение у нечеловеческих приматов способности создавать произвольные по их структуре «культурные» звуки, несущие вполне определенное значение в специфическом контексте социального общения животных, — это еще один шаг, поз-

воляющий заполнять указанную лакуну, существующую между приматами [Cheney, Seyfarth 1990; Fichtel, Schaik 2006: 839–849; Fitch 2010].

В ходе других наблюдений за орангутангами [Schaik et al. 2003] были выявлены географические варианты поведения этих антропоидов. Была найдена корреляция между географической дистанцией и культурными различиями, а также между обилием возможностей для социального обучения и размером местного культурного репертуара. Не выявлено влияния местообитания на культурный контекст. Высказывалось мнение, что у антропоидов существуют культуры, и, может быть, они существовали 14 млн лет назад.

В обзорной работе [Langergraber, Vigilant 2011] была поставлена задача проанализировать, в каких случаях можно отвергнуть гипотезу о том, что выработка традиции является не закреплением культурных инноваций, а следствием общего процесса внутривидовой дифференциации разных популяций, то есть представляет собой «естественное событие», закрепленное отбором. Для этого исследовали последовательности митохондриальной ДНК девяти разных группировок диких шимпанзе. Она наследуется по материнской линии, поскольку именно самки шимпанзе обычно переходят в новые сообщества. Изучили связь между межгрупповой дифференциацией по ДНК и распределением 38 из 39 известных «культурных традиций». Оказалось, что чуть больше, чем в половине случаев различия в «культурных традициях» согласовывались с межпопуляционными различиями генофондов. Обсуждая результаты и выводы этого исследования, А. Уайтен (A. Whiten) отмечал, что авторы переоценили значение найденной корреляции между распределением местных поведенческих особенностей и генетической дифференциацией группировок, в которых они встречаются. Исследование относительно небольшого участка митохондриальной ДНК не позволяет утверждать генетическую природу выявляемых культурных различий между популяциями. Далее он добавляет: «Крайне маловероятно, что существуют такие шимпанзе, которые из-за генетической конституции не способны через наблюдение освоить все виды орудий, имеющиеся в Африке». К. Лангерграбер подчеркивал, что у диких шимпанзе исключительно трудно отделить «генетическую» дифференциацию от «культурной» именно потому, что самки часто отселяются в другое сообщество и могут служить переносчиками «инноваций» (поведенческих навыков), усвоенных в родной популяции.

Социальное обучение как способность приматов передавать новые навыки членам популяции и формировать культурные традиции

Как выше указывалось, образование определенной для популяции или группы животных культурной традиции требует распространения нового навыка (инновации) и передачи его другим членам группы (культурная трансмиссия). Этот процесс, названный социальным обучением, включает разные механизмы, изучение которых имеет особое значение. Социальное обучение — существенный способ приобретения животными эффективных двигательных стратегий, нахождения новых пригодных ниш обитания, использования новых видов корма и приемов их обработки, а также иных форм приспособительного поведения, включая социальные взаимоотношения особей.

Наблюдая за поведением животных в природной среде или в условиях содержания их в неволе, можно было выявить распространение инноваций путем социального обучения в популяциях приматов. Хороший пример — многолетние наблюдения за поведением японских макак [Imanishi 1957; Huffman 1996 и др.]. В искусственных условиях наблюдали [Marschall-Pescini, Whiten 2008], как шимпанзе обучаются раскалыванию орехов. Показали, что этот навык перенимают особи, достигшие возраста 3—4 лет и старше. Подчеркнули сходство проявления этой реакции с тем, что наблюдается в естественных природных условиях.

Однако для выявления самого феномена социального обучения и особенно его механизмов требуется проведение специальных, тщательно разработанных разнообразных экспериментов. Исследованию социального обучения у приматов посвящено множество работ. Большинство из них проводилось в искусственных, лабораторных условиях содержания приматов [Whiten et al. 2005: 737—740; Whiten, Mesoudi 2008: 3477—3488; Dindo et al. 2011: 181—183] и сравнительно меньше — в естественных природных условиях [Jaeggi et al. 2010: 62—71]. В настоящее время весьма существенным является сравнение способов и механизмов социального обучения в экспериментальных и природных условиях.

Многие тщательно проведенные в искусственных условиях эксперименты показали изощренные способности в приобретении индивидуальных навыков использования орудий и социального обучения у шимпанзе и других приматов [Spence 1937: 806—850; Sumita et al.

1985: 168–181; Tomasello et al. 1987: 175–183; 1993: 450–488; Paquette 1992: 17–30; Nagel et al. 1993: 174–186; Whiten et al. 1996: 3–14; 2007; Whiten 1998: 270–281; Horner et al. 2006; Bonnie et al. 2007]. Отметим некоторые важные вопросы, которые поднимались в такого рода исследованиях, а именно: 1) кто из группы впервые образует новый навык; 2) каким способом он передается другим особям; иными словами, как другие члены группы перенимают новый навык; 3) как быстро навык распространяется в группе; 4) как долго он сохраняется в группе. Особое значение такого рода работ состоит в сравнении способа, динамики и результата обучения шимпанзе и детей человека.

В наибольшей степени исследовано социальное обучение при осуществлении пищедобывательного поведения приматов. Принцип этих исследований может быть методически достаточно простым. В одних экспериментах одно животное обучают доставать пищу из проблемного аппарата, а другой особи предоставляется возможность наблюдать за этим процессом. Затем вторая особь тестируется на умение доставать пищу способом, выработанным первой. По другой методике одну из особей группы обучают определенному, одному из двух возможных, навыку доставания пищи из проблемного аппарата, а другую особь — использовать для этого иной способ. При закреплении нужной поведенческой реакции у каждого животного их подсаживают в свою группу, где находится аналогичный аппарат. При этом отмечалось, перенимают ли особи группы навык, привнесенный обученным животным, как быстро он распространяется среди членов группы, каковы скорость этого процесса и его сохранность.

Приведем несколько примеров такого типа исследований.

Так, в одной из работ [Whiten et al. 2005: 737–740] обучали двух шимпанзе определенной сложной серии действий для получения из специального аппарата пищи. Затем обученную особь возвращали в свою группу. Все шимпанзе перенимали и использовали способ получения пищи, освоенный тренированным животным. Иначе говоря, индивидуальный способ добычи пищи стал групповым. Франс де Ваал провел эксперименты на двух группах шимпанзе, живущих много лет в неволе. По одной самке из каждой группы помещали в отдельные вольеры, где обучали одну опускать жетоны в ящик, а другую — в трубу. За эту манипуляцию обезьяны получали лакомство. Этот простой пищедобывательный рефлекс обе самки выработали в течение несколько дней. Затем обученных самок возвратили каждую в свою группу, где пищевое подкрепление можно было получить тем

и иным способом. В каждом случае обезьяны, наблюдая за обученной самкой, стали преимущественно бросать жетоны, ориентируясь на ее поведение, то есть переняли соответствующую двигательную реакцию.

В другом исследовании [Horner et al. 2006] создали условия, в которых шимпанзе смогли бы показать способность передать знание (выработанный навык) через цепочку учеников. В вольере находилась коробка, дверца в которую открывалась двумя способами: поднятием откидной заслонки или ее сдвиганием в сторону. Одну шимпанзе обучили получать пищевое подкрепление, манипулируя дверцей, а другой особи позволили несколько раз понаблюдать за действиями первой. После этого «демонстратора» убрали из вольера и впустили третью обезьяну. В обеих сериях экспериментов шимпанзе успешно справлялись с заданием. За шесть уроков они научились друг у друга поднимать дверцу, а за пять уроков — сдвигать ее. За все время исследователи отметили лишь одну ошибку: ученик сдвинул, а не поднял, как ожидалось, дверцу. Успешная сдача «экзаменов» свидетельствовала о высокой способности к культурному обмену у шимпанзе. «Если бы они не учились друг у друга, то шансы выполнения задания составили бы 50 на 50», — утверждали авторы работы. В подобных экспериментах иногда наблюдали, что некоторые «пытливые» обезьяны обучались доставать подкрепление своим способом, отличным от усвоенного группой путем социального обучения. Однако их новацию группа не поддерживала, и такая особь переходила к общепринятому способу. Этот факт трактуется как сохранение собственной культуры группы.

Аналогичные эксперименты успешно проводили на гориллах и бонобо [McGrew 2010: 579–580]. В одном из исследований на капуцинах [Dindo et al. 2009] у альфа-самца или альфа-самки вырабатывали навык доставания фруктов одним из двух способов. Затем обезьяне меньшего ранга предоставляли возможность наблюдать за их пищеводобывательной техникой. Эта обезьяна быстро перенимала и закрепляла навык. Полученный ею опыт перенимался другой особью, а от той — последующей и т.д. Следовательно, в подобных опытах демонстрируется процесс социального обучения самым простым способом — наблюдением за поведением умелого животного.

В другой модели каждого из двух альфа-самцов обучали одному из двух разных способов доставания пищи, а затем помещали каждого в его группу. В обеих группах ее члены перенимали и преимуществен-

но использовали технику, которой обладал обученный альфа-демонстратор. Характерно, что большинство членов каждой группы использовали и второй способ, но не закрепляли его [Hohmann et al. 2006: 203–234]. Результаты подобных экспериментов на *Cebus apella* показали, что успешнее перенимается навык, когда пары «демонстратор–наблюдатель» имеют высокие индексы качества взаимоотношений, в частности наиболее толерантны друг к другу [Waal, Bonnie 2009: 19–40].

Социальное обучение играет важную роль в образовании у популяции не только пищедобывательных навыков, но и оборонительных реакций. Тому имеются многие экспериментальные доказательства. Например, еще Г. Стефенсон [Stephenson 1967] вырабатывал у взрослого самца и самки резусов реакцию избегания манипулирования объектом. Затем в клетку с тренированными обезьянами и объектом помещал наивную особь того же возраста и пола. В одном случае тренированный самец активно оттаскивал своего наивного партнера от объекта. В иных случаях, когда наивная обезьяна пыталась манипулировать объектом, другие тренированные самцы демонстрировали новичку грозную мимику при позе страха. После того как наивные самцы некоторое время находились в паре с тренированными самцами, их сажали поодиночке в клетку с объектом. Все они проявили значительно более редуцированную манипуляцию с тренировочным объектом по сравнению с контролем.

Интересный эксперимент был проведен на гамадрилах. В вольере с четырьмя обезьянами находилась стремянка, которую можно было использовать, чтобы достать банан, подвешенный под потолком. Освоившись с условиями вольера, обезьяны стали пытаться достать бананы. Попытки сделать это без использования стремянки не давали желаемого результата. Наконец, один из гамадрилов направился к лестнице, пододвинул ее из угла вольера в середину, прямо под связку бананов. До цели было рукой подать, когда на умника обрушилась сильнейшая струя холодной воды. Водой были облиты и остальные три обезьяны. Это был настоящий стресс для всех участников эксперимента. Мокрые и замерзшие, они сбились в угол. Через некоторое время физический дискомфорт после холодного душа стал отступать, а голод напомнил о себе. Обезьяны стали осторожно подходить к стремянке, трогать ее, но тут же с визгом отбегали прочь. Наконец второй гамадрил, возможно, самый голодный, решил подняться по стремянке и сделал первый шаг к цели. Другие обезьяны насторожились,

особенно первая, которая больше всех пострадала от душа. Когда гамадрил № 2 стал неуверенно подниматься по лестнице, его собратья замерли. С одной стороны, страшно — вдруг вновь польет душ из шланга, а с другой — чувство голода толкает на действие. Но как только второй гамадрил добрался до самого верха и несмело протянул руку к связке бананов, холодный душ обрушился на него и на всех остальных обезьян. Двух таких воздействий оказалось достаточно, чтобы выработать условный оборонительный рефлекс — к стремянке за бананами подходить нельзя. Обезьяны № 3 и 4 даже не стали пытаться повторять движения своих товарищей. Стресс от холодного душа затормозил чувство голода. Дальше было еще интереснее. Одну из четырех мокрых обезьян высадили из клетки, а вместо нее поместили другую, не испытавшую стресса от обливания водой. Она быстро освоилась в новом месте обитания и со своими соседями. Увидев связку бананов под потолком клетки, наивная обезьяна подошла к стремянке, чтобы достать банан. Но внезапно три мокрые обезьяны набросились на нее с дикими воплями и начали ее бить. Особенно старались гамадрилы № 1 и 2. Таким способом они пытались заставить наивную обезьяну не походить к лестнице и оградить себя от холодного душа. Эксперименты повторяли трижды — каждый раз с новой наивной обезьяной, и каждая новая обезьяна, никогда не получавшая «подкрепление» холодной водой и даже не знавшая ничего об этом, присоединялась к битью очередной наивной обезьяны. В конечном счете в клетке остались обезьяны, ни одну из которых не подвергали действию холодной воды. Тем не менее, когда новую наивную обезьяну вводили в клетку и она бежала к лестнице, то подвергалась экзекуции со стороны соседок. Она поворачивала удивленное лицо, словно спрашивая: «Почему вы бьете меня, когда я стараюсь достать банан?» Другие обезьяны останавливались и озадаченно смотрели друг на друга, возможно, не понимая, почему нужно препятствовать наивной обезьяне доставать банан, но следовали установившейся традиции. Этот эксперимент напоминает классический пример *Mob Mentality* — состояния, когда зрители и посторонние вовлекаются в совместную драку, не отдавая себе отчета, почему они это делают.

Во многих экспериментах на разных видах обезьян, включая и антропоидов, показана возможность выработки социальной традиции (особенно в отношении пищедобывательного поведения), то есть закрепление индивидуальных инноваций и распространение их путем социального обучения в искусственно созданных группах животных.

Образование традиции основывается на приобретении и передаче новой информации членам популяции посредством социально опосредованного обучения. Важнейшей задачей остается выяснение особенностей проявления у разных видов приматов факторов, которые могут влиять на успех социального обучения. Среди них: количество особей в группе, площадь занимаемой ею территории, возраст животных, характер взаимодействия особей между собой (уровень агрессивности и аффилиативности), возможность успешной адаптации к группе новых особей из других популяций и др. Весьма существенными факторами, влияющими на успех как индивидуального, так и социального обучения, являются пол и ранг особи в иерархической системе группы (популяции), а также характер социальных взаимодействий между животным, вносящим инновацию, и особями, перенимающими новый навык [Logan, Pepper 2007: 416–417; Perry 2011]. Социальное обучение создает большую, чем при индивидуальном обучении, поведенческую гомогеничность внутри группы животных и повышает скорость выработки успешных приспособительных поведенческих паттернов (пищедобывательных и защитных).

Выявление социального обучения поставило вопрос о механизмах, лежащих в основе этого феномена [Whiten 2000: 477–508; Whitehead 2010: 329–336 и др.]. Давно известно, что у животных разных видов (птицы, млекопитающие) широко распространено подражание — имитация действия, которое производит животное их вида и даже другого. В многочисленных экспериментальных условиях было показано, что обезьяны, особенно антропоиды, способны быстро перенимать действия не только своих сородичей, но в искусственных условиях даже человека [Ладыгина-Котс 1935, 1965; Шаллер 1968; Фирсов 1977; Линден 1981; Гудолл 1992; Гарднер, Гарднер 2000 и др.]. У шимпанзе и других антропоидов великолепно выражена двигательновизуальная имитативность. Биологическая роль подражания весьма велика. Именно благодаря этому свойству условный рефлекс (поведенческий навык) вырабатывается в несколько раз быстрее, чем путем собственных проб и ошибок. Через эту форму обучения осуществляется передача навыков от поколения к поколению. Подражание особенно важно в ранний период развития детенышей, но его значение сохраняется и в более старшем возрасте. Имитируя действия взрослых особей, детеныш усваивает необходимые навыки. Молодым обезьянам необходимы годы учебы, чтобы понять последовательность движений, нужных для точного выполнения навыка. Их обучают матери,

показывая, как надо делать, и поправляя их неправильные движения. Таким способом навык, приобретенный какой-либо особью в ходе индивидуального развития, может стать достоянием сородичей и тем самым способствовать повышению адаптивности поведения сообщества.

В полевых наблюдениях получили подтверждение результаты лабораторных исследований имитации у обезьян, в том числе у антропоидов [Шаллер 1968; Гудолл 1992]. Ряд работ посвящен тщательному наблюдению и регистрации того, как происходит имитационная активность у обезьян разных видов, пола и возраста. Это особенно важно для понимания того, как происходит социальное обучение в естественных условиях обитания приматов.

Итак, благодаря социальному обучению в популяции может быстро распространяться полезный, адаптивный к конкретным условиям среды навык. Быстрота освоения новой поведенческой реакции зависит от взаимоотношений между «учеником» и «моделью». Навык будет более стабильным, если «ученик» перенимает его от родителей и старших особей, а не от ровесников по группе. Особое значение имеет обучение детенышей матерью, которое включает не просто имитацию, но и активное содействие матери освоению детенышем навыка. Социальное обучение рассматривается как менее затратный и быстрый способ получения информации по сравнению с индивидуальным научением [Boyd, Richerson 1985]. Социальное обучение, особенно приспособительное, может приводить к культурному различию групп, занимающих в природных условиях сходный ареал обитания, но имеющих слабые социальные и репродуктивные связи. Виды, у которых социальное обучение приводит к культурной вариабельности его популяций, могут лучше приспосабливаться к антропогенным или климатическим изменениям среды.

Заключение

Паттерны, обозначаемые как «культурные», то есть как популяционные (групповые), различия, проявляются либо как специфический способ осуществления поведенческого паттерна, либо по степени их выраженности в популяции (группе) из-за различий в распространении информации между особями (то есть обусловленные социальным обучением). Благодаря социальному обучению наивные индивидуумы (животные и человек) получают знания (информацию) от

особей, которые уже приобрели определенный навык посредством индивидуального обучения. Это минимизирует энергетические затраты «ученика» и сокращает время приобретения им навыка [Kendal et al. 2005: 333–379]. Социальное обучение, облегчая выработку большинством членов популяции (группы) полезных навыков в разных поведенческих сферах, повышает уровень выживания и репродукции как индивидуума, так и сообщества в целом. Очевидно значение социального обучения и культурных традиций в эволюционном аспекте для развития высших процессов мозговой деятельности (интеллекта) у животных и человека [Whiten, Schaik 2007: 603–620].

Имеющийся в настоящее время обширный экспериментальный материал, касающийся проблемы социального обучения у приматов, дает основание полагать, что первые гоминиды имели некоторые способности к культуре, главным образом в области технологических и общественных традиций, которые эволюционировали в геном *Homo* [Schaik et al. 2003: 102–105]. В процессе эволюции у высших приматов происходило разрушение инстинктивных форм поведения, в первую очередь в социальной коммуникационной сфере. Вместо них развивалась индивидуальная оценка ситуации, вырабатывались индивидуальные формы реагирования и персонализированные отношения между особями. Различие культурных традиций у приматов, включая антропоидов, и культур *Homo sapiens* состоит главным образом в том, что культура проявляется у человека в намного более богатых и разнообразных формах, а также в том, что она в процессе развития человечества преимущественно была направлена на изменение среды его обитания. Высшим обезьянам, обладающим развитой социальностью и, соответственно, «умным мозгом», свойственны дочеловеческие формы культуры — биологические корни человеческой культуры, относящиеся к социальной сфере, но в некоторой степени и к использованию орудий. Даже у шимпанзе выработка «полезных» инноваций связана с редкими «удачными находками». Чем эффективнее новые «культурные» изобретения, тем быстрее они распространяются, тем сильнее сородичи склоняются к их заимствованию, вместо того чтобы использовать старые неэффективные способы достижения цели или самостоятельно изобретать свои. Новые навыки могут передаваться группе особями, которые, достигнув половозрелости, переходят в нее. Возможно, однако, что каждая группа изобретает собственные паттерны поведения, некоторые из них закрепляются и становятся культурной традицией и могут сохраняться долгое время

в ряду поколений. Интересно, что некоторые группы шимпанзе не перенимают новые способы активности от пришедших в группу особей. Таким конформизмом можно объяснить, почему некоторые популяции шимпанзе имеют сходные поведенческие паттерны, а другие — нет.

В настоящее время изучение социального обучения и культурных традиций у приматов переживает подъем, что обусловлено ростом интереса к решению важнейших вопросов биологии и социологии. Так, в работах по психологии активно обсуждаются вопросы о том, какую роль выполняют социальное и индивидуальное обучение в разнообразных когнитивных процессах и какое значение имеет социальное обучение для сложных психологических процессов, относящихся к теории разума (*theory of mind*). Проводятся исследования нейрофизиологических механизмов процессов имитации как психических, когнитивных способностей приматов. Была создана специальная международная программа, направленная на изучение поведения шимпанзе (от навыка разбивания орехов до вокальной коммуникации) в разных местах Африки. Используются современные методы наблюдения и регистрации поведения приматов. Разрабатываются компьютерные модели, учитывающие то, как генетические, этологические и социальные факторы участвуют в распределении и распространении различных поведенческих паттернов. Цель этих разнообразных исследований — изучить начало и эволюцию того, что у человека называется культурой. Если для современных антропоидов это будет установлено достоверно, то это может послужить доказательством того, что последний общий предок шимпанзе и человека тоже имел культуру.

Библиография

Гарднер Р.А., Гарднер Б.Т. Обучение шимпанзе жестовому языку в общении с людьми // Иностранная психология. 2000. № 3. С. 18–27.

Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М.: Мир, 1992.

Ладыгина-Котс Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М.: Гос. Дарвиновский музей, 1935.

Ладыгина-Котс Н.Н. Предпосылки человеческого мышления. М.: Наука, 1965.

Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М.: Мир, 1981.

Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977.

Цубербюллер К. Цит. по: Мир новостей. 2013. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://mirnow.ru/artiv/mn829/mn/05-3.php>

Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.

Bastian M.L., Zweifel N., Vogel E.R., Wich S.A., Sghaik C.P. van. Diet traditions in wild orangutans // *American Journal of Physical Anthropology*. 2010. Vol. 143. S. 175–187

Boesch C. Teaching among wild chimpanzees // *Animal Behaviour* 1991. Vol. 41. P. 530–532.

Boesch C. The emergence of cultures among wild chimpanzees // *Evolution of social behaviour patterns in primates and man* / eds. W.G. Runciman, J. Maynard-Smith, R.J. Dunbar. L.: Oxford: Oxford University Press, 1996. P. 251–268.

Boesch C., Boesch H. Tool use and tool making in wild chimpanzees // *Folia Primatology*. 1990. Vol. 54. P. 1–16.

Boesch C., Head J., Robbins M.M. Complex tool sets by honey extraction among chimpanzees in Loangj National Park, Gabon // *Journal of Human Evolution*. 2009. Vol. 56. P. 560–569.

Bonner J. The evolution of culture in animals. Princeton: Princeton University Press; New Jersey, 1980.

Bonnie K.E., Horner V., Whiten A., Waal F.B.M. de. Spread of arbitrary conventions among chimpanzees: a controlled experiment // *Proceedings of the Royal Society B*. 2007. Vol. 274. P. 367–372.

Boyd R., Richerson P.J. Culture and the evolutionary process. Chicago: University of Chicago Press, 1985.

Catchpole C.K., Slater P.J.B. Bird Song: Themes and Variations. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

Cheney D.L., Seyfarth R.M. How Monkeys See the World. Chicago: Chicago University Press, 1990.

Crockford C., Herbinger I., Vigilant L., Boesch C. Wild chimpanzees produce group-specific calls: a case for vocal learning? // *Ethology*. 2004. Vol. 110. P. 221–243.

Delgado R.A. Geographic variation in the long calls of male orangutans (*Pongo spp*) // *Ethology*. 2007. Vol. 113. P. 487–498.

Dindo M., Stoinski T., Whiten A. Observational learning in orangutan cultural transmission chains // *Biology Letters*. 2011. Vol. 7. P. 181–183.

Dindo M., Whiten A., Waal F.B.M. de. In-group conformity sustains different foraging traditions in capuchin monkeys (*Cebus apella*). 2009. PLoS ONE 4, e7858.

Fichtel C., Schaik C.P. van. Semantic differences in sifaka (*Propithecus verreauxi*) alarm calls: a reflection of genetic or cultural variants? // *Ethology*. 2006. Vol. 112. P. 839–849.

Fitch W.T. The evolution of language. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.

Fragaszy D.M., Perry S. The biology of animal traditions. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.

Galef B.G.Jr. Diving for food: analysis of a possible case of social learning in wild rats (*Rattus norvegicus*) // Journal of Comparative and Physiological Psychology. 1980. Vol. 94. P. 416–425.

Galef B.G.Jr. The question of animal culture // Human Nature. 1992. Vol. 3. P. 157–178.

Goodall J. The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Cambridge: Harvard University Press, 1986.

Hardus M.E., Lameira A.K., Singleton I., Morrogh-Bernard H.C., Knott C.D. A description of the orangutan's vocal and sound repertoire, with a focus on geographic variation // Orangutans: Geographic variation in behavioral ecology and conservation. N. Y.: Oxford Univ. Press. 2009. P. 49–64.

Hohmann G., Robbins M., Boesch C., Perry S., Ordoñez Jiménez J.C. The effects of food size, rarity, and processing complexity on white-faced capuchins' visual attention to foraging conspecifics // Feeding ecology in apes and other primates / eds. G. Hohmann, M. Robbins, C. Boesch. Cambridge: Cambridge University Press, 2006. P. 203–234.

Horkins W.D., Taglialatela J.P., Leavens D.A. Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human // Anim Behav. 2007. Vol. 73. P. 281–286.

Horner V., Whiten A., Flynn E., Waal F.B.M. de. Faithful replication of foraging techniques along cultural transmission chain by chimpanzees and children // Proceeding of the National Academy of Science. USA. 2006. Vol. 103. P. 13878–13883.

Huffman M. Acquisition of innovative cultural behaviours in nonhuman primates: a case study of stone handling, a social transmitted behaviour in Japanese macaques // Social Learning in Animals: The Roots of Culture / eds. C.M. Heyes, B.G. Galef. San Diego: Academic Press, 1996. P. 267–289.

Humble T. Ant-dipping in chimpanzees: an example of how microecological variables, tool-use and culture reflect the cognitive abilities of chimpanzees // Cognitive Development in Chimpanzees / eds. T Matsuzawa, M. Tomonaga, M. Tanaka. Tokyo: Springer-Verlag, 2006. P. 452–475.

Humble T., Matsuzawa T. Oil palm use by adjacent communities of chimpanzees at Bossou and Nimba Mountains. West Africa // International Journal of Primatology. 2004. Vol. 25. P. 551–581.

Hurdus M.E., Lameira A.R., Schaik C.P. van, Wich S.A. Tool use in wild orangutans modifies sound production: a functionally deceptive innovation? // Proceeding of the Royal Society Biological Sciences Series B. 2009. Vol. 276. P. 3689–3694.

Imanishi K. Identification: A process of enculturation in the subhuman society of *Macaca fuscata* // Primates. 1957. Vol. 1. P. 1–29.

Jaeggi A.V., Dunkel L.P., Noordwijk M.A. van, Wich S.A., Sura A.A.L., Schaik C.P. van. Social learning of diet and foraging skills by wild and immature Bornean orangutans: Implications for Culture // American Journal of Primatology. 2010. Vol. 72. P. 62–71.

Jaeggi A.V., Noordwijk M.A. van, Schaik C.P. van. Begging for information: Mother-offspring food sharing among wild Bornean orangutans // *American Journal of Primatology*. 2008. Vol. 70. P. 533–541.

Kendal R.L., Coolen L., Bergen Y. van, Laland K.N. Tradeoffs in the adaptive use of social and asocial learning // *Advances in the Study of Behavior*. 2005. Vol. 35. P. 333–379.

Kendal R.L. Animal ‘culture wars’ // *Animal culture*. 2008. Vol. 21 (4). P. 312–315.

Kroeber A.L., Kluckhohn C. *Culture: A critical review of concepts and definitions*. N. Y.: Random House, 1963.

Krützen M., Schalk C.P. van, Whiten A. The animal cultures debate: response to Laland and Janik // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. P. 22–26.

Krützen M., Willems E.P., van Schaik C.P. Geographic variation in orangutan behavior: not by genetic alone. *Current Biology*. 2012. (In Press).

Laland B.G., Galef B.G.Jr. (eds.) *The question of animal culture*. Cambridge: Harvard University Press, 2009. P. 174–197.

Laland K.N., Hoppitt W. Do animals have culture? // *Evolutionary Anthropology*. 2003. Vol. 12. P. 150–159.

Laland K.N., Janik V.M. The animal culture debate // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. Vol. 21. P. 542–547.

Laland K.N., Janik V.M. Response to Krützen // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. Vol. 22.

Langergraber K.E., Vigilant L. Genetic differences cannot be excluded from generating behavioural differences among chimpanzee groups // *Proceeding of the Royal Society Biological Sciences Series B*. 2011. Vol. 278. P. 2094–2095.

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

Lefebvre L., Palameta B. In *Social Learning: Psychological and biological perspectives* / eds. T. Zentall, B.G.Jr. Galef. Erlbaum; Hillsdale, 1988. P. 141–164.

Locke D.P., Hillier L.W., Warren W.C., Workey K.C., Nazareth L.V. Comparative and demographic analysis of orangutan genomes // *Nature*. 2010. Vol. 469. P. 529–533.

Logan C.J., Pepper J.W. Social learning is central to innovation, in primates and beyond // *Behavioral and Brain Sciences*. 2007. Vol. 30. P. 416–417.

Marler P., Tamura M. Song «dialects» in three populations of white-crowned sparrows // *Science*. 1964. Vol. 146. P. 1483–1486.

Marschall-Pescini S., Whiten A. Social learning of nut-cracking behavior in East African sanctuary-living chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2008. Vol. 122 (2). P. 186–194.

Marshall A.J., Wrangham R.W., Arcadi A.C. Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees? // *Animal Behaviour*. 1999. Vol. 58. P. 825–830.

McGrew W.C. Tools use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants // *Journal of Human Evolution*. 1974. Vol. 3. P. 501–508.

McGrew W.C. Tools to get food: the subsistents of Tasmanian aborigines and Tasmanian chimpanzees compared // *Journal of Anthropological Research*. 1987. Vol. 43. P. 247–258.

McGrew W. Chimpanzee material culture: Implications for human evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.

McGrew W.C. Culture in non-human primates? // *Annual Review Anthropology*. 1998. Vol. 27. P. 301–328.

McGrew W.C. Ten dispatches from the chimpanzee culture wars // *Animal social complexity* / eds. F.B.M. de Waal, P.L. Tyack. Cambridge: Harvard University Press, 2002.

McGrew W.C. The Culture Chimpanzee: Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.

McGrew W.C. Chimpanzee technology // *Science* 2010. Vol. 328. P. 579–580.

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

Miles H.L., Mitchell R.W., Harper S.E. Simon says: The development of imitation in an enculturated orangutan // *Reaching into thought: The mind of the great apes* / eds. A.E. Russon, K.A. Bard., S.T. Parker. N. Y.: Cambridge University Press, 1996. P. 278–299.

Mitani J.C., Hasegawa T., Gros-Louis J., Marler P., Byrne R. American Journal of Primatology. 1992. Vol. 27. P. 233–243.

Mitani J.C., Hunley K.L., Murdoch M.E. Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: A reassessment // *American Journal of Primatology*. 1999. Vol. 47. P. 133–151.

Morgan B.J., Abwe E.E. Chimpanzees use stone hummers in Cameroon // *Current Biology*. 2006. Vol. 16. R632–R633.

Mundinger P.C. Animal cultures and general theory of cultural evolution // *Ethology and sociobiology*. 1980. Vol. 1. P. 183–223.

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

Nater A., Nietlisbach P., Arora N., Schaik C.P. van, Noordwijk M.A. van, et al. Sex-biased dispersal and volcanic activities shaped phylogeographic patterns of extant orangutans (genus: *Pongo*) // *Molecular Biology and Evolution*. 2011. Vol. 28(8). P. 2275–2288.

Nishida T. The chimpanzees of the Mahale Mountains: Sexual and life history strategies. Tokyo: Tokyo University Press, 1990.

Owren M.J., Amoss R.T., Rendall D. Two organizing principles of vocal production: Implications for nonhuman and human primates // *American Journal of Primatology*. 2010. Vol. 71. P. 1–15.

Paquette D. Discovering and learning tool-use for fishing honey by captive chimpanzees // *Human Evolution*. 1992. Vol. 7. P. 17–30.

Perry S. Social traditions and social learning in capuchin monkeys (Gebus) // Department of Anthropology. Los Angeles: University of California-Los Angeles, 2011. P. 995–1553.

Perry S., Manson J.H. Traditions in monkeys // Evolutionary Anthropology. 2003. Vol. 12. P. 1–30.

Rendell L., Whitehead H. Culture in whales and dolphins // Behavior and Brain Sciences. 2001. Vol. 24. P. 309–324.

Schaik C.P. van. Local traditions in orangutans and chimpanzees. Social learning and social tolerance // The biology of traditions; Models and evidence / eds. D.M. Fragaszy, S. Perry. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. P. 297–323.

Schaik C.P. van, Deaner R.O., Merrill M.Y. The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture // Journal of Human Evolution. 1999. Vol. 36. P. 719–741.

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

Schaik C.P. van, Ancrenaz M., Djojoasmoro R., Knott C.D., Morrogh-Bernard H.C. et al. Orangutans: Geographic variation in behavioral ecology and conservation // Orangutan cultures revisited. N. Y.: Oxford Univ Press, 2009. P. 299–309.

Schaik C.P. van, Knott C.D. Geographic variation in tool use on *Neesia* fruits by orangutans // American Journal of Physical Anthropology. 2001. Vol. 114. P. 331–342.

Schaik C.P. van, Noordwijk M.A. van, Wich S.A. Innovation in wild Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) // Behaviour. 2006. Vol. 143. P. 839–876.

Schöning C., Humle T., Möbius Y., McGrew W.C. The nature of culture: Technological variation in chimpanzee predation on army ants revisited // Journal of Human Evolution. 2008. Vol. 55. P. 48–59.

Spence K.W. Experimental studies of learning and the mental processes in infra-human primates // Psychological Bulletin. 1937. Vol. 34. P. 806–850.

Stephenson G.R. Cultural acquisition of a specific learned response among rhesus monkeys // Progress in Primatology / eds. D. Starek, R. Schneider, H.J. Kuhn. Stuttgart: Fisher, 1967. P. 279–288.

Sugiyama Y. Observations on the population dynamics and behavior of wild chimpanzees of Bossou, Guinea, 1979–1980 // Primates. 1981. Vol. 22. P. 435–444.

Sugiyama Y. The Use of tools by human and non-human primates / eds. A. Berthelet, J. Chavaillon. Oxford: Clarendon Press, 1993. P. 175–187.

Sugiyama Y. Social tradition and use of tool-composites by wild chimpanzees // Evolutionary Anthropology. 1997. Vol. 6. P. 23–27.

Sumita K., Kitahara-Frisch J., Norikoshi K. The acquisition of stone tool use in captive chimpanzees // Primates. 1985. Vol. 26. P. 168–181.

Tomasello M., Davis-Dasilva M., Camak L., Bard K. Observational learning of tool-use by young chimpanzees // *Human Evolution*. 1987. Vol. 2. P. 175–183.

Tomasello M., Kruger A.C., Ratner H.H. Cultural learning // *Journal of Behavioral and Brain Science*. 1993. Vol. 16. P. 495–552.

Torre S. de la, Snowdon C.T. Dialects in pygmy marmosets? Population variation in call structure // *American Journal of Primatology*. 2009. Vol. 71 (4). P. 333–342.

Vaidyanathan G. Apes in Africa: The culture chimpanzees // *Nature*. 2011. Vol. 476. P. 266–269.

Waal F. B.M. de. The ape and the sushi master: cultural reflections of a primatologist. N. Y.: Basic Books, 2001.

Waal F. B.M. de, Bonnie K.E. In tune with other the social side of culture // *The question of animal culture* / eds. K. Laland, B.G. Gacek. Cambridge: Harvard University Press, 2009. P. 19–40.

Whitehead H. Learning, climate and the evolution of cultural capacity // *Journal of Theoretical Biology*. 2007. Vol. 245 P. 341–350.

Whitehead H. Conserving and managing animals that learn socially and share cultures // *Learning and Behavior*. 2010. Vol. 38 (3). P. 329–336.

Whiten A. Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Journal of Comparative Psychology*. 1998. Vol. 112. P. 270–281:

Whiten A. Primate culture and social learning // *Cognitive. Science*. 2000. Vol. 24. P. 477–508.

Whiten A., Cusance D.V., Gomez J.C., Teixidor P., Bard K.A. Imitation learning of artificial fruit-processing in children (*Homo sapiens*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Journal of Comparative Psychology*. 1996. Vol. 110. P. 3–14.

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

Whiten A., Goodall J., McGrew W., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C.E.G., Wrangham R.W., Boesch C. Charting cultural variations in chimpanzees // *Behaviour*. 2001. Vol. 138. P. 1481–1516.

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

Whiten A., Mesoudi A. Establishing an experimental science of culture: animal social diffusion experiments // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. 2008. Vol. 363. P. 3477–3488.

Whiten A., Schaik C.P. van. The evolution of animal cultures and social intelligence // *Philosophical Transactions of the the Royal Society B*. 2007. Vol. 362. P. 603–620.

Whiten A., Spiteri A., Horner V., Bonnie K.E., Lambeth S.P., Schapiro S.J., Waal F. B.M. de. Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups // *Current Biology*. 2007. Vol. 17. P. 1038–1043.

Wich S.A., Krützen M., Lameira A. R., Nater A. et al. Call Culture in Orang-Utans? // *PloS One* 2012. Vol. 7(5). E36180.

Wich S.A., Schel A.M., de Vries H. Geographic variation in Tomas langur (*Presbytis thomasi*) loud calls // *American Journal of Primatology*. 2008. Vol. 70 (6). P. 566–574.

Wich S.A., Swartz K.B., Hardus M.E., Lameira A.R., Stromberg E. et al. A case of spontaneous acquisition of human sound by an orangutan // *Primates*. 2009. Vol. 50. P. 56–64.

Wrangham R.W. The culture-zone concept become untidy // *Current Biology*. 2006. Vol. 16. R634–R635.